

СОДЕРЖАНИЕ

Том 48, номер 3, 2022

Обзор

- Грибы в глубоководных экосистемах Мирового океана
Л. В. Зверева, О. Г. Борзых 147
-

Оригинальные статьи

- Трофические отношения симпатрических видов рыб родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus* (Perciformes: Opisthocentridae) в Японском море
О. А. Рутенко, В. Н. Иванков, С. И. Кияшко, Н. А. Некрасова 160
- Вододвигательная активность беломорской губки *Halichondria panicea* (Pallas, 1766) (Porifera: Demospongiae)
В. В. Халаман, П. А. Лезин 171
- Влияние *Zostera marina* Linnaeus, 1753 и *Zostera noltei* Hornemann, 1832 (Alismatales: Monocots) на видовое богатство и ценотическое разнообразие макрофитобентоса Таманского залива Азовского моря
Д. Ф. Афанасьев, Е. Г. Сушкова, В. В. Акатов 180
- Многолетняя динамика структуры сообщества *Phyllospadix iwatensis* Makino, 1931 (Alismatales: Zosteraceae) на литорали бухты Крабовая (остров Шикотан, Курильские острова)
А. П. Цурпало, Л. И. Сабитова, М. Б. Иванова 190
- Ортологи генов семейства миогенных регуляторных факторов (MRF) и их возможные функции у иглокожих
В. А. Нижниченко, И. Ю. Долматов 201
-

Краткие сообщения

- Морская уточка *Lepas pectinata* Spengler, 1793 (Scalpellomorpha: Lepadidae) – новый заносный вид в фауне залива Петра Великого Японского моря
А. А. Кепель 212
-

- Информация 216
-
-

Contents

Volume 48, No 3, 2022

Review

- Fungi in Deep-Sea Ecosystems of the World Ocean
L. V. Zvereva and O. G. Borzykh 147
-

Original papers

- Trophic Relationships of Sympatric Fish Species of the Genera *Opisthocentrus* and *Pholidapus* (Perciformes: Opisthocentridae) in the Sea of Japan
O. A. Rutenko, V. N. Ivankov, S. I. Kiyashko, and N. A. Nekrasova 160
- Pumping Rate of the White Sea Sponge *Halichondria panicea* (Pallas, 1766) (Porifera: Demospongiae)
V. V. Khalaman, P. A. Lezin 171
- Impact of *Zostera marina* Linnaeus, 1753 and *Zostera noltei* Hornemann, 1832 (Alismatales: Monocots) on the Species Richness and Coenotic Diversity of the Macrophytobentos of the Taman Bay of the Sea of Azov
D. F. Afanasyev, E. G. Sushkova, V. V. Akatov 180
- Long-Term Dynamic of the Structure of the Community of *Phyllospadix iwatensis* Makino, 1931 (Alismatales: Zosteraceae) in the Intertidal Zone of the Krabovaya Bay (Shikotan Island, Kurile Islands)
A. P. Tsurpalo, L. I. Sabitova, M. B. Ivanova 190
- Gene Orthologs of Myogenic Regulatory Factors (MRF) Family and Their Possible Functions in Echinoderms
V. A. Nizhnichenko, I. Yu. Dolmatov 201
-

Brief notes

- The Goose Barnacle *Lepas pectinata* Spengler, 1793 (Scalpellomorpha: Lepadidae), a New Adventive Species in the Fauna of Peter the Great Bay, Sea of Japan
A. A. Kepel' 212
-

- Information 216
-
-

УДК 582.28:504.42

ГРИБЫ В ГЛУБОКОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ МИРОВОГО ОКЕАНА

© 2022 г. Л. В. Зверева¹*, О. Г. Борзых¹

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

*e-mail: zvereva_lv@mail.ru

Поступила в редакцию 29.04.2021 г.

После доработки 27.07.2021 г.

Принята к публикации 17.09.2021 г.

Приведен анализ литературных данных по таксономическому разнообразию, встречаемости, численности и распространению микроскопических грибов в глубоководных пелагических и донных местообитаниях Мирового океана. Отмечена гомология глубоководных видов и видов, описанных в наземной среде. Обсуждаются адаптации, позволяющие грибам существовать в экстремальных условиях донных осадков Мирового океана.

Ключевые слова: глубоководные грибы, глубинная биосфера, экстремальные местообитания, Мировой океан

DOI: 10.31857/S013434752203010X

Глубоководные экосистемы Мирового океана, как и экосистемы в районах подводной вулканической активности (hydrothermal vents), экосистемы с предельно низким содержанием кислорода (с гипоксией и аноксией), гипергалинные водоемы, арктические и антарктические полярные воды, характеризуются экстремальными условиями, определяющими границы жизни на нашей планете (Raghukumar, 2017; Fungi in Extreme Environments, 2019). Глубоководные организмы находятся под влиянием высокого гидростатического давления, низкой температуры и нулевой освещенности, испытывая также недостаток питательных веществ. В подводных гидротермальных источниках лимитирующим экологическим фактором для существования гидробионтов служит температура, превышающая 300°C. Однако, несмотря на экстремальные условия, эти местообитания заселены различными микро- и макроорганизмами. Среди них выделяют экстремотолерантные и экстремофильные организмы. Первые способны выживать в данных условиях, а вторые предпочитают именно такие радикальные условия жизни.

Адаптация организмов к высокому гидростатическому давлению обуславливает закономерности распространения видов в морской водной толще (Siebenaller, Somero, 1989). У глубоководных организмов самых разных таксонов проявляются общие закономерности адаптации, т.е. адаптацию к давлению характеризует конвер-

гентная эволюция (Siebenaller, Somero, 1989). Даниэль с соавторами (Daniel et al., 2006) придерживаются мнения, что устойчивость к повышенному гидростатическому давлению — это физико-химический параметр, который встречается у всех организмов, поскольку жизнь зародилась в глубоководной среде. В адаптации к высокому давлению наряду с эволюционной адаптацией важную роль играет и фенотипическая акклиматизация (DeLong, Yayanos, 1985). В процессе адаптации к давлению большое значение имеют высокая степень гомеостаза чувствительных к давлению физиологических и биохимических систем, а также реакции, индуцирующие экспрессию генов, повышение степени текучести липидного бислоя мембран, динамику вязкости/текучести белков и возрастание активности ферментных систем (Somero, 1992). Среди вероятных механизмов адаптации называют изменение биохимического состава мембран, в частности состава жирных кислот, и динамику белков стресса (Simonato et al., 2006). Эти механизмы могли способствовать переходу наземных грибов к глубоководным условиям обитания.

Глубоководные местообитания — одна из самых неизведанных экстремальных сред, обладающая огромным потенциалом и представляющая интерес для науки как в плане решения фундаментальных проблем биоразнообразия, экологии и эндемизма микроорганизмов, так и при поиске

новых биологически активных метаболитов (Daletos et al., 2018; Arifeen et al., 2019).

Наиболее изученные микроорганизмы экстремальных морских экосистем – это бактерии и археи (Takai, Horikoshi, 1999; Munn, 2011). Детальные исследования грибов – одной из наиболее экологически важных групп эукариотических микроорганизмов глубоководных экосистем, начались лишь в последние годы. Доказательства их присутствия в глубинах Мирового океана представлены в работах, основанных на методах культивирования и метагеномного анализа (Raghukumar et al., 2010).

Согласно теории вертикальной зональности, океан разделен на 5 зон: литораль, сублитораль, батияль, абиссаль и ультраабиссаль или хадаль (Bruun, 1956; Кафанов, Кудряшов, 2000). Из-за недостатка освещенности фотосинтетическая активность фитопланктона в водных массах снижается от глубины 200 м (так называемая сумеречная, или мезопелагическая зона) до батипелагической зоны, характеризующейся полной темнотой. Глубоководные зоны океана охватывают около 65% поверхности Земли (Sverdrup et al., 1942). Это области высокого гидростатического давления и низкой температуры, например, на глубине 1000 м гидростатическое давление составляет 100 бар (10 МПа), а температура приближается к 0°C. Организмы в глубоководных условиях зависят от питательной биомассы (останки гидробионтов, затонувшая древесина и др.) и растворенных питательных веществ, оседающих из верхней эвфотической толщи воды (Jørgensen, Voetius, 2007). Основными поставщиками кислорода в глубоководных местообитаниях служат поверхностная вода, несущая из эвфотической зоны выработанный фитопланктоном растворенный кислород, и глубоководные течения, возникающие вследствие нисходящего движения поверхностных вод, приносящих насыщенную кислородом воду.

Методы исследования глубоководных грибов

Исследования биоразнообразия морских глубин требуют применения специализированного оборудования; пробы отбирают с помощью океанографических пробоотборников разной конструкции и глубоководных пилотируемых (например, Shinkai 2000 и Shinkai 6500) и автоматических (например, Komanchi и Kaiko) подводных аппаратов.

Первый пробоотборник для глубоководных сборов с фиксированным давлением апробирован около полувека назад (Jannasch et al., 1973). Японские специалисты для извлечения и культи-

вирования глубоководных организмов разработали оборудование, позволяющее моделировать глубоководные условия (Yanagibayashi et al., 1999). Для сбора глубоководных отложений чаще всего используют бокс-пробоотборники, множественные пробоотборники или длинные гравитационные пробоотборники. Эти системы удерживают и сохраняют давление и температуру окружающей среды, при которых были собраны пробы отложений (Yanagibayashi et al., 1999). Их конструкция отвечает требованиям стерильности собранных образцов.

На основе оборудования, разработанного для выращивания бактерий, Лоренц и Молиторис (Lorenz, Molitoris, 1997) создали систему, модифицированную для культивирования в имитируемых глубоководных условиях грибов, в первую очередь, дрожжей.

Облигатные морские лигнотрофные грибы собирают с помощью древесных блоков. Древесные блоки погружают в море на заданную глубину, где они экспонируются в течение длительного периода времени, затем в лаборатории блоки инкубируют во влажных камерах для формирования плодовых тел грибов (Kohlmeyer, 1977; Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979; Nagano et al., 2019).

Для выделения и изоляции культуранельных грибов из воды и донных отложений используют классические микологические методы: посев субстрата на поверхность плотной питательной среды (чашечный метод) и метод разбавлений, а также их модификации в лабораторных условиях, имитирующих параметры давления и температуры глубоководной среды (Raghukumar et al., 2004, 2010; Damare et al., 2006; Singh et al., 2010; Raghukumar, 2017).

Дрожжи из водных проб выделяют методом мембранной фильтрации. При фильтрации воды на мембранных фильтрах оседают клетки дрожжей. Мембраны помещают на плотные агаровые среды с добавлением антибиотиков для подавления роста бактерий, а затем инкубируют до появления видимых колоний дрожжей на мембранах (Raghukumar et al., 2010).

Для выявления некультуранельных грибов (как мицелиальных, так и дрожжевых) используют метагеномный анализ – секвенирование последовательностей рДНК и рРНК генов (Nagano et al., 2010; Raghukumar et al., 2010; Edgcomb et al., 2011; Nagahama, Nagano, 2012; Singh et al., 2012a, 2012b; Manohar, Raghukumar, 2013; Xu et al., 2014; Zhang et al., 2014; Raghukumar, 2017; Wang et al., 2019).

Для обнаружения мицелия грибов в раковинах моллюсков из глубоководных местообитаний раковины фиксируют формалином, растворяют этилендиаминтетрауксусной кислотой (EDTA), гифы грибов окрашивают калькофлюором и изучают под эпифлюоресцентным микроскопом (Raghukumar, Raghukumar, 1998).

На каждом этапе сбора и обработки образцов, выделения и культивирования грибов осуществляется контроль стерильности для предотвращения загрязнения воздушной микобиотой (Raghukumar, Raghukumar, 1998).

Биоразнообразие, встречаемость и распределение глубоководных грибов в воде и донных отложениях

Ранее многочисленные исследования были сосредоточены на глубоководных бактериях и археях (Li et al., 1999; Takai, Horikoshi, 1999; DeLong, Pace, 2001; Sogin et al., 2006), для которых впервые был использован термин “барофилия” (ZoBell, Johnson, 1949) и получены доказательства барофильного роста в смешанных микробных культурах, извлеченных из морских глубин (ZoBell, Morita, 1957). Позже были определены термины “пъезотолерантный” (организм, выдерживающий давление до 400 атм. или 40 МПа) и “пъезофильный” (организм, нуждающийся для роста в повышенном давлении), а также термин “пъезофизиология”, который используется при изучении воздействия высокого давления на рост, жизнеспособность и клеточные отклики живых организмов (Abe, 2004).

В последние годы внимание исследователей привлекают и эукариотические микроорганизмы. За минувшие два десятилетия экспериментальные исследования глубоководных грибов, направленные на изучение их разнообразия, физиологии и активности в глубоководных районах, донных отложениях, гидротермальных источниках и аноксичных местообитаниях, проведены во всех океанах (Raghukumar, 2017). В глубоководных районах обнаружено большое разнообразие микроэукариот: мицелиальных грибов, дрожжей, новых морских альвеолят и страменопиллов (Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979; López-García et al., 2001; Edgcomb et al., 2002, и др.). Экспериментальные исследования, проведенные на грибах из глубоководных местообитаний и донных отложений океанов, показали, что грибы являются важным компонентом океанических глубин (Raghukumar et al., 2010; Nagahama, Nagano, 2012; Richards et al., 2012).

Мицелиальные грибы. Частицы органических веществ в донных отложениях глубоководных

районов моря – это идеальный субстрат для мицелиальных грибов (Raghukumar et al., 2010). Первыми глубоководные грибы культивировали Рот с соавторами (Roth et al., 1964). Простерилизованными пробоотборниками Ван Дорна и Нискина они изолировали наземные виды грибов из проб воды от поверхности до глубины 4500 м в субтропической Атлантике (Roth et al., 1964). Сообщение о присутствии грибов в раковинах моллюсков с глубины 4610 м (Höhnk, 1969) получило подтверждение несколько лет спустя (Poulicek et al., 1986). Вскоре Раджкumar с соавторами (Raghukumar et al., 1992) смогли культивировать грибы из поверхностно-стерилизованных известковых раковин моллюсков, собранных в Бенгальском заливе на глубине от 300 до 850 м. Обнаружены облигатные морские грибы, обитающие на глубоководных субстратах, одним из которых является затонувшая древесина. Лигноцеллюлозный материал с суши в виде гниющей древесины и листьев выносятся в океаны во время муссонов в тропиках или весеннего стока в высоких широтах. Например, в Азии колоссальное количество (8.4×10^9 кг) древесного материала было вынесено в океан во время тайфуна “Моракот” в 2009 г. (West et al., 2011). Пропитываясь морской водой, древесина постепенно погружается и оседает на дно морей и океанов. В глубоководных районах часто встречаются “островки” древесины, которые представляют собой оазисы органического материала в обычно бедных питательными веществами океанических водах. Это важные субстраты для древесных сверлильщиков, целлюлозолитических гетеротрофных, хемолитотрофных и анаэробных сернистых бактерий. На древесных субстратах описаны 5 видов облигатных морских лигнотрофных грибов: *Bathyasacus vermispurus* Kohlm. на глубинах 1615 и 1720 м в тихоокеанских водах у Калифорнии; *Oceanitis scuticella* Kohlm. на глубине 3975 м в Атлантике в Ангольской котловине; *Allescheriella bathygena* Kohlm. на глубине 1720 м в Атлантике у Багамских островов и *Periconia abyssa* Kohlm. в Атлантике в Ангольской котловине на глубине 3975 м, а также в Иберийском море на глубине 5315 м (Kohlmeyer, 1977); лигнотрофный сумчатый гриб *Alisea longicolla* (сем. Halosphaeriaceae) описан на образцах древесины, поднятой в Тихом океане со дна с глубины 630–791 м (Dupont et al., 2009), и на древесине дуба, экспонированной на глубине 495 м в течение 3 лет и 7 мес. у берегов Японии (Nagano et al., 2019). Еще один глубоководный облигатный морской гриб *Abyssomyces hydrozoicus* Kohlm. найден в гидроидах (Kohlmeyer, 1971).

Несмотря на экстремальные условия в глубоких водах, активно растущие грибные гифы и аскокарпы, образующиеся в результате их роста, встречаются не только в древесине, но и в более твердых органических веществах, таких как раковины моллюсков и экзоскелеты ракообразных (Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979; Kohlmeyer, Volkman-Kohlmeyer, 1988; Raghukumar, Raghukumar, 1998).

Наиболее распространенные в морских местобитаниях факультативные морские грибы Ascomycota и Basidiomycota можно обнаружить с помощью культуральных или метагеномных методов (Raghukumar et al., 2010; Nagahama, Nagano, 2012). Для ряда наземных грибов родов *Cladosporium*, *Scopulariopsis*, *Aspergillus* и *Penicillium*, выделенных из известковых отложений на глубине до 860 м, показано, что их споры прорастают при повышенном гидростатическом давлении (Raghukumar, Raghukumar, 1998).

Из донных осадков центральной и восточной частей Индийского бассейна с глубины 4000–5000 и 5900 м методом культур выделены факультативные морские сумчатые и базидиальные грибы родов *Acremonium*, *Aspergillus*, *Aureobasidium*, *Capronia*, *Cerrena*, *Chaetomium*, *Cladosporium*, *Curvularia*, *Eurotium*, *Exophiala*, *Fusarium*, *Penicillium*, *Phoma*, *Sagenomella* и *Tritirachium*, а также виды *Hortaea werneckii*, *Nigrospora oryzae* и *Trametes versicolor* (см.: Raghukumar et al., 2004; Damare et al., 2006; Singh et al., 2010, 2012a; Zhang et al., 2014). Культуральный гриб *Penicillium lagena* (Delitsch) Stolk & Samson изолирован в культуру из образцов донных отложений Марианской впадины (Тихий океан) с глубины 10500 м (Takami, 1999). Методом культур из грунтов и беспозвоночных (губок, голотурий) глубоководных экосистем подводного вулкана Пийпа (Берингово море, Россия) с глубины 472–3450 м выделены анаморфные стадии сумчатых грибов родов *Aspergillus*, *Aureobasidium*, *Penicillium*, *Cladosporium* и *Acremonium* (Борзых, Зверева, 2019).

В глубоководных районах северной Атлантики из донных отложений банки Поркьюпайн (933–2150 м), а также из глубоководных кораллов и губок каньона Уиттард (1460–2061 м) методом культивирования на питательных средах выделено 87 штаммов грибов, относящихся к 43 таксонам, в том числе к 10 классам, 18 порядкам, 24 семействам Ascomycota (92% видов) и Basidiomycota (8%) (Marchese et al., 2021). Доминировали виды родов *Cladosporium*, *Penicillium*, *Candida* и *Emericella*. Средняя частота встречаемости изолятов грибов для донных отложений составила 3.1 изо-

лята/г, для кораллов – 0.9 изолята/см² и для губок – 1.5 изолята/см² (Marchese et al., 2021).

В глубоководных отложениях Окинавского желоба доминировали представители родов *Aspergillus*, *Cladosporium* и *Penicillium*; виды родов *Mycosphaerella*, *Purpureocillium* и *Schizophyllum* были относительно редкими (Zhang et al., 2021). Экстракты из 15 изолятов грибов проявляли биологическую активность против индикаторных бактерий и личинок морских обрастателей. Так, изоляты *Cladosporium oxysporum* SCSIO z001 и *Penicillium citrinum* SCSIO z049 обладали широким спектром биоактивности, изоляты *Cladosporium cladosporioides* SCSIO z015, *C. sphaerospermum* SCSIO z030 и *P. verruculosum* SCSIO z007 – антибактериальной активностью; экстракты из изолята *P. chrysogenum* SCSIO z062 препятствовали осадению морских обрастателей, что заслуживает дальнейшего изучения этих грибов как потенциальных источников новых биоактивных метаболитов (Zhang et al., 2021).

Из морских отложений Антарктического (Южного) океана с разных глубин методом культур выделены и идентифицированы виды грибов *Acremonium fusidioides*, *Pseudogymnoascus verrucosus* и 4 вида рода *Penicillium*: *P. allii-sativi*, *P. chrysogenum*, *P. palitans* и *P. solitum* (см.: Ogaki et al., 2020). Экстракты некоторых изолятов рода *Penicillium* обладают противогрибковым, трипаноцидным, лейшманицидным, противомаларийным и нематоцидным действием (Ogaki et al., 2020). При апробации метода ДНК-метабаркодирования (ДНК-штрихкодирования) в глубоководных отложениях Южного океана (Антарктика) обнаружены 263 варианта последовательностей грибных ампликонов (ASVs), относящихся преимущественно к Ascomycota, Basidiomycota, Mortierellomycota, Mucoromycota, Chytridiomycota и Rozellomycota (Ogaki et al., 2021). Доминировали представители родов *Mortierella*, *Penicillium*, *Cladosporium*, *Pseudogymnoascus*, *Phaeosphaeria* и *Torula*. Наибольшие показатели разнообразия отмечены в отложениях с глубин 550 и 250 м; 49 ASVs (18%) встречались в отложениях на всех глубинах, а 16 ASVs – в отложениях, отобранных на максимальной глубине 1463 м (Ogaki et al., 2021). На основании идентичности ASVs показано, что грибное сообщество включает глобально распространенные таксоны, зарегистрированные в наземных средах, что предполагает перенос грибов с суши в глубоководные морские отложения. Однако авторы отмечают, что метод ДНК-метабаркодирования сам по себе не подтверждает присутствие живых или жизнеспособных организмов (Ogaki et al., 2021).

В ряде глубоководных районов наземные виды грибов обнаружены благодаря метагеномному анализу (Singh et al., 2012c). По приблизительной оценке метагеномными методами из глубоководных образцов выявлены 16 таксонов, включающих грибы из 14 классов и два некультивируемых клона (Nagahama, Nagano, 2012). Наиболее часто обнаруживали грибы из классов Eurotiomycetes, Saccharomycetes Dothideomycetes и Sordariomycetes. Установление грибных последовательностей с использованием праймеров 18S рРНК показывает, что многие из этих грибов метаболически активны и с высокой частотой встречаются в донных отложениях (Singh et al., 2011, 2012a, 2012c).

При использовании метода культур и при метагеномном анализе наиболее часто выявляли виды, принадлежащие к родам *Aspergillus* и *Penicillium*. Обнаружение метагеномными методами некультивируемых и новых видов грибов в глубоководных местообитаниях четко указывает на то, что грибы являются коренными обитателями этой экстремальной среды обитания (Nagano et al., 2010; Nagahama, Nagano, 2012; Singh et al., 2012a; Manohar, Raghukumar, 2013; Xu et al., 2014; Wang et al., 2019; Feng et al., 2021).

Количество новых операционных таксономических единиц (OTUs), полученных из глубоководных местообитаний, выше, чем полученных из других морских сред обитания. Например, 27 из 48 грибных филотипов, установленных в глубоководных отложениях Тихого океана, показали низкое сходство (<97%) с грибными последовательностями, доступными в Генбанке (Xu et al., 2014).

Исследование на основе праймеров 18S рДНК показало, что у большинства активных грибов с глубины от 1200 до 10000 м у Японских островов и из Марианской впадины (в том числе из Бездны Челленджера), присутствовали новые последовательности генов внутри филума Ascomycota, которые не были тесно связаны с ранее идентифицированными грибными последовательностями в общедоступных базах данных (Nagano et al., 2010). Недавно проведено исследование разнообразия и распределения грибных сообществ в Марианской впадине на глубинах 1000–4000 м с использованием секвенирования Illumine HiSeq с грибоспецифичными праймерами, нацеленными на внутреннюю транскрибируемую область спейсера гена рРНК (Wang et al., 2019). Глубоководные грибные сообщества показали высокое разнообразие последовательностей гена рРНК, принадлежащих 91 OTUs, которые охватывают 4 филума, 20 классов, 28 порядков, 37 семейств, 42 рода и 43 вида грибов. Из них 45 OTUs принадлежали As-

comycota (включая дрожжи порядка Saccharomycetales), 37 – Basidiomycota (включая дрожжи порядка Sporidiobolales), 3 – Chytridiomycota, 1 – Glomeromycota, 1 – Cryptomycota и 4 – неизвестным грибам (Wang et al., 2019).

Совпадение выявленных последовательностей имело высокий аффинитет с шестью известными классами Ascomycota (Sordariomycetes, Dothideomycetes, Saccharomycetes, Eurotiomycetes, Leotiomycetes, Pezizomycetes) и с девятью известными классами Basidiomycota (Malasseziomycete, Walleimycetes, Exobasidiomycetes, Microbotryomycetes, Cystobasidiomycetes, Ustilaginomycetes, Agaricomycetes, Tremellomycetes, Moniliellomycetes) (Wang et al., 2019). Наиболее распространенными видами оказались сумчатые грибы *Aspergillus penicillioides*, *Curvularia lunata*, *Cladosporium herbarum*, *Emericellopsis maritima*, *Talaromyces purpureogenus* и *Sarocladium kiliense*, обнаруженные во всех 13 собранных пробах (Wang et al., 2019).

Следует отметить, что криптомицеты (Cryptomycota), выявленные в Марианской впадине (Wang et al., 2019), – это родственные грибам протисты из группы опистоконт, облигатные внутриклеточные паразиты эукариотических организмов. К криптомицетам относят также большое количество последовательностей генов рРНК, полученных метагеномными методами (Lara et al., 2010).

Семь OTUs, обнаруженных с использованием последовательностей 18S рДНК в отложениях бассейна Центральной части Индийского океана на глубине 5000 м, показали менее 97% сходства с последовательностями в существующей базе данных NCBI, что предполагает наличие новых таксонов (Singh et al., 2012a). Две последовательности принадлежали *Aspergillus* sp. и дрожжевому грибу *Malassezia* sp. Некоторые из новых клонов или OTUs, описанных несколькими исследователями группами (Lopez-Garcia et al., 2001; Nagano et al., 2010; Singh et al., 2012a; Feng et al., 2021) из разных глубоководных биотопов, могут оказаться настоящими пьезофилами.

В донных отложениях каньонов Средиземного моря на глубинах 200–1000 м обнаружено 1742 грибковых OTUs, принадлежавших ко всем известным отделам грибов; доминирующий отдел был представлен Ascomycota. Однако только 36% OTUs принадлежали к известным родам (Varone et al., 2018). Биоразнообразие грибов в глубоководных донных отложениях Южно-Китайского моря, установленное молекулярно-генетическими методами, включает 82.39% Ascomycota, 8.10% Basidiomycota, 0.55% Zygomycota и 8.96% неизвестных грибов (Feng et al., 2021).

В Марианской впадине молекулярно-генетическим методом обнаружены представители Chytridiomycota (Wang et al., 2019), которые считаются самыми древними среди представителей царства Мусетае. Многие экологические последовательности генов грибов из глубоководных мест обитания располагаются как глубокие филогенетические ветви в отделе Chytridiomycota и могут представлять собой ещё более древние и неизвестные группы грибов (Raghukumar, 2017).

Присутствие грибных гиф в глубоководных субстратах ясно показало, что грибы активно растут и метаболизируют в этой экстремальной среде. Грибы присутствуют в раковинах моллюсков как в литоральных и мелководных прибрежных районах, так и в глубоководных местообитаниях (Höhnk, 1969). С помощью флуоресцентного красителя калькофлюора и эпифлюоресцентной микроскопии грибные гифы обнаружены в известковых фрагментах раковин из донных отложений на глубинах до 860 м в Бенгальском заливе (Raghukumar et al., 1992; Raghukumar, Raghukumar, 1998). Выделенный из таких раковин *Aspergillus restrictus* выращен в течение 25 сут на среде с 1 г известкового субстрата при давлении 100 бар (10 МПа) (Raghukumar et al., 1992). За этот период гриб выделил 512 мкг кальция, что свидетельствует о том, что грибы в таких субстратах используют органические компоненты раковин, приводя к выщелачиванию кальция (Raghukumar et al., 1992).

Этот же метод позволил обнаружить гифы грибов в глубоководных отложениях на глубине 5 тыс. м в центральном бассейне Индийского океана (Raghukumar et al., 2004; Damare et al., 2006). Иммунофлуоресцентные методы исследования подтвердили присутствие в донных отложениях *A. sydowii* (см.: Damare et al., 2006) и показали, что мицелиальные грибы в глубоководных отложениях метаболически активны и образуют мицелий. Грибы в глубоководных отложениях могут расти в составе гуминовых агрегатов. Предварительная обработка образцов осадка EDTA обеспечивает разрушение агрегатов и повышает шансы обнаружения грибных гиф, позволяя более точно оценить биомассу грибов. На основе этого метода в сочетании с окрашиванием калькофлюорохромом установлено, что биомасса грибов в отложениях центральной части Индийского бассейна на глубине 5 тыс. м составляла до 215 мкг С/г осадка (Damare, Raghukumar, 2008).

Ген рРНК экспрессируется, когда организм метаболически активен. Амплификация большого числа копий большой субъединицы рибосомальной РНК (LSU rRNA) грибов — до 3.52×10^6 – $5.23 \times$

$\times 10^7$ копий гена/г сырой массы отложений, свидетельствует о том, что грибы могут осуществлять важные экологические функции в данной среде обитания (Xu et al., 2014). Известно, что грибные гифы более эффективно обнаруживаются при разрушении агрегатов обработкой EDTA. На основании этого высказано предположение, что грибы, обитающие в глубоководных отложениях, участвуют в агрегации осадков (Damare, Raghukumar, 2008). Эксперимент, в котором грибы, выращенные в экспериментальных условиях при давлении 200 бар (20 МПа) и температуре 5°C в течение суток на питательной среде с экстрактом глубоководных отложений, способствовали аккреции (наслоению) гуминовых частиц вокруг мицелия и образованию микроагрегатов в донных отложениях, подтвердил предположение о том, что ответственными за агрегацию донных осадков являются сами грибы (Damare, Raghukumar, 2008). Ранее было показано, что оболочки гифов часто играют адгезивную роль в прикреплении гуминовых частиц к грибному мицелию (Hyde et al., 1986). Следовательно, грибы могут способствовать образованию гумуса в глубоководных отложениях. В почвах данные агрегаты выполняют ряд экологических функций, например, предотвращают вымывание внеклеточных ферментов и участвуют в рециркуляции органического вещества. Таким образом, агрегация донных осадков может быть важной экологической ролью глубоководных грибов (Damare, Raghukumar, 2008; Raghukumar, 2017).

Дрожжи. Дрожжи, принадлежащие к отделам Ascomycota и Basidiomycota, часто встречаются в глубоководных районах моря (Fell, 2012; Singh, Raghukumar, 2014). Предполагается, что базидиальные дрожжи в глубоководье встречаются чаще, чем аскомицетные (Nagahama et al., 2001b; Kutty, Philip, 2008; Singh et al., 2010). Базидиомицетные дрожжи относятся к родам *Cryptococcus*, *Malassezia*, *Rhodospiridium*, *Rhodotorula*, *Sporidiobolus* и *Sporobolomyces*. Распространенные аскомицетные дрожжи в глубоководных районах включают виды, принадлежащие к родам *Candida*, *Debaryomyces*, *Kluyveromyces*, *Kodamaea*, *Metschnikowia*, *Pichia*, *Saccharomyces* и *Williopsis*. Из 32 филотипов грибов, выделенных из глубоководных образцов атлантических и антарктических полярных широт, 23 принадлежали аскомицетным дрожжам из подотдела Saccharomycotina и базидиомицетным дрожжам из подотдела Ustilagomycotina (см.: Bass et al., 2007).

Cryptococcus и *Rhodotorula* — доминирующие глубоководные дрожжи в пробах воды из находящейся у берегов Калифорнии Ломской впадины,

где общее количество дрожжей варьировало от 0 до 1920 жизнеспособных клеток/л (Kutty, Philip, 2008). С родом *Cryptococcus* тесно связаны 42% последовательностей рРНК из донных отложений Перуанской впадины (Edgcomb et al., 2011). Среди OTUs глубоководных микробных сообществ эукариот из отложений у о-ва Куросима доминировал *C. curvatus* (см.: Takishita et al., 2006); виды *C. surugensis* и *C. skinneri* обнаружены метагеномными методами в пробах глубоководных донных отложений на глубине 1200–10000 м у Японских островов и в Марианской впадине (Nagahama et al., 2003). Базидиальные дрожжи *Rhodotorula glutinis* и *R. mucilaginosa* выделены из отложений в северо-западной части Тихого океана (Nagahama et al., 2001b). Из самого глубокого местообитания Мирового океана – Марианской впадины на глубине 11000 м выделены базидиомицетные дрожжи *R. mucilaginosa* (см.: Takami, 1999), аскомицетные дрожжи *Candida parapsilosis* и 3 вида *Metschnikowia* (см.: Nagano et al., 2010). Дрожжи *C. parapsilosis* – это условно-патогенный для человека микроорганизм, который был также изолирован из отложений центральной части Индийского бассейна (Singh et al., 2012a).

В Марианской впадине на глубине 1000–4000 м с помощью молекулярно-генетических методов обнаружены сумчатые дрожжи порядка Saccharomycetales и базидиальные дрожжи порядка Sporidiobolales (Wang et al., 2019). Наиболее часто встречались аскомицетные дрожжи рода *Candida* (*C. etchellsii*) и базидиальные дрожжи родов *Malassezia* (*M. globosa*), *Rhodotorula* (*R. mucilaginosa*) и *Cryptococcus* (см.: Wang et al., 2019).

Из 515 клонов, представляющих 45 OUTs, обнаруженных в восточной части Индийского океана на глубине около 4000 м, 227 клонов и 17 OUTs принадлежали дрожжам (Zhang et al., 2014). Самые распространенные среди них – представители родов *Cryptococcus* (63 клон) и *Candida*, а также *Galactomyces candidum*, *Sterigmatomyces halophilus*, *Trichosporon moniliiforme* и *Rhodotorula slooffiae* (см.: Zhang et al., 2014).

Дрожжи образуют ассоциации с глубоководными донными животными. Ряд базидиомицетных красных дрожжей, относящихся к родам *Rhodotorula*, *Sporobolomyces*, *Cryptococcus* и др., выделен из двустворчатого моллюска *Calyplogena* sp. и полихеты *Lamellibrachia* sp., собранных в глубоководных тихоокеанских экосистемах (Nagahama et al., 2001a, 2001b; 2003), а также из многих других морских организмов: водорослей, рыб, млекопитающих и морских птиц (Kutty, Philip, 2008). Связанные с животными дрожжи более обильны, так как питательные вещества, получаемые из живот-

ных, для грибов доступнее, чем вещества из отложений (Nagahama et al., 2001a). Двадцать два штамма, идентифицированные как *Rhodotorula glutinis*, широко распространены в глубоководье, а пять изолятов, идентифицированных как *R. minuta*, были выделены только из донных животных (Nagahama et al., 2001a).

Возможно, наземные грибы совершили адаптивный переход к существованию в глубоководных местообитаниях, где и живут как факультативные морские грибы, что подтверждается культивированием грибов *in vitro*, а также метагеномикой и экспериментальными исследованиями.

Рост глубоководных грибов в условиях культивирования

Мицелиальные грибы и дрожжи способны расти в глубоководных условиях при высоком гидростатическом давлении и низкой температуре, хотя их темпы роста могут быть медленными (Lorenz, Molitoris, 1997; Raghukumar, 2017). При разных комбинациях температуры и давления способность грибов к росту меняется. В модельном эксперименте реакции грибов на высокое давление и низкие температуры могут показать, являются изолированные виды коренными глубоководными формами или “пришельцами” из других местообитаний (Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979).

Большинство наземных видов грибов, выделенных из морских глубин, лучше всего растут при температуре 30°C и давлении 1 бар (0.1 МПа); данное сочетание оптимально по сравнению с другими комбинациями температуры и давления (Damare et al., 2006; Singh et al., 2010). Если температура поддерживается на уровне 30°C, эти грибы в некоторой степени могут расти и при давлении 200 бар. Многие наземные изоляты также способны к такому росту. Однако большая часть грибов, выделенных из морских глубин, плохо растет при давлении 200 бар и температуре 5°C, следовательно, давление само по себе может ограничивать их рост (как и низкая температура). При высоком гидростатическом давлении и низкой температуре для грибов создаются экстремальные условия роста.

Показано, что некоторые грибы хорошо растут как в условиях низкой температуры и высокого давления, так и при давлении 1 бар и комнатной температуре. Например, выделенные из отложений центральной части Индийского бассейна с глубины около 5000 м глубоководные изоляты наземных видов, принадлежащих к *Aspergillus*, *Sagenomella* и *Exophiala*, одинаково хорошо росли как при 200 бар и 5°C, так и при 1 бар и 30°C

(Damare, Raghukumar, 2008). Несколько грибов, включая 5 изолятов *Aspergillus*, при 200 бар и 5°C росли лучше, чем при 200 бар и 30°C (Damare et al., 2006). В другом исследовании два изолята *Tilletiopsis albescens* и один изолят из рода *Sagenomella* хорошо росли при давлении 200 бар при температуре 5 и 30°C (Singh et al., 2010). Все они – наземные виды, выделенные из морских глубин. Некоторые дрожжи также хорошо росли при высоком давлении (до 50 МПа) и низкой температуре (ZoBell, Johnson, 1949; Yamasato et al., 1974).

На прорастание спор грибов влияет низкая температура. Споры грибов, полученные из глубоководных отложений и наземных сред обитания, при температуре 30°C легко прорастают даже при высоком гидростатическом давлении 200 бар. Однако при температуре 5°C даже при давлении 1 бар они прорастают плохо или вовсе не прорастают (Raghukumar, Raghukumar, 1998; Damare et al., 2006; Singh et al., 2010). Таким образом, низкая температура в большей степени влияет на прорастание спор грибов, чем высокое гидростатическое давление. Исключением стал глубоководный изолят *Aspergillus sydowii*, споры которого прорастали при давлении 100, 300 и 500 бар даже при температуре 5°C (Damare et al., 2006; Damare, Raghukumar, 2008).

Возникает вопрос, как наземные грибы колонизируют субстраты в глубоководье, если прорастание спор ингибируется низкой температурой? Высказано предположение, что в глубоководных районах моря наземные виды грибов более успешны в колонизации и росте, если внедряются в эту среду в виде мицелия, а не спор. Гифы грибов с обволакивающими их твердыми органическими частицами могут переноситься с суши в море и опускаться на глубину, таким образом адаптируясь к экстремальным условиям глубоководных донных отложений (Damare et al., 2006).

Биомасса культуранельных грибов в эксперименте

Биомасса глубоководных мицелиальных и дрожжевых грибов (мг сухой массы/20 мл питательной среды) оценена в лабораторных условиях, моделировавших давление и температуру глубоководной среды (Raghukumar et al., 2010). Биомасса большинства видов мицелиальных и дрожжевых грибов при давлении 0.1 МПа и температуре 30°C была больше, чем в условиях повышенного гидростатического давления (20 МПа) при температуре 5 и 30°C. У шести видов мицелиальных грибов она достигала 10–15 мг сухой массы в 20 мл питательной среды при 20 МПа/30°C и 25–30 мг при 20 МПа/5°C (Raghukumar et al., 2010). Био-

масса пяти изолятов дрожжей при 20 МПа/30°C и 20 МПа/5°C составила 2–4 мг сухой массы. Эти штаммы, относящиеся к пьезотолерантным (баротолерантным) микроорганизмам, росли лучше на средах, приготовленных на морской воде, чем на дистиллированной (Raghukumar et al., 2010). В эксперименте с 32 изолятами мицелиальных грибов, растущих на средах с морской и дистиллированной водой, максимумы биомассы отмечены у равного числа изолятов, однако производство биомассы в средах на морской воде было выше, чем на дистиллированной. Аналогичные результаты получены и в эксперименте с глубоководными дрожжами (Singh et al., 2010). Наземные грибы также демонстрировали рост и наращивание биомассы при гидростатическом давлении 20 МПа при температуре 5 и 30°C (Damare et al., 2006).

Существует мнение (Daniel et al., 2006), что большинство, если не все, организмы могут жить в условиях широкого диапазона гидростатического давления. Ряд авторов считает, что, поскольку жизнь зародилась в глубоководной среде при высоком давлении (например, на глубине 2 км давление эквивалентно 20 Мпа), то устойчивость к повышенному гидростатическому давлению является физико-химическим параметром и встречается, если не у всех, то, по крайней мере, у большинства микроорганизмов (Daniel et al., 2006; Raghukumar et al., 2010).

Особенности морфологии глубоководных грибов in vitro

Иммунофлуоресцентный метод с использованием FITC-меченых поликлональных антител к грибу *Aspergillus terreus* (#А 4634), выделенному в культуру из глубоководных отложений, помог обнаружить гифы как в отложениях, так и на твердых частицах органического вещества, позволив изучить морфологию этих гиф (Damare et al., 2006; Damare, Raghukumar, 2008). Однако при выращивании гриба в питательной среде с солодовым экстрактом и имитации глубоководных условий 200 бар/5°C отмечены морфологические аномалии грибов. Так, глубоководный изолят *Aspergillus terreus* #А 4634 показал нормальный рост мицелия при давлении 1 бар и температуре 30 и 5°C, но при давлении 200 бар и этой же температуре гриб формировал гифы на месте метул и конидиенесущих фиалид на поверхности конидиального вздутия (Damare et al., 2006; Damare, Raghukumar, 2008).

Одной из причин возникновения таких аномалий может быть культуральная среда, состав питательных веществ которой отличается от состава более благоприятной для нормального роста гри-

ба среды *in situ*. Использование экстракта глубоководных отложений при культивировании глубоководных грибов обеспечивает нормальный рост грибных структур. Это подтверждает роль культуральной среды в появлении аномалий (Damare et al., 2006; Damare, Raghukumar, 2008). Еще одной причиной появления аномалий могут быть глубоководные условия, воссоздаваемые в эксперименте.

Глубинная биосфера

Благодаря Комплексной программе морского бурения (IODP – Integrated Ocean Drilling Program) была открыта морская “глубинная биосфера”, где микроорганизмы живут в отложениях морского дна (Wang et al., 2013). “Глубинная биосфера” обнаружена в подповерхностных областях морских отложений. Эти осадки образуются в результате постоянного оседания и накопления на морском дне в течение длительного периода геологического времени частиц из вышележащих вод. Толщина отложений колеблется от нескольких сантиметров почти до 1 км в зависимости от их близости к океанической коре. По существующим оценкам огромное количество углерода, эквивалентное всей растительности на Земле, хранится в глубинной биосфере (Raghukumar, 2017).

Глубинные подповерхностные слои состоят из отложений с четко выраженными микробными сообществами, сформировавшимися из сообществ водных масс. Температура вдоль осадочного ядра увеличивается на 30–50°C на 1 км. Установлено, что в толще донных отложений на 1922 м вглубь от поверхности морского дна температура варьирует от 60 до 100°C. Солёность в пробах отложений у поверхности морского дна ниже солёности морской воды на 3.3% и быстро снижается до 3.0% на 28 м вглубь от поверхности морского дна (Raghukumar, 2017).

Глубинная биосфера населена экстремофильными бактериями и археями (Jørgensen, Voetius, 2007). Информация о грибах в этом местообитании появилась в последние годы. Так, согласно результатам метагеномного анализа с использованием универсальных эукариотических праймеров, грибы – это доминирующие эукариоты в образцах осадков, взятых у берегов Перу (глубина 150 м) и в Перуанской впадине (глубина 427 м) из толщи сульфидных отложений с 1.7 и 37.4 м от поверхности морского дна (Edgcomb et al., 2011).

Молекулярно-генетические исследования грибов показали, что они могут быть метаболитически активны и доминируют в эукариотических микробных сообществах отложений глубинной

биосферы. Максимальное эукариотическое разнообразие наблюдалось в пробах отложений с глубины 1.75 м от поверхности морского дна (Edgcomb et al., 2011). Наибольшее разнообразие и максимальная частота встречаемости отмечены для базидиомицетных дрожжей из родов *Cryptococcus*, *Malassezia* и *Trichosporon*, которые являются оппортунистическими патогенами глубоководных млекопитающих (Edgcomb et al., 2011).

Глубинная биосфера может быть хранилищем так называемых палеобов, или древних микроорганизмов (Raghukumar et al., 2004). Многие оседающие на морское дно микроорганизмы при постоянном осадконакоплении постепенно погребаются в толще осадка. В отложениях они могут оставаться активными или находиться в анабиозе в течение тысяч лет. Культивирование проб из толщи отложений позволяет их извлечь. Грибы культивировали из проб, взятых в Чагосской впадине в Индийском океане на глубине 5900 м из толщи отложений от 10 см до 3.7 м (Raghukumar et al., 2004). Выделен гриб *Aspergillus sydowii*, прорастание спор которого при гидростатическом давлении 100, 300 и 500 бар при температуре 5°C подтвердило его баротолерантность и глубоководное происхождение (Raghukumar et al., 2004). Численность грибов колебалась от 69 до 2493 КОЕ на 1 г сухой массы осадка с максимальным обилием в пробе с глубины осадочного ядра 160 см, что соответствует возрасту 0.18 млн лет (Raghukumar et al., 2004). Биостратиграфия радиолярий показала, что возраст самых глубоких образцов, из которых были выращены грибы, соответствовал 0.43 млн лет. Это, вероятно, самый старый зарегистрированный возраст для восстановления жизнедеятельности культурабельных грибов (Raghukumar et al., 2004). Данные грибы могли быть получены из гифов или спор, перенесенных с суши и похороненных в донных отложениях, где они и сохранились в течение длительного периода времени. Вероятно, что палеобиологические грибы в подповерхностных слоях отложений – это результат непрерывного процесса отбора, направленного на выживаемость в глубинных подповерхностных слоях отложений.

В Кентерберийском бассейне у восточной окраины Южного острова Новой Зеландии с глубины 344 м из толщи осадочных пород (4–1884 м) выделено более 200 изолятов мицелиальных грибов, относящихся к 21 роду наземных видов Ascomycota и Basidiomycota (Rédou et al., 2015). Грибы представляли преимущественно мицелиальные формы (68%) и в меньшей степени дрожжи (32%). Максимальная численность грибов отмечена на глубине отложений 34 м. Самыми распростра-

ненными были виды из родов *Acremonium*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Fusarium* и *Penicillium*; сумчатые дрожжи были представлены родом *Meyerozyma*, базидиальные — родами *Rhodotorula* и *Bullera*. Наибольшая численность отмечена у дрожжевого гриба *R. mucilaginosa*. Установлено, что обработка образцов перед культивированием под высоким гидростатическим давлением позволяет выделить больше культур (Rédou et al., 2015).

Таким образом, уникальная глубинная биосферная среда обитания толщи глубоководных морских отложений населена грибами, в основном относящимися к наземным видам. Подповерхностные слои глубоководных отложений являются потенциальными хранилищами палеобов — древних микроорганизмов (Raghukumar et al., 2004; Raghukumar, 2017).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования глубоководных грибов, проведенные методами культивирования и метагеномными методами, представили доказательства их присутствия в глубоководных местообитаниях. Большинство глубоководных культурабельных и некультурабельных грибов показали гомологию с видами, описанными в наземной среде, что позволяет говорить о их возможном попадании (миграции) в глубокое море с ветром или с наземными стоками.

В глубоководных местообитаниях Мирового океана обнаружены представители всех отделов царства грибов. По данным разных авторов, до 80–85% обнаруженных видов принадлежат отделу Ascomycota. Среди грибов встречены как облигатные, так и факультативные морские микромицеты. Наряду с известными видами грибов отмечено наличие новых грибных последовательностей (OTUs), сходство которых с ранее выявленными последовательностями, зарегистрированными в генетических базах данных, менее 97%.

Многие экологические уникальные последовательности генов грибов из глубоководных местообитаний располагаются как глубокие филогенетические ветви в отделе Chytridiomycota, представители которого считаются самыми древними среди царства Мусетая. Они могут представлять собой неизвестные и еще более древние группы грибов.

В толще глубоководных морских отложений уникальная глубинная биосферная среда обитания населена грибами, относящимися в основном к наземным видам. Подповерхностные слои глубоководных отложений являются потенциал-

ными хранилищами палеобов — древних микроорганизмов.

Модельные эксперименты с глубоководными грибами, выделенными классическими культуральными методами в условиях, имитирующих параметры глубоководной среды (высокое гидростатическое давление и низкая температура), выявили как пьезотолерантные, так и пьезофильные микромицеты. Показано, что изоляты глубоководных грибов, например, родов *Penicillium* и *Cladosporium*, обладают широким спектром биологической активности против индикаторных бактерий и личинок морских обрастателей.

Таким образом, исследования грибов в глубоководных местообитаниях Мирового океана направлены на решение фундаментальных проблем биоразнообразия, экологии и эндемизма морских микромицетов, а также на поиск новых биологически активных метаболитов для фармацевтических целей. Анализ состояния изученности глубоководных грибов является информационным обеспечением и вектором глубоководных микологических исследований, проводимых в Тихом и Южном океанах Национальным научным центром морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН (Борзых, Зверева, 2019).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борзых О.Г., Зверева Л.В. Первые сведения о глубоководных грибах подводного вулкана Пийпа (Массив Вулканологов, Берингово море) // Комплексные исследования Мирового океана. Сб. материалов IV Всерос. конф. молодых ученых. Севастополь, 22–26 апреля 2019 г. Севастополь: ФГБУН МГИ. С. 209–210.
- Кафанов А.И., Кудряшов В.А. Морская биогеография. М.: Наука. 2000.
- Abe F. Piezophysiology of yeast: occurrence and significance // Cell. Mol. Biol. 2004. V. 50. P. 437–445.
- Arifeen M.Z.U., Xue Y.-R., Liu C.-H. Deep-sea fungi: diversity, enzymes, and bioactive metabolites // Fungi in extreme environments: ecological role and biotechnological significance. Cham, Switzerland: Springer. 2019. Ch. 17. P. 331–347.
- Barone G., Rastelli E., Corinaldesi C. et al. Benthic deep-sea fungi in submarine canyons of the Mediterranean Sea // Prog. Oceanogr. 2018. V. 168. P. 57–64. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.09.011>
- Bass D., Howe A., Brown N. et al. Yeast forms dominate fungal diversity in the deep oceans // Proc. R. Soc. B. 2007. № 274. P. 3069–3077.
- Bruun A.F. The abyssal fauna: its ecology, distribution and origin // Nature. 1956. V. 177. № 2. P. 1105–1108.
- Daletos G., Ebrahim W., Ancheeva E. et al. Natural products from deep-sea-derived fungi — A new source of novel bioactive compounds? // Curr. Med. Chem. 2018.

- V. 25. № 2. P. 186–207.
<https://doi.org/10.2174/0929867324666170314150121>
- Damare S., Raghukumar C.* Fungi and macroaggregation in deep-sea sediments // *Microb. Ecol.* 2008. V. 56. P. 168–177.
- Damare S., Raghukumar C., Raghukumar S.* Fungi in deep-sea sediments of the Central Indian Basin // *Deep Sea Res. Part I.* 2006. V. 53. P. 14–27.
- Daniel I., Oger P., Winter R.* Origins of life and biochemistry under high-pressure conditions // *Chem. Soc. Rev.* 2006. V. 35. № 10. P. 858–875.
- DeLong E.F., Pace N.R.* Environmental diversity of bacteria and archaea // *Syst. Biol.* 2001. V. 50. P. 470–478.
- DeLong E.F., Yayanos A.A.* Adaptation of the membrane lipids of a deep-sea bacterium to changes in hydrostatic pressure // *Science.* 1985. № 228. P. 1101–1103.
- Dupont J., Magnin S., Rousseau F. et al.* Molecular and ultrastructural characterization of two ascomycetes found on sunken wood off Vanuatu Islands in the deep Pacific Ocean // *Mycol. Res.* 2009. V. 113. P. 1351–1364.
- Edgcomb V.P., Beaudoin D., Gast R. et al.* Marine subsurface eukaryotes: the fungal majority // *Environ. Microbiol.* 2011. V. 13. P. 172–183.
- Edgcomb V.P., Kysela D.T., Teske A. et al.* Benthic eukaryotic diversity in the Guaymas Basin hydrothermal vent environment // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2002. V. 99. P. 7658–7662.
- Fell J.W.* Yeasts in marine environments // *Marine fungi and fungal-like organisms.* Gareth Jones E.B. and Pang k.-L., Eds. Berlin: De Gruyter. 2012. Ch. 6. P. 91–102.
- Feng L., Song Q., Jiang Q., Li Z.* The horizontal and vertical distribution of deep-sea sediments fungal community in the South China Sea // *Front. Mar. Sci.* 2021. № 8. Art. ID 592784.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2021.592784>
- Fungi in Extreme Environments: Ecological Role and Biotechnological Significance.* Cham, Switzerland: Springer. 2019. 626 p.
- Höhnk W.* Über den pilzlichen Befall kalkiger Hartteile von Meerestieren // *Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforsch.* 1969. V. 20. P. 129–140.
- Hyde K.D., Jones E.B.G., Moss S.T.* Mycelial adhesion to surfaces // *The Biology of Marine Fungi.* Moss S.T. Ed. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1986. Ch. 28. P. 331–340.
- Jannasch H.W., Wirsen C.O., Winget C.L.* A bacteriological pressure-retaining deep-sea sampler and culture vessel // *Deep-Sea Res. Oceanogr. Abstr.* 1973. V. 20. P. 661–664.
- Jørgensen B.B., Boetius A.* Feast and famine – microbial life in the deep-sea bed // *Nat. Rev. Microbiol.* 2007. № 5. P. 770–781.
- Kohlmeyer J.* Eine neuer Ascomycet auf Hydrozoen im Südatlantik // *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 1971. V. 83. P. 505–509.
- Kohlmeyer J.* New genera and species of higher fungi from the deep sea (1615–5315 m) // *Rev. Mycol.* 1977. V. 41. P. 189–206.
- Kohlmeyer J., Kohlmeyer E.* *Marine mycology: The higher fungi.* New York: Academic. 1979. 690 p.
- Kohlmeyer J., Volkmann-Kohlmeyer B.* *Halographis* (Opegraphales), a new endolithic lichenoid from corals and snails // *Can. J. Bot.* 1988. V. 66. P. 1138–1141.
- Kutty S.N., Philip R.* Marine yeasts – a review // *Yeast.* 2008. V. 25. P. 465–483.
- Li L., Kato C., Horikoshi K.* Bacterial diversity in deep-sea sediments from different depths // *Biodiversity Conserv.* 1999. V. 8. P. 659–677.
- Lara E., Moreira D., López-García P.* The environmental clade LKM11 and *Rozella* form the deepest branching clade of Fungi // *Protist.* 2010. V. 161. P. 116–121.
- López-García P., Rodríguez-Valera F., Pedrós-Alió C., Moreira D.* Unexpected diversity of small eukaryotes in deep-sea Antarctic plankton // *Nature.* 2001. № 409. P. 603–660.
- Lorenz R., Molitoris H.P.* Cultivation of fungi under simulated deep-sea conditions // *Mycol. Res.* 1997. V. 110. P. 1355–1365.
- Manohar C.S., Raghukumar C.* Fungal diversity from various marine habitats deduced through culture-independent studies // *FEMS Microbiol. Lett.* 2013. V. 341. P. 69–78.
- Marchese P., Garzoli L., Young R. et al.* Fungi populate deep-sea coral gardens as well as marine sediments in the Irish Atlantic Ocean // *Environ. Microbiol.* 2021. V. 23. № 8. P. 4168–4184.
<https://doi.org/10.1111/1462-2920.15560>
- Munn C.B.* *Marine microbiology: ecology and applications,* 2nd ed. New York: Garland Science. 2011. 392 p.
- Nagahama T., Nagano Y.* Cultured and uncultured fungal diversity in deep-sea environments // *Biology of marine fungi.* Raghukumar C. (ed.) / *Progress in Molecular and Subcellular Biology.* V. 53. Berlin: Springer. 2012. P. 173–187.
- Nagahama T., Hamamoto M., Nakase T. et al.* Distribution and identification of red yeasts in deep-sea environments around the northwest Pacific Ocean // *Antonie van Leeuwenhoek.* 2001a. V. 80. P. 101–110.
- Nagahama T., Hamamoto M., Nakase T., Horikoshi K.* *Rhodotorula lamellibrachii* sp. nov., a new yeast species from a tubeworm collected at the deep-sea floor in Sagami bay and its phylogenetic analysis // *Antonie van Leeuwenhoek.* 2001b. V. 80. P. 317–323.
- Nagahama T., Hamamoto M., Nakase T., Horikoshi K.* *Rhodotorula benthica* sp. nov. and *Rhodotorula calyptogenae* sp. nov., novel yeast species from animals collected from the deep-sea floor, and *Rhodotorula lysiniphila* sp. nov., which is related phylogenetically // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2003. V. 53. P. 897–903.
- Nagano Y., Nagahama T., Hatada Y. et al.* Fungal diversity in deep-sea sediments – the presence of novel fungal groups // *Fungal Ecol.* 2010. V. 3. P. 316–325.
- Nagano Y., Fujiwara Y., Nishimoto A. et al.* Deep-sea endemic fungi? The discovery of *Alisea longicolla* from artificially immersed wood in deep sea off the Nansei Islands, Japan // *Mycoscience.* 2019. V. 60. № 4. P. 228–231.
- Ogaki M.B., Coelho L.C., Vieira R. et al.* Cultivable fungi present in deep-sea sediments of Antarctica: Taxonomy, diversity, and bioprospecting of bioactive compounds // *Extremophiles.* 2020. V. 24. № 2. P. 227–238.
<https://doi.org/10.1007/s00792-019-01148-x>

- Ogaki M.B., Pinto O.H.B., Vieira R. et al. Fungi present in Antarctic deep-sea sediments assessed using DNA metabarcoding // *Microbial Ecology*. 2021. V. 82. № 1. P. 157–164.
<https://doi.org/10.1007/s00248-020-01658-8>
- Poulicek M., Machiroux R., Toussaint C. Chitin diagenesis in deep-water sediments // *Chitin in nature and technology*. New York: Plenum. 1986. P. 523–530.
- Raghukumar S. Fungi in Coastal and Oceanic Marine Ecosystems: Marine Fungi. Cham, Switzerland: Springer. 2017. 378 p.
- Raghukumar C., Raghukumar S. Barotolerance of fungi isolated from deep-sea sediments of the Indian Ocean // *Aquat. Microb. Ecol.* 1998. V. 15. P. 153–163.
- Raghukumar C., Raghukumar S., Sharma S., Chandramohan D. Endolithic fungi from deep sea calcareous substrata: isolation and laboratory studies // *Oceanography of the Indian Ocean*. B.N. Desai (ed.). New Delhi: Oxford and IBH. 1992. P. 3–9.
- Raghukumar C., Damare S.R., Singh P. A review on deep-sea fungi: occurrence, diversity and adaptations // *Bot. Mar.* 2010. V. 53. P. 479–492.
- Raghukumar C., Raghukumar S., Sheelu G. et al. Buried in time: culturable fungi in a deep-sea sediment core from the Chagos Trench, Indian Ocean // *Deep Sea Res., Part I*. 2004. V. 51. P. 1759–1768.
- Rédou V., Navarri M., Meslet-Cladière L. et al. Species richness and adaptation of marine fungi from deep-subseafloor sediments // *Appl. Environ. Microbiol.* 2015. V. 81. P. 3571–3583.
- Richards T.A., Jones M.D.M., Leonard G., Bass D. Marine fungi: their ecology and molecular diversity // *Annu. Rev. Mar. Sci.* 2012. V. 4. P. 495–522.
- Roth F.J. Jr., Orpurt P.A., Ahearn D.G. Occurrence and distribution of fungi in a subtropical marine environment // *Can. J. Bot.* 1964. V. 42. P. 375–383.
- Siebenaller J.F., Somero G.N. Biochemical adaptation to the deep sea // *Rev. Aquat. Sci.* 1989. № 1. P. 1–25.
- Simonato F., Campanaro S., Lauro F.M. et al. Piezophilic adaptation: a genomic point of view // *J. Biotechnol.* 2006. V. 126. P. 11–25.
- Singh P., Raghukumar C. Diversity and physiology of deep-sea yeasts: A review // *Kavaka*. 2014. V. 43. P. 50–63.
- Singh P., Raghukumar C., Verma P., Shouche Y. Phylogenetic diversity of culturable fungi from the deep-sea sediments of the Central Indian Basin and their growth characteristics // *Fungal Diversity*. 2010. V. 40. P. 89–102.
- Singh P., Raghukumar C., Verma P., Shouche Y. Fungal community analysis in the deep-sea sediments of the Central Indian Basin by culture-independent approach // *Microb. Ecol.* 2011. V. 61. P. 507–517.
- Singh P., Raghukumar C., Meena R.M. et al. Fungal diversity in deep-sea sediments revealed by culture-dependent and culture-independent approaches // *Fungal Ecol.* 2012a. V. 5. P. 543–553.
- Singh P., Raghukumar C., Verma A.K., Meena R.M. Differentially expressed genes under simulated deep-sea conditions in the psychrotolerant yeast *Cryptococcus* sp. NIOCC#PY13 // *Extremophiles*. 2012b. V. 16. P. 777–785.
- Singh P., Raghukumar C., Verma P., Shouche Y. Assessment of fungal diversity in deep-sea sediments by multiple primer approach // *World J. Microbiol. Biotechnol.* 2012c. V. 28. P. 659–667.
- Sogin M.L., Morrison H.G., Huber J.A. et al. Microbial diversity in the deep sea and the underexplored “rare biosphere” // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2006. V. 103. P. 12115–12120.
- Somero G.N. Adaptations to high hydrostatic pressure // *Annu. Rev. Physiol.* 1992. V. 54. P. 557–577.
- Sverdrup H.U., Johnson M.W., Fleming R.H. The oceans, their physics, chemistry, and general biology. New York: Prentice-Hall. 1942. 1087 p.
- Takai K., Horikoshi K. Genetic diversity of Archaea in deep-sea hydrothermal vent environments // *Genetics*. 1999. V. 152. P. 1285–1297.
- Takami H. Isolation and characterization of microorganisms from deep-sea mud // *Extremophiles in deep-sea environments*. Horikoshi K., Tsujii K. (eds.). Tokyo: Springer. 1999. P. 3–26.
- Takishita K., Tsuchiya M., Reimer J.D., Maruyama T. Molecular evidence demonstrating the basidiomycetous fungus *Cryptococcus curvatus* is the dominant microbial eukaryote in sediment at the Kuroshima Knoll methane seep // *Extremophiles*. 2006. V. 10. P. 165–169.
- Wang F.P., Lu S.L., Orcutt B.N. et al. Discovering the roles of subsurface microorganisms: Progress and future of deep biosphere investigation // *Chin. Sci. Bull.* 2013. V. 58. P. 456–467.
- Wang Z.-P., Liu Z.-Zh., Wang Y.-L. et al. Fungal community analysis in seawater of the Mariana Trench as estimated by Illumina HiSeq // *RSC Adv.* 2019. V. 9. P. 6956–6964.
- West A.J., Lin C.-W., Lin T.-C. et al. Mobilization and transport of coarse woody debris to the oceans triggered by an extreme tropical storm // *Limnol. Oceanogr.* 2011. V. 56. P. 77–85.
- Xu W., Pang K.-L., Luo Z.-H. High fungal diversity and abundance recovered in the deep-sea sediments of the Pacific Ocean // *Microb. Ecol.* 2014. V. 68. P. 688–698.
- Yamasato K., Goto S., Ohwada K. et al. Yeasts from the Pacific Ocean // *J. Gen. Appl. Microbiol.* 1974. V. 20. P. 289–307.
- Yanagibayashi M., Nogi Y., Li L., Kato C. Changes in the microbial community in Japan Trench sediment from a depth of 6292 m during cultivation without decompression // *FEMS Microbiol. Lett.* 1999. V. 170. P. 271–279.
- Zhang X.-Y., Tang G.-L., Xu X.-Y. et al. Insights into deep-sea sediment fungal communities from the East Indian Ocean using targeted environmental sequencing combined with traditional cultivation // *PLoS One*. 2014. V. 9. № 10. Art. ID e109118.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109118>
- Zhang X., Li Y., Yu Z. et al. Phylogenetic diversity and bioactivity of culturable deep-sea-derived fungi from Okinawa Trough // *J. Oceanol. Limnol.* 2021. V. 39. P. 892–902.
- ZoBell C.E., Johnson F.H. The influence of hydrostatic pressure on the growth and viability of terrestrial and marine bacteria // *J. Bacteriol.* 1949. V. 57. P. 179–189.
- ZoBell C.E., Morita R.Y. Barophilic bacteria in some deep-sea sediments // *J. Bacteriol.* 1957. V. 73. P. 563–568.

Fungi in Deep-Sea Ecosystems of the World Ocean

L. V. Zvereva^a and O. G. Borzykh^a

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

An analysis of data available in literature on the taxonomic diversity, occurrence, abundance, and distribution of microscopic fungi in deep-sea pelagic and benthic habitats of the World Ocean is provided in this review. Of particular note is the homology of deep-sea species and those described from the terrestrial environment. The adaptations that allow fungi to exist in extreme conditions of bottom sediments of the World Ocean are discussed.

Keywords: deep-sea fungi, deep biosphere, extreme habitats, World Ocean

УДК 587.58.591.53

ТРОФИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ РЫБ РОДОВ *OPISTHOCENTRUS* И *PHOLIDAPUS* (PERCIFORMES: OPISTHOCENTRIDAE) В ЯПОНСКОМ МОРЕ

© 2022 г. О. А. Рутенко^{1, 2, *}, В. Н. Иванков¹, С. И. Кияшко², Н. А. Некрасова¹

¹Лаборатория экологии и эволюционной биологии водных организмов, Институт Мирового океана, Дальневосточный федеральный университет, Владивосток 690922, Россия

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

*e-mail: orutenko@gmail.com

Поступила в редакцию 09.03.2021 г.

После доработки 11.12.2021 г.

Принята к публикации 27.01.2022 г.

Определены трофические отношения четырех видов опистоцентровых рыб (Perciformes: Opisthocentridae): *Opisthocentrus ocellatus*, *O. tenuis*, *O. zonope* и *Pholidapus dybowskii* по результатам исследования содержимого желудков и анализа соотношений стабильных изотопов азота ($\delta^{15}\text{N}$) и углерода ($\delta^{13}\text{C}$) в мягких тканях. Средние значения соотношений изотопов углерода варьировали от -20.04 ± 0.95 до -15.44 ± 0.98 , что свидетельствует о широком спектре первичных источников углерода. Наибольшие средние значения показателей азота (10.71 ± 0.55) и максимальная площадь изотопной ниши обнаружены у *Ph. dybowskii*. Основным объектом питания всех изученных видов рыб являются амфиподы, что подтверждено высокой вероятностью пересечения изотопных ниш. Разделение трофических ниш обусловлено избирательным потреблением отдельных видов амфипод, специфичных для каждого вида рыб, а также использованием в качестве дополнительного источника пищи водных беспозвоночных, принадлежащих к разным таксономическим группам. Индекс сходства Шенера, рассчитанный на основе относительной численности определенных до вида кормовых объектов, обнаруженных в желудках рыб, показал отсутствие конкурентных отношений между всеми исследованными видами рыб; минимальные значения индекса отмечены между наиболее филогенетически близкими видами *O. ocellatus* и *O. tenuis*.

Ключевые слова: *Opisthocentrus*, *Pholidapus*, трофические отношения, спектр питания, стабильные изотопы, углерод, азот

DOI: 10.31857/S013434752203007X

Опистоцентровые рыбы родов *Opisthocentrus* и *Pholidapus* – типичные представители донных прибрежных ихтиоценов дальневосточных морей (Соколовский и др., 2009), обитающие в прибрежных зарослях макрофитов и морских трав (Ochiai, Fuji, 1980; Баланов и др., 2010; Маркевич, 2014, 2015а, 2015б, 2018; Маркевич и др., 2015). Опоясанный опистоцентр *O. zonope* Jordan et Snyder, 1902 – теплолюбивый вид, обычный в южных районах Приморья, который встречается также среди валунов и на каменистых склонах (Маркевич, 2015а). Наиболее фенотипически схожие глазчатый опистоцентр *O. ocellatus* (Tilesius, 1811) и белоносый опистоцентр *O. tenuis* Bean et Bean, 1897 (Shiogaki, 1984) часто встречаются в уловах совместно; безногий опистоцентр *Pholidapus dybowskii*

(Steindachner, 1880) обычен в более северных водах Японского моря (Соколовский и др., 2014). Сеголетки вышеперечисленных опистоцентровых рыб составляют значительную долю прибрежного ихтиоценоза, однако до настоящего времени их биология, в частности трофические отношения, изучены крайне слабо (Ochiai, Fuji, 1980).

На примере других совместно обитающих видов рыб показано, что дифференциация трофических ниш между ними может быть реализована благодаря разнесению во времени их пищевой активности (Kronfeld-Schor et al., 2003; Fox et al., 2011; Sánchez-Hernández et al., 2011), избирательности по размерам пищевых объектов (Colloca et al., 2010), дифференцированному использованию пространства (Маркевич, 1998; Sánchez-

Hernández et al., 2013; Murillo-Cisneros et al., 2019) или особенностям биохимических процессов расщепления пищи (German et al., 2015). Показано, что чем ближе друг к другу расположены таксоны на эволюционном древе, тем более разобщены их пищевые предпочтения (Пианка, 1981; Fedosov et al., 2014). Даже высокие индексы сходства спектров питания не всегда означают высокий уровень конкурентных отношений, так как при этом могут быть задействованы разные стратегии использования пищевых ресурсов (Sánchez-Hernández et al., 2011) или же кормового объекта достаточно для питания двух и более видов, обитающих совместно (Kwak et al., 2005).

Для оценки трофических отношений используют данные о содержимом желудка (SCA – stomach contents analyses) (Berg, 1979) и результаты анализа природных соотношений стабильных изотопов (SIA – stable isotope analysis) углерода ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) и азота ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$), определяемых как величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ соответственно (Post, 2002; Кияшко и др., 2011). Оба метода имеют достоинства и недостатки, но дополняют друг друга при совместном использовании (Pacioglu et al., 2019). Одно из преимуществ SCA заключается в том, что он дает информацию о таксономической принадлежности кормовых объектов, которая отсутствует в случае использования SIA (Layman et al., 2007). В то же время SIA предоставляет интегрированные данные о первичных источниках углерода и положении в пищевой цепи в более длительных временных масштабах, чем анализ содержимого желудка (Peterson, Fry, 1987). По мере роста организма изменяются его пищевые предпочтения и происходит онтогенетическое смещение пищевой ниши (German et al., 2014), а изменение питания отражается в изотопной подписи организма (Hertz et al., 2016; Choi et al., 2021). Использование обоих методов позволяет более полно проследить трофоэкологические связи исследуемых организмов (Davis et al., 2012; Pacioglu et al., 2019; Varela et al., 2019) и наглядно представить онтогенетическое смещение экологической ниши (Rudolf, 2020).

Симпатрические виды опистоцентровых рыб – хороший модельный объект для понимания того, как разделяются трофические ниши близкородственных видов при совместном обитании. Цель настоящей работы – изучение трофических отношений четырех видов опистоцентровых рыб: глазчатого, белоносого, опоясанного и безногого опистоцентров в прибрежных акваториях Японского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В основу работы положен материал, собранный в трех районах ареала на базах морских экспериментальных станций в бухтах Киевка, Витязь и в зал. Восток Японского моря в период с мая по октябрь 2005 и 2006 гг., а также в 2018 г. Отлов рыб проводили тралом Сигсби (размер рамы 2.5×0.7 м) на глубине 0.5–5.0 м и неводом (высота 1.3 м, раскрытие 7.25 м, размер ячеи 0.5 см, в кутце мельничный газ) на глубине 0.5–1.3 м на илисто-песчаных грунтах в сообществах многолетних растений *Zostera marina* + *Sargassum miyabei*, *Chorda filum* и *Z. asiatica*. Площадь облова составляла около 1000–1400 м² в зависимости от локации. Всего проанализировано 438 экз. рыб. Из них для анализа SCA отобрано 82 экз. глазчатого (15/67 – молодь/взрослые особи), 153 экз. белоносого (63/90), 30 экз. опоясанного (10/20) и 138 экз. безногого (36/102) опистоцентров. Половой зрелости эти виды рыб достигают на втором году жизни (Ochiai, Fuji, 1980), сеголеток и взрослых особей (второго года жизни и старше) анализировали отдельно. Возраст определяли по целым отолитам (sagitta) в проходящем свете под микроскопом Zeiss Stemi DV4. Для изотопного анализа использовали навески мышечной ткани рыб: по 12 экз. глазчатого, тонкого и опоясанного опистоцентров, пойманных в летний период (июль), а также 1 экз. опоясанного и по 5 экз. глазчатого, тонкого и безногого опистоцентров, отловленных в осенний период (октябрь).

Пробы для SCA обрабатывали в соответствии с методиками (Методическое пособие..., 1974). Наполнение желудков определяли по шестибальной шкале (Лебедев, 1960). Все пищевые компоненты, кроме остракод и гарпактицид, взвешивали на электронных весах Pioneer PA 214 (цена деления 0.0001 г.) Массу остракод и гарпактицид восстанавливали по номограммам (Численко, 1968).

Для характеристики спектра питания использовали следующие показатели: частота встречаемости (F , %), число кормовых объектов на желудочно-кишечный тракт одной особи (N , %), доля каждого компонента пищи от общей массы пищевого комка (P , %) (Методическое пособие..., 1974), а также модифицированный (Попова, Решетников, 2011) индекс относительной значимости (IR – index of relative significance):

$$IR = \left(\frac{FiPi}{\sum FiPi} \right) \times 100\%,$$

где Fi – частота встречаемости каждого объекта питания; Pi – доля по массе, величина i меняется от 1 до n (n – число видов кормовых организмов в

пищевом комке). Индекс нормирован, поэтому его колебания находятся в пределах от 0 до 100% независимо от числа видов кормовых организмов.

Для выявления дискриминирующих пищевых групп использовали SIMPER анализ (Kruskal, Wish, 1978). На основании данных, переведенных в матрицу сходства Брея–Кертиса (Beals, 1984), проведен одномерный анализ ANOSIM (Clarke, 1993). Степень сходства спектров питания (IS) рассчитана при помощи индекса Шенера (Schoener, 1970) по формуле:

$$IS = 100(1 - 0.5 \sum |p_{xi} - p_{yi}|),$$

где p_{xi} и p_{yi} – относительное количество пищевого компонента i в желудках видов x и y . Пищевые объекты были определены до вида, что значительно увеличило информативность анализа.

Изотопный анализ проведен в Лаборатории стабильных изотопов Дальневосточного геологического института ДВО РАН. Относительное содержание тяжелых изотопов ^{13}C и ^{15}N в образцах определяли в общепринятой форме как величины отклонений $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в промилле от соответствующего стандарта изотопного состава:

$$\delta X (\text{‰}) = \frac{(R \text{ образца} - R \text{ стандарта})}{R \text{ стандарта}} \times 1000,$$

где X – стабильные изотопы углерода и азота (^{13}C , ^{15}N), а R – отношение содержаний стабильных изотопов ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$). Все приведенные ниже значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ даны в отношении к общепринятым международным стандартам изотопного состава: карбоната PDB, атмосферного азота AIR для углерода и азота. Точность определения величин $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ составляла $\pm 0.1\text{‰}$.

Липидный состав тканей, вычисленный как соотношение C/N (Layman et al., 2007), имел небольшую дисперсию для всех образцов (3.25 ± 0.03), что позволило пренебречь этими значениями. Различия между выборками рассчитывали, используя непараметрический метод дисперсионного анализа по Краскелу–Уоллесу ($p \leq 0.05$). Для визуализации трофических взаимоотношений с помощью пакета SIBER (Jackson et al., 2011) построены эллипсы с поправкой на малый объем выборки (SEAc), так как ранее показано, что общая площадь проекции изотопной ниши (TA) зависит от объема выборки (Jackson et al., 2011), в то время как размер SEAc (SEA для малых выборок), построенного байесовским методом, не чувствителен к объему выборки. Расчеты и визуализация данных выполнены с помощью пакета статистических программ Statistica 10 (StatSoft) и программной среды R (R Core Team, 2020).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Трофические отношения по данным содержимого желудков

За период наблюдений наименьший индекс наполнения желудков (43%) отмечен у белоного опистоцентра. У глазчатого и безногого опистоцетров индекс составлял соответственно 67 и 68% или 3 балла по шкале Лебедева (Лебедев, 1960). Доля пустых желудков варьировала от 9% у глазчатого опистоцентра до 19% у белоногого.

Наиболее значимым компонентом в питании сеголеток опоясанного опистоцентра были амфиподы ($F = 100\%$, $IR = 92.24\%$) (табл. 1), в основном амфипода *Crassikorophium bonellii* (табл. 2). В желудках часто встречались гарпактициды и остракоды ($F = 100\%$), однако они были менее значимой пищей ($IR = 7.61$ и 0.15% соответственно). Роль амфипод оставалась ведущей и в питании взрослых рыб (табл. 1). Из шести видов амфипод, обнаруженных в желудках опоясанного опистоцентра, самым массовым был вид *C. bonellii*. Среди остракод взрослые особи опоясанного опистоцентра предпочитали *Xestoleberis hanaii* и *Boreostoma coniforme*. Специфичным пищевым объектом для этого опистоцентра был брюхоногий моллюск *Lottia angusta*. Присутствие кумового рака *Alamprops quadriplicatus* – еще одна особенность питания опоясанного опистоцентра.

Амфиподы играли ведущую роль и в питании сеголеток глазчатого опистоцентра ($F = 100\%$, $IR = 58.1\%$). В желудках рыб встречались преимущественно виды *C. bonellii*, *Pontogeneia intermedia* и *Caprella cristibranchium* (табл. 2). Второстепенным кормовым объектом глазчатого опистоцентра были изоподы ($IR = 36.1\%$). Гарпактициды ($F = 100\%$, $IR = 5.7\%$), которых использовали в пищу все сеголетки, в основном относились к роду *Parathalestris*. Остракоды ($F = 100\%$, $IR = 0.1\%$) были представлены всего двумя видами, наиболее многочисленным из которых был вид *X. hanaii*. Спектр питания взрослых рыб этого вида был значительно уже. Основным объектом питания оставались амфиподы ($IR = 71.43\%$), среди которых доминировали *Atylus collingi*, *P. intermedia* и *Caprella bispinosa*. Необходимо отметить, что только в желудках глазчатого опистоцентра встречались амфиподы *Anisogammarus locustoides*, *Parapleustes derzhavini* и *Ischyrocerus elongatus*. Второстепенными компонентами пищи были изопода *Idotea ochotensis* и брюхоногий моллюск *Siphonactea oblongata*. Гарпактициды и остракоды в желудках взрослых рыб глазчатого опистоцентра не обнаружены.

Наряду с амфиподой *C. cristibranchium* основным объектом питания сеголеток белоногого

Таблица 1. Таксономическая принадлежность пищевых объектов и количественные характеристики питания четырех видов опистоцентровых рыб из прибрежных вод западной части Японского моря

Кормовой объект	<i>Opisthocentrus zonope</i> , n = 10/20*			<i>Opisthocentrus ocellatus</i> , n = 15/67			<i>Opisthocentrus tenuis</i> , n = 63/90			<i>Pholidapus dybowskii</i> , n = 36/102		
	F, %	P, %	IR, %	F, %	P, %	IR, %	F, %	P, %	IR, %	F, %	P, %	IR, %
Amphipoda	100/93	92.2/73.1	92.2/95.8	100/80	53.3/30.4	58.1/71.43	84/39	33.3/65.6	58.2/83.4	96/64	30.13/48.7	60.7/73.1
Ostracoda	100/36	0.15/0.1	0.15/0.01	100/0	0.12/0	0.1/0	43/1.4	0.01/0.2	0/0.1	66/20	0.05/0.1	0.1/0.1
Haracticoida	100/36	7.61/0.1	7.61/0.01	100/0	5.19/0	5.7/0	64/2.8	1/8.2	1.3/0.1	93/8	3.4/0.2	6.7/0.1
Gastropoda	0/21	0/6.9	0/2.08	0/12	0/27.6	0/9.5	39/1.6	41.9/8.2	34/0.4	36/36	36.7/17.4	27.7/14.6
Izopoda	0/7	0/6.0	0/0.61	80/18	41.4/34	36.1/18.3	0/0	0/0	0/0	6/36	29.7/10.7	3.7/7.1
Mysida	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/63	0/6.8	0/14.5	0/3	0/3.3	0/0.3
Cumacea	0/7	0/6.9	0/0.7	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
Tanaidacea	0/7	0/7.1	0/0.7	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0
Decapoda	0/0	0/0	0/0	0/3	0/8.1	0/7.9	0/4.3	0/6.7	0/0.93	0/16	0/2.2	0/0.9
Polychaeta	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	0/0	13/2.8	23.8/11.3	6.4/1.1	3/9.8	17.4/17.2	1.1/3.94

Примечание. F – частота встречаемости; P – доля по массе; IR – индекс относительной значимости; n – объем выборки. *Здесь и далее: перед чертой – показатель для сеголеток, под чертой – для взрослых особей.

опистоцентра был брюхоногий моллюск *S. oblongata* (IR 58.2 и 34% соответственно). Более часто по отношению к другим кормовым объектам в желудках рыб встречались остракоды и гарпактициды (F = 43 и 64% соответственно), однако из-за малой массы они не были значимым компонентом питания (IR = 0.1 и 1.3% соответственно). Спектр питания взрослых рыб был представлен в основном амфиподами, среди которых наиболее значимыми были *Ischyrocerus anguipes* и *Caprella eximia* (табл. 2). Следующим по значимости компонентом питания была мизида *Neomysis mirabilis* (IR = 14.05%).

Основным компонентом пищи сеголеток безногго опистоцентра были амфиподы и брюхоногие моллюски (IR = 60.7%, IR = 27.7%) (табл. 1), второстепенные компоненты были представлены гарпактицидами (IR = 6.7%) и остракодами, в основном *X. hanaii* и редко *Hemicytherura* sp. (табл. 2). У взрослых рыб основу питания также составляли амфиподы (IR = 73.13%) и брюхоногие моллюски (IR = 14.62%). Изоподы и остракоды имели вто-

ростепенное значение. Видовой состав остракод в пищевом комке расширился за счёт потребления *Boreostoma ussuricum* и *Cythere nishinipponica*, отмеченных в составе пищи только безногго опистоцентра. Случайными компонентами пищи были мизиды и декаподы. Безногий опистоцентр характеризовался наиболее широким спектром пищевых объектов, который включал 29 видов беспозвоночных.

Сравнение спектров питания сеголеток всех исследованных видов рыб с использованием ANO-SIM-анализа не показало значимых различий в процентном соотношении пищевых объектов на уровне высоких таксонов (R = 0.06, P = 0.063). Достоверные различия определены только при попарном сравнении состава пищи белоногго и безногго (R = 0.12, P = 0.002), глазчатого и опоясанного опистоцентров (R = 0.34, P = 0.01). Согласно данным SIMPER-анализа, глазчатый и белоногый опистоцентры различались по соотношению количества брюхоногих моллюсков в содержимом желудков, глазчатый и опоясанный –

Таблица 2. Видовой состав кормовых объектов опистоцентровых рыб из прибрежных вод Японского моря на основе анализа содержимого желудков рыб

Таксон/вид	<i>Opisthocentrus zonope</i>	<i>Opisthocentrus ocellatus</i>	<i>Opisthocentrus tenuis</i>	<i>Pholidapus dybowskii</i>
Amphipoda				
<i>Crassikorophium bonellii</i>	+*/+	+*/+	-/-	+/+
<i>Atylus collingi</i>	-/+	-/+*	-/-	-/+*
<i>Atylus ekmani</i>	-/-	-/-	-/+	-/+
<i>Pontogeneia intermedia</i>	-/+	+/+	-/+	-/+
<i>Ampithoe dyakonovi</i>	+/**	+/-	-/-	+/+
<i>Ampithoe lacertosa</i>	-/-	-/+	-/-	+/+
<i>Sunamphithoe mea</i>	-/-	-/+	-/-	+/+
<i>Caprella cristibrachium</i>	-/-	+/+	+*/-	+/+
<i>Caprella bispinosa</i>	-/-	-/+	-/+	-/-
<i>Caprella eximia</i>	-/-	-/+	-/+	-/+
<i>Caprella penantis</i>	-/-	-/-	-/+	-/-
<i>Caprella acanthogaster</i>	-/-	-/-	-/-	-/+
<i>Accedomoera melanophthalma</i>	-/-	-/-	-/-	-/+
<i>Anisogammarus locustoides</i>	-/-	-/+	-/-	-/-
<i>Anisogammarus pugettensis</i>	-/-	-/+	-/-	-/+*
<i>Parapleustes derzhavini</i>	-/-	-/+	-/-	-/-
<i>Ischyrocerus elongatus</i>	-/-	-/+	-/-	-/-
<i>Ischyrocerus anguipes</i>	-/-	-/+	-/+*	-/-
<i>Protomedeia fasciatoides</i>	-/-	-/-	-/-	-/+
<i>Vonimetopa zernovi</i>	-/+	-/-	-/-	-/-
<i>Pareurystheus gurjanovae</i>	-/+	-/-	-/-	-/-
<i>Aoroides</i> sp.	-/-	-/-	-/-	+/-
<i>Photis</i> sp.	-/-	+/-	-/-	+/-
<i>Parhyale zibellina</i>	-/-	-/-	+/-	-/-
Mysida				
<i>Neomysis mirabilis</i>	-/-	-/-	-/+*	-/+
Cumacea				
<i>Alamprops quadriplicatus</i>	-/+	-/-	-/-	-/-
Tanaidacea				
<i>Pseudotanais</i> sp.	-/+	-/-	-/-	-/-
Decapoda				
<i>Pandalus latirostris</i>	-/-	-/+	-/+	-/+
<i>Heptacarpus longirostris</i>	-/-	-/-	-/-	-/+
<i>Eualus leptognathus</i>	-/-	-/-	-/-	-/+
Ostracoda				
<i>Xestoleberis hanai</i>	+/+	+/-	+/+	+/+
<i>Hemicytherura</i> sp.	-/-	-/-	-/-	+/+

Таблица 2. Окончание

Таксон/вид	<i>Opisthocentrus zonope</i>	<i>Opisthocentrus ocellatus</i>	<i>Opisthocentrus tenuis</i>	<i>Pholidapus dybowskii</i>
<i>Boreostoma coniforme</i>	-/+	-/-	-/-	-/-
<i>Boreostoma ussuricum</i>	-/-	-/-	-/-	-/+
<i>Cythere nishinipponica</i>	-/-	-/-	-/-	-/+
Harpacticoida				
<i>Parathalestris</i> sp.	-/-	+/-	-/+	+/-
<i>Scutellidium</i> sp.	+/+	+/-	+/-	+/+*
<i>Paramenophia platysoma</i>	-/-	-/-	-/-	+/-
<i>Zaus</i> sp.	-/-	+/-	+/-	+/-
Harpacticoida gen. sp. 1	-/-	+/-	-/-	-/-
Harpacticoida gen. sp 2	-/-	+/-	-/-	-/-
Gastropoda				
<i>Siphonacmea oblongata</i>	-/-	+/+	+*/+	+/+*
<i>Pusillina plicose</i>	-/-	-/-	-/-	-/+
<i>Lottia angusta</i>	-/+	-/-	-/-	-/-
Isopoda				
<i>Idotea ochotensis</i>	-/-	-/+*	-/-	-/+
<i>Syniodotea brashnikovi</i>	-/+	-/-	-/-	-/+
Idoteidae gen. sp.	-/-	-/-	-/-	-/+
Sphaeromatidae gen. sp.	-/-	-/-	-/-	-/+
Isopoda spp.	+/-	+/-	-/-	+/-
Polychaeta spp.				
	-/-	-/-	+/+	+/+
Pisces spp.				
	-/-	-/-	-/+	-/-

+* Таксоны, массово представленные в выборке данного вида и возрастной категории.

по соотношению гарпактицид, а глазчатый и безногий – по потреблению остракод. Спектр питания белоногого опистоцентра отличался высокой частотой встречаемости брюхоногих моллюсков (табл. 1).

Исследование трофических отношений взрослых рыб с помощью ANOSIM-анализа показало, что выборка белоногого опистоцентра значимо отличалась от выборок остальных видов опистоцентров ($R = 0.2$, $P = 0.001$). Согласно данным SIMPER, присутствие Mysida являлось отличительной особенностью питания белоногого опистоцентра. По результатам этого анализа достоверные различия обнаружены также между глазчатым и безногим опистоцентрами.

Расчитанные попарные индексы сходства Шенера (Schoener, 1970) не выявили конкурентных отношений (рис. 1). Обнаружено, что сход-

ство состава пищи у сеголеток изученных видов было выше, чем у взрослых рыб: значение индекса сходства варьировало от 10 до 37% у сеголеток и от 4 до 12% у взрослых рыб, за исключением пары опоясанный/безногий опистоцентры с индексом сходства 34%.

Пищевые отношения на основе анализа изотопного состава

Исследованные рыбы имели сходный изотопный состав азота. В летний период диапазон межвидовых вариаций $\delta^{15}\text{N}$ составил 0.43‰, а $\delta^{13}\text{C}$ – 2.64‰. Наименьшие значения тяжелого углерода (-20.04 ± 0.95) отмечены у опоясанного опистоцентра, который значимо отличался ($H = 19.66290$, $p = 0.0014$) от остальных видов рыб по обоим показателям. В осенний период соотношение ста-

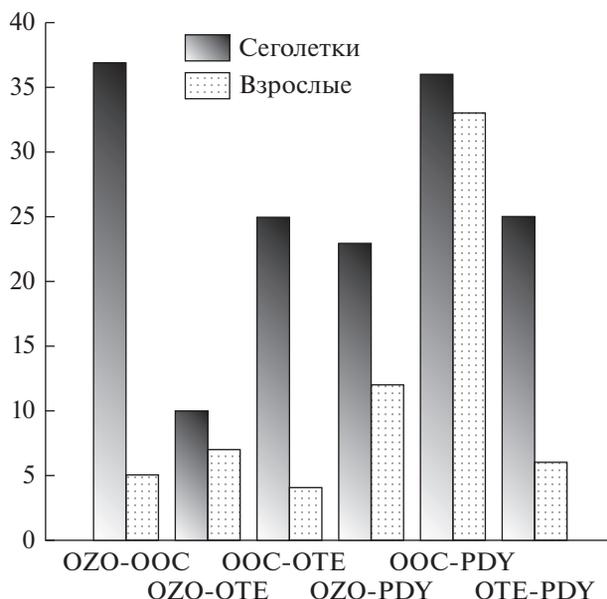


Рис. 1. Попарный индекс сходства питания четырех видов опистоцентровых рыб по Шенеру. Обозначения: OZO – *Opisthocentrus zonope*, OOC – *O. ocellatus*, OZE – *O. tenuis*, PDY – *Pholidapus dybowskii*.

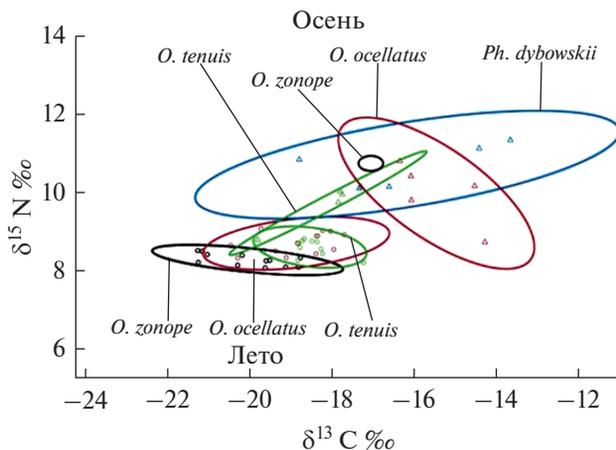


Рис. 2. Изотопные ниши (SEAs) четырех видов опистоцентровых рыб Японского моря в летний и осенний периоды.

бильных изотопов значительно отличалось от летних данных. Максимальное значение $\delta^{15}\text{N}$ отмечено у безногого опистоцентра (10.71 ± 0.55), а минимальное – у белоносового (9.74 ± 0.54). Осенние выборки характеризовались большей гетерогенностью соотношений изотопов азота, чем летние; диапазон вариаций составил 0.97‰ . Самые низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ отмечены у белоносового опистоцентра (-18.08 ± 0.98).

В летний период площадь изотопной ниши глазчатого опистоцентра, скорректированная для

малой выборки SEAs, составила 0.812, что в два с лишним раза больше этих показателей для белоносового ($\text{SEAs} = 0.396$) и опоясанного ($\text{SEAs} = 0.407$) опистоцентров. В осенний период самую широкую нишу занимал безногий опистоцентр ($\text{SEAs} = 0.3902$). Площадь изотопной ниши белоносового опистоцентра ($\text{SEAs} = 0.3648$) уменьшилась по сравнению с таковой в летний период, тогда как у глазчатого опистоцентра, напротив, осенью нишевое пространство было больше, чем летом (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ, основанный на двух взаимодополняющих методах, показал существование достоверных видоспецифических различий в спектрах питания четырех опистоцентровых рыб. По разнообразию пищевых компонентов доминирует безногий опистоцентр: у сеголеток и взрослых рыб этого вида самый широкий спектр питания, включающий 14 и 29 таксонов соответственно. Для остальных видов характерны более узкие пищевые ниши. По результатам нашего исследования наиболее специализированным оказался белоносый опистоцентр, изотопная ниша которого была наименьшей и ее площадь уменьшалась по мере роста рыб (рис. 2).

Показано, что изотопный состав тела рыб формируется в период интенсивного соматического роста и затем изменяется в онтогенезе (Горбатенко и др., 2015). Согласно нашим результатам, значимое изменение значений $\delta^{15}\text{N}$ у молоди глазчатого и белоносого опистоцентров в течение трех месяцев (с июля по октябрь) свидетельствует об их смещении в пищевой сети на один уровень и о высокой скорости метаболических процессов, приводящих к накоплению тяжелых изотопов.

Отмечено, что разные виды опистоцентров после перехода от пелагического образа жизни к демерсальному держатся в толще воды поблизости от куртин бурых водорослей (Галеев и др., 2015) или антропогенных строений, покрытых обрастателями (личные наблюдения), образуют общие стайки и имеют сходный характер питания, что подтверждается перекрыванием изотопных ниш, обнаруженным в результате изотопного анализа. Однако по первичным источникам углерода выявлены межвидовые различия. Смещение изотопной ниши в сторону накопления тяжелого углерода предполагает увеличение доли бентосных организмов в рационе.

Достоверное различие первичных источников углерода отмечено для наиболее филогенетически близких глазчатого и белоносого опистоцентров. Меньшие значения $\delta^{13}\text{C}$ в тканях белоносого опистоцентра обусловлены заметным вкладом в его пищу пелагических организмов, что подтверждалось значительным количеством особей мизиды *Neomysis mirabilis* ($F = 62\%$, $IR = 14.05\%$) в составе пищевого комка. Подобное дифференцированное использование водного пространства показано ранее и для других симпатрических видов рыб (Dineen et al., 2007; Sánchez-Hernández et al., 2013).

Использование амфипод как основного источника питания исследованных видов рыб пред-

полагает возможность конкурентных пищевых отношений, что подтверждается значительным перекрыванием изотопных ниш (рис. 2). Для более точного понимания механизма разделения пищевых ресурсов необходимо рассматривать таксоны объектов питания на более низком уровне, вплоть до видового (Шорыгин, 1952). Индекс сходства Шенера, рассчитанный на основе относительной численности кормовых объектов, определенных до вида, показал незначительный уровень конкуренции за пищу, которая уменьшалась с возрастом и ростом рыб (рис. 1). Сходный изотопный профиль, а также высокий уровень вероятности перекрытия изотопных и пищевых ниш при более детальном анализе пищевых объектов показали, что опистоцентры демонстрируют пищевую избирательность на видовом уровне. Основа рациона исследованных рыб – амфиподы, однако для глазчатого опистоцентра это *Atylus collingi*, для опоясанного – *Crassikorophium bonellii*, для белоносого – *Ischyrocerus anguipes*, а для безнозогого – *Atylus collingi* и *Anisogammarus pugettensis*. Питание этими ракообразными дает сходную изотопную подпись, что при отсутствии данных о видовом составе пищи в желудках может быть интерпретировано как конкурентные отношения.

Исследование пищевых отношений симпатрических видов опистоцентровых рыб путем определения содержимого желудков, а также анализа соотношений стабильных изотопов азота и углерода в мягких тканях позволило выявить механизмы разделения трофических ниш. Амфиподы – это основной объект питания всех изученных видов рыб, что наглядно демонстрируют пересечения изотопных ниш. Разделение трофических ниш достигается за счет избирательного потребления разных видов амфипод, специфичных для каждого вида рыб, а также благодаря использованию в качестве дополнительного источника пищи водных беспозвоночных других таксономических групп – *Gastropoda*, *Polychaeta*, *Decapoda* и др.

По разнообразию пищевых объектов доминировал безногий опистоцентр, который имел самый широкий спектр питания. Согласно результатам нашего исследования, наиболее специализированным видом оказался белоносый опистоцентр. Индекс сходства Шенера, рассчитанный на основе относительной численности определенных до вида кормовых объектов в содержимом желудков рыб, показал отсутствие конкурентных отношений между изученными видами рыб; минимальные значения этого индекса отмечены у наиболее филогенетически близких видов *O. ocellatus* и *O. tenuis*.

В заключение следует отметить, что совокупное использование двух методов дает целостное

представление о трофоэкологических взаимоотношениях изучаемых объектов, позволяя наглядно представить пищевые ниши и их пересечения, избежав при этом возможной неверной интерпретации трофических отношений.

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 Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, проект № FZNS-2021-0011.

БЛАГОДАРНОСТИ

Сердечно благодарим Е.Н. Селиванову, О.А. Хлестун, М.А. Зенину, А.В. Чернышева, Т.В. Чернову и О.А. Головань за помощь в определении компонентов содержимого желудков рыб; выражаем признательность анонимным рецензентам за полезные замечания, высказанные в процессе работы над рукописью, и с благодарностью вспоминаем В.А. Кудряшова, в свое время оказавшего нам незаменимую помощь.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баланов А.А., Епур И.В., Земнухов В.В., Маркевич А.И.* Состав и сезонная динамика видового обилия ихтиоцено бухты Средней (зал. Петра Великого, Японское море) // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 163. С. 158–171.
- Галеев А.И., Баланов А.А., Маркевич А.И., Некрасов Д.А.* Использование молодью *Opisthocentrus* sp. бурой водоросли *Desmarestia viridis* (Desmarestiaceae) в качестве убежища // Вопр. ихтиологии. 2015. Т. 55. Вып. 1. С. 110–113.
- Горбатенко К.М., Кияшко С.И., Лаженцев А.Е. и др.* Донно-пелагические связи в глубоководной части Охотского моря по данным анализа стабильных изотопов С и N // Изв. ТИНРО. 2015. Т. 183. С. 200–2016.
- Кияшко С.И., Веливецкая Т.А., Игнатъев А.В.* Состав стабильных изотопов серы, углерода и азота в мягких тканях и пищевые отношения рыб из прибрежных вод залива Петра Великого // Биол. моря. 2011. Т. 37. № 4. С. 286–291.
- Лебедев Н.В.* Опыт учета размеров выедания рыбами моллюсков и определения численности рыб в промисловом скоплении на местах питания // Вопр. ихтиологии. 1960. Вып. 16. С. 34–55.
- Маркевич А.И.* Состав группировок, экология и поведение морских окуней рода *Sebastes* Дальневосточного морского заповедника (залив Петра Великого, Японское море): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: Дальнаука. 1998. 17 с.
- Маркевич А.И.* Характеристика сообщества рыб небольшой бухты острова Большой Пелис (Дальневосточный морской биосферный заповедник) // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2014. Вып. 2. С. 144–166.
- Маркевич А.И.* Мониторинг рыб Дальневосточного морского заповедника // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2015а. № 5. С. 46–55.
- Маркевич А.И.* Список видов рыб и рыбообразных Дальневосточного морского заповедника // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2015б. № 1. С. 109–137.
- Маркевич А.И.* Мониторинг рыб прибрежных биотопов южного участка Дальневосточного морского заповедника (залив Петра Великого Японского моря) // Изв. ТИНРО. 2018. Вып. 192. С. 37–46.
- Маркевич А.И., Суботэ А.Е., Зимин П.С., Фищенко В.К.* Первый опыт использования системы долговременного подводного видеонаблюдения для биологического мониторинга в заливе Петра Великого (Японское море) // Вестн. ДВО РАН. 2015. Т. 1. № 179. С. 86–92.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука. 1974. 253 с.
- Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир. 1981. 400 с.
- Попова О.А., Решетников Ю.С.* О комплексных индексах при изучении питания рыб // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51. № 5. С. 712–717.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М.* Рыбы залива Петра Великого. Владивосток: Дальнаука. 2009. 375 с.
- Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Харин В.Е., Долганов С.М.* Ихтиофауна залива Восток Японского моря // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2014. № 1. С. 71–99.
- Численко Л.Л.* Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела: морской мезобентос и планктон. Л.: Наука. 1968. 106 с.
- Шорыгин А.А.* Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М.: Пищепромиздат. 1952. Т. 1. 268 с.
- Beals E.W.* Bray-Curtis ordination: an effective strategy for analysis of multivariate ecological data // Adv. Ecol. Res. 1984. V. 14. P. 1–55.
- Berg J.* Discussion of methods of investigating the food of fishes, with reference to a preliminary study of the prey of *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae) // Mar. Biol. 1979. V. 50. № 3. P. 263–273.

- Choi B., Kim W.-S., Ji C.W. et al. Application of combined analyses of stable isotopes and stomach contents for understanding ontogenetic niche shifts in silver croaker (*Pennahia argentata*) // Int. J. Environ. Res. Public Health. 2021. V. 18. № 8. P. 4073–4083.
- Clarke K.R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // Aust. J. Ecol. 1993. V. 18. № 1. P. 117–143.
- Colloca F., Carpentieri P., Balestri E., Ardizzone G. Food resource partitioning in a Mediterranean demersal fish assemblage: the effect of body size and niche width // Mar. Biol. 2010. V. 157. № 3. P. 565–574.
- Davis A.M., Blanchette M.L., Pusey B.J. et al. Gut content and stable isotope analyses provide complementary understanding of ontogenetic dietary shifts and trophic relationships among fishes in a tropical river // Freshwater Biol. 2012. V. 57. № 10. P. 2156–2172.
- Dineen G., Harrison S.S.C., Giller P.S. Diet partitioning in sympatric Atlantic salmon and brown trout in streams with contrasting riparian vegetation // J. Fish Biol. 2007. V. 71. № 1. P. 17–38.
- Fedosov A.E., Tiunov A.V., Kiyashko S.I., Kantor Yu.I. Trophic diversification in the evolution of predatory marine gastropods of the family Terebridae as inferred from stable isotope data // Mar. Ecol.: Prog. Ser. 2014. V. 497. P. 143–156.
- German D.P., Gawlicka A.K., Horn M.H. Evolution of ontogenetic dietary shifts and associated gut features in prickleback fishes (Teleostei: Stichaeidae) // Comp. Biochem. Physiol., Part B: Biochem. Mol. Biol. 2014. T. 168. P. 12–18.
- German D.P., Sung A., Jhaveri P., Agnihotri R. More than one way to be an herbivore: convergent evolution of herbivory using different digestive strategies in prickleback fishes (Stichaeidae) // Zoology. 2015. T. 118. № 3. P. 161–170.
- Hertz E., Trudel M., El-Sabaawi R. et al. Hitting the moving target: modelling ontogenetic shifts with stable isotopes reveals the importance of isotopic turnover // J. Anim. Ecol. 2016. T. 85. № 3. P. 681–691.
- Fox R.J., Bellwood D.R. Unconstrained by the clock? Plasticity of diel activity rhythm in a tropical reef fish, *Stiganus lineatus* // Funct. Ecol. 2011. V. 25. № 5. P. 1096–1105.
- Jackson A.L., Inger R., Parnell A.C., Bearhop S. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R // J. Anim. Ecol. 2011. V. 80. № 3. P. 595–602.
- Kronfeld-Schor N., Dayan T. Partitioning of time as an ecological resource // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2003. V. 34. № 1. P. 153–181.
- Kruskal J.B., Wish M. Multidimensional Scaling / Sage University Papers Series: Quantitative Application in the Social Sciences, № 07-011. Newbury Park, Calif.: Sage Publications. 1978. 120 p.
- Kwak S.N., Baeck G.W., Klumpp D.W. Comparative feeding ecology of two sympatric greenling species, *Hexagrammos otakii* and *Hexagrammos agrammus* in eelgrass *Zostera marina* beds // Environ. Biol. Fishes. 2005. V. 74. № 2. P. 129–140.
- Layman C.A., Arrington D.A., Montaña C.G., Post D.M. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? // Ecology. 2007. V. 88. № 1. P. 42–48.
- Murillo-Cisneros D.A., O'Hara T.M., Elorriaga-Verplancken F.R. et al. Trophic assessment and isotopic niche of three sympatric ray species of western Baja California Sur, Mexico // Environ. Biol. Fishes. 2019. V. 102. № 12. P. 1519–1531.
- Ochiai T., Fuji A. Energy transformations by a blenny (*Opisthocentrus ocellatus*) population of Usu Bay, southern Hokkaido // Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ. 1980. V. 31. № 4. P. 314–326.
- Pacioglu O., Zubrod J.P., Schulz R. et al. Two is better than one: combining gut content and stable isotope analyses to infer trophic interactions between native and invasive species // Hydrobiologia. 2019. V. 839. № 1. P. 25–35.
- Peterson B.J., Fry B. Stable isotopes in ecosystem studies // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1987. V. 18. № 1. P. 293–320.
- Post D.M. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions // Ecology. 2002. V. 83. № 3. P. 703–718.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>. Electron version accessed 30.04.2020.
- Rudolf V.H.W. A multivariate approach reveals diversity of ontogenetic niche shifts across taxonomic and functional groups // Freshwater Biol. 2020. V. 65. № 4. P. 745–756.
- Sánchez-Hernández J., Cobo F. Summer food resource partitioning between four sympatric fish species in Central Spain (River Tormes) // J. Vertebr. Biol. 2011. V. 60. № 3. P. 189–202.
- Sánchez-Hernández J., Servia M.J., Vieira-Lanero R., Cobo F. Prey trait analysis shows differences in summer feeding habitat use between wild YOY Atlantic salmon and brown trout // Ital. J. Zool. 2013. V. 80. № 3. P. 449–454.
- Schoener T.W. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats // Ecology. 1970. V. 51. № 3. P. 408–418.
- Shiogaki M. A review of the genera *Pholidapus* and *Opisthocentrus* (Stichaeidae) // Jpn J. Ichthyol. 1984. V. 31. P. 213–224.
- StatSoft, Inc. STATISTICA (data analysis software system), version 10. <https://www.statsoft.com>. Electron version accessed 30.04.2020.
- Varela J.L., Sorell J.M., Laiz-Carrión R. et al. Stomach content and stable isotope analyses reveal resource partitioning between juvenile bluefin tuna and Atlantic bonito in Alboran (SW Mediterranean) // Fish. Res. 2019. V. 215. P. 97–105.

Trophic Relationships of Sympatric Fish Species of the Genera *Opisthocentrus* and *Pholidapus* (Perciformes: Opisthocentridae) in the Sea of Japan

O. A. Rutenko^{a, b}, V. N. Ivankov^a, S. I. Kiyashko^b, and N. A. Nekrasova^a

^aLaboratory for Ecology and Evolutionary Biology of Aquatic Organisms, Institute of the World Ocean, Far Eastern Federal University, Vladivostok 690922, Russia

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

Trophic relationships of four sympatric fish species of the family Opisthocentridae (Perciformes)—*Opisthocentrus ocellatus*, *O. tenuis*, *O. zonope*, and *Pholidapus dybowskii*—were studied by analyzing their stomach contents and signatures of stable nitrogen and carbon isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) in soft tissues. The mean carbon isotope signature values ranged from -20.04 ± 0.95 to -15.44 ± 0.98 , which indicated a wide range of primary carbon sources. The highest mean nitrogen isotope signature values (10.71 ± 0.55) and the maximum isotopic niche width were recorded for *Ph. dybowskii*. Amphipods are the major food item of all the fish species under study, which was confirmed by a significant overlap of their isotopic niches. The partitioning of trophic niches is explained by the selective consumption of prey crustaceans that are specific to each of the fish species, and also by the use of aquatic invertebrates from different taxonomic groups as an additional food supply. The Schöner's similarity index, calculated on the basis of relative abundances of food items identified to species, showed no competitive relationships between all of the fish species under study. The values of the index between the most phylogenetically close species *O. ocellatus* and *O. tenuis* were minimum.

Keywords: *Opisthocentrus*, *Pholidapus*, trophic relationships, diet range, food bolus structure, stable isotopes, carbon, nitrogen

УДК 591.5

ВОДОДВИГАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ БЕЛОМОРСКОЙ ГУБКИ *HALICHONDRIA PANICEA* (PALLAS, 1766) (PORIFERA: DEMOSPONGIAE)

© 2022 г. В. В. Халаман¹, *, П. А. Лезин¹

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург 199034, Россия

*e-mail: VKhalaman@gmail.com

Поступила в редакцию 08.11.2021 г.

После доработки 31.01.2022 г.

Принята к публикации 04.03.2022 г.

В лабораторных условиях оценена вододвигательная активность беломорской губки *Halichondria panicea* (Pallas, 1766) (Porifera: Demospongiae). Масса использованных в эксперименте живых особей составляла 3.5–35.5 г; они имели от одного до восьми оскулюмов. Вододвигательную активность губки определяли как сумму вододвигательной активности всех оскулюмов, которую рассчитывали как произведение максимальной скорости исходящего из оскулюма потока воды на площадь поперечного сечения данного оскулюма. Скорость измеряли с помощью микротермисторного датчика. Показано, что вододвигательная активность губки и ее масса связаны степенной зависимостью с показателем степени около 3. Особи губки массой 25 г и более по вододвигательной активности превосходят таких солитарных животных, как двустворчатые моллюски *Mytilus edulis*, *Hiatella arctica* и асцидия *Styela rustica*, у которых данная зависимость носит линейный или степенной характер с показателем степени меньше 1. Преимущество губки над солитарными организмами, вероятно, определяется ее модульной организацией, которая по мере роста особи обеспечивает постоянное увеличение числа и размера оскулюмов, а также, возможно, ведет к периодической перестройке ирригационной системы.

Ключевые слова: *Halichondria panicea*, вододвигательная активность, модулярный организм, сообщества обрастания, Белое море

DOI: 10.31857/S0134347522030056

В Северной Атлантике и Пацифике губка *Halichondria panicea* (Pallas, 1766) — один из широко распространенных видов в эпибентосных сообществах, формирующихся как на естественных, так и на искусственных субстратах (Плоткин и др., 2005; Ходаковская, 2005; Халаман, Комендантов, 2011; Hoare, Peattie, 1979; Barthel, 1986; Knowlton, Highsmith, 2000; Dijkstra et al., 2007). Этот вид губок встречается также в Средиземном море и Индийском океане (Ergenbeck et al., 2004; Purushottama et al., 2009).

Известно, что *H. panicea* характеризуется высокой скоростью роста (Thomassen, Riisgård, 1995; Leichter, Witman, 1997), устойчивостью к эпибиозу (Barthel, Wolfrath, 1989) и значительной эврибионтностью, обитая не только в сублиторали, но и на литорали (Ересковский, 1994; Knowlton, Highsmith, 2000). Кроме того, *H. panicea* обладает токсическими свойствами (Dyugynda, 1983; Халаман и др., 2008, 2014, 2017), которые, по-видимому, обеспечиваются симбиотическими бактериями (Althoff et al., 1998; Kobayashi, Kitagawa, 1998; Schneemann et al., 2010). Все это позволяет говорить о *H. panicea* как о высоко конкурентном эко-

логически агрессивном организме. Однако конкурентные потенции эпибентосных организмов обеспечиваются не только этими свойствами. Одним из важных аспектов конкурентных отношений между седентарными животными-фильтраторами является борьба за пищу (Zajac et al., 1989; Lesser et al., 1992; Dalby, Young, 1993; Leblanc et al., 2003; Daigle, Herbinger, 2009; Comeau et al., 2015). В то же время некоторые авторы считают, что межвидовая пищевая конкуренция в эпибентосных сообществах не является определяющей из-за избытка пищи в планктоне или различий в спектрах питания (Stuart, Klumpp, 1984; Lohse, 2002; Dubois et al., 2007), однако необходимо учитывать и эту сторону взаимоотношений. Конкурентные возможности фильтраторов складываются из таких показателей, как эффективность осаднения взвеси, ее усвояемость, перекрытие пищевого спектра и особенности поведенческих реакций. Способность перехватывать водные потоки, напрямую зависящая от вододвигательной активности животного, является важнейшим механизмом в пищевой конкуренции (Troost et al., 2009).

Исследования наиболее массовых видов животных, образующих основу многолетних сообществ обрастания в Кандалакшском заливе Белого моря, позволили ранжировать их в порядке убывания вододвигательной активности: мидия *Mytilus edulis* – одиночная асцидия *Styela rustica* – двустворчатый моллюск *Hiatella arctica* (Лезин и др., 2006). Такая последовательность хорошо соотносится с положением, которое занимает каждый из указанных видов в сообществах обрастания: доминирующие виды – *M. edulis* и *S. rustica*, субдоминант – *H. arctica* (Ошурков, 2000; Халаман, 2001). В настоящей работе изучена вододвигательная активность губки *H. panicea*, также играющей заметную роль в сообществах обрастания Белого моря (Халаман, Комендантов, 2011). Поскольку конкурентные возможности *H. panicea* достаточно велики (Халаман, Комендантов, 2016), в качестве проверяемой гипотезы мы предположили, что вододвигательная активность *H. panicea* превышает таковую мидии *M. edulis* и асцидии *S. rustica*, беломорские представители которых ранее уже были оценены по этому показателю (Лезин и др., 2006).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование выполнено на Беломорской биологической станции “Мыс Картеш” Зоологического института РАН, расположенной в губе Чупа Кандалакшского залива Белого моря (66°20.230' N; 33°38.972' E). Тестируемые животные были собраны в окрестностях станции с обрастаний канатов на глубине 1.0–2.5 м. Губок аккуратно отделяли от субстрата и перед началом тестирования для акклимации к лабораторным условиям на 2 сут помещали в проточные 10-литровые аквариумы с интенсивной аэрацией. Использовали естественную морскую воду (соленость 24‰, температура 10°C). Поскольку вододвигательная активность организмов-фильтраторов зависит от температуры воды (Riisgård et al., 2016; Черняев и др., 1998), эксперименты с животными проводили при постоянной температуре 10°C. Всего было собрано и протестировано 20 особей (сырая масса от 3.5 до 35.5 г), имевших от одного до восьми оскулюмов.

Расход воды (вододвигательная активность) для одной особи определяли как сумму расхода воды всех обнаруженных у нее оскулюмов. Расход воды отдельного оскулюма определяли как произведение скорости истекающей из него воды на площадь поперечного сечения оскулюма. Скорость воды определяли с помощью установки, разработанной на основе системы, предложенной для измерения скорости потока жидкости (Riedl, Machan, 1972; LaBarbera, Vogel, 1976). Принцип работы прибора заключается в измерении сопротивления термисторного датчика, на-

греваемого постоянным током. Находящийся в потоке термистор охлаждается за счет движения жидкости пропорционально скорости потока (Riedl, Machan, 1972). В качестве измерительного элемента в приборе использовали микротермисторный датчик МТ-54 (сопротивление 2.5 кОм), который был включен в несимметричный резисторный мост, подключенный к измерительному прибору (Лезин и др., 2006).

Перед началом работы прибор калибровали, искусственно создавая потоки воды с разной скоростью. Для этой цели использовали набор бюреток с известным расходом. Полученные значения падения напряжения на выходе моста (разность напряжений в спокойной воде и потоке) использовали для построения калибровочной кривой вида:

$$V = ae^{b\Delta U},$$

где V – скорость потока воды (мм/с), ΔU – падение напряжения (мВ).

При измерении вододвигательной активности датчик помещали в центре потока воды из оскулюма на возможно близком от него расстоянии и последовательно регистрировали не менее 10 показаний. Для анализа использовали максимальное значение из каждой серии измерений. На основе полученных значений скорости потока воды вычисляли расход воды по формуле:

$$E = \frac{VS_s}{1000000},$$

где E – расход воды (л/ч); V – скорость потока воды (мм/ч); S_s – площадь сечения оскулюма (мм²), которую рассчитывали как площадь круга. Диаметр каждого оскулюма измеряли под бинокулярной лупой с помощью окуляр-микрометра сразу после регистрации максимальной скорости воды, истекающей из данного оскулюма. После всех измерений определяли сырую массу губок, взвешивая их на электрических весах ВЛКТ-500 с точностью до 0.1 г. Предварительно животных подсушивали на фильтровальной бумаге до прекращения выделения воды из тела.

Помимо вододвигательной активности (E) рассчитывали интенсивность вододвигательной активности (удельную вододвигательную активность, I) – количество прокачанной животным воды в единицу времени, отнесенное к единице массы особи. Кроме того, рассчитывали показатели “производительности” оскулюмов: отношение суммарной вододвигательной активности к суммарной площади сечений всех оскулюмов и отношение интенсивности вододвигательной активности к суммарной площади всех оскулюмов.

Математическая обработка данных выполнена с помощью пакетов программ StatSoft Statistica 7 и OriginLab OriginPro 9.0. В тексте и таблицах в ка-

честве показателя варьирования признака (если это не оговорено) указана ошибка среднего.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зависимости общей вододвигательной активности и интенсивности вододвигательной активности от массы тела у *Halichondria panicea* наилучшим образом описываются показательной $E(I) = ab^W$ или аллометрической (степенной) $E(I) = aW^b$ функциями, где E – вододвигательная активность, л/ч; I – интенсивность вододвигательной активности, л/ч × г; W – масса особи, г; a и b – коэффициенты уравнения (рис. 1, табл. 1). При этом вододвигательная активность и интенсивность вододвигательной активности были приблизительно одинаковы у губок с массой тела до 20 г. Значительное увеличение этих показателей наблюдалось у особей, масса которых превышала 20 г. Повышение общей вододвигательной активности губки обеспечивается увеличением общей площади поперечного сечения оскулюмов, которая складывается из увеличения количества и размеров оскулюмов. Связь этих параметров с массой губки может быть описана линейной зависимостью (рис. 2, табл. 2).

Вместе с тем какой-либо общей зависимости между площадью отдельного оскулюма и максимальной скоростью истекающей из него воды выявить не удалось (рис. 3). Скорость воды, истекающей из оскулюмов, варьировала в широких пределах от 2 до 773 мм/с и в среднем составляла 71 ± 10 мм/с. Медиана (30 мм/с) была меньше среднего значения, поскольку большинство протестированных оскулюмов имело относительно низкие или умеренные потоки. При этом скорость воды, исходящей из разных оскулюмов одной и той же особи, не была одинаковой. У семи из 20 протестированных особей обнаружена статистически значимая положительная корреляция между площадью сечения оскулюма и скоростью истекающей из него воды ($r = 0.74-0.99$). У остальных особей корреляция была статисти-

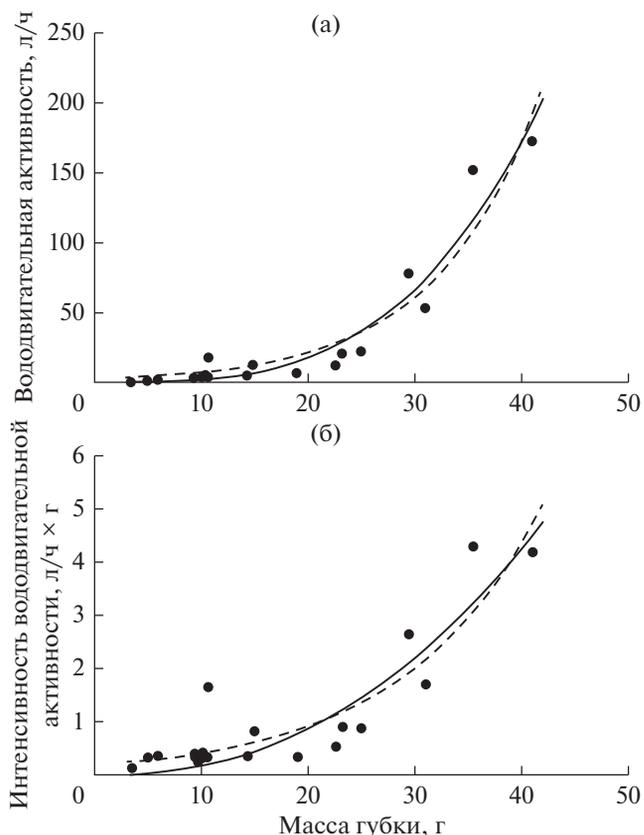


Рис. 1. Зависимость вододвигательной активности (а) и интенсивности вододвигательной активности (б) у *Halichondria panicea* от массы тела. Точки – эмпирические данные; линии – расчетные линии регрессии: сплошная линия – аллометрическая (степенная) функция, пунктирная линия – показательная функция.

чески недостоверной, в том числе у четырех особей – отрицательной.

Заслуживает внимания характер зависимости эффективности оскулюмов (вододвигательной активности губки, отнесенной к площади всех оскулюмов) и удельной эффективности оскулюмов (интенсивности вододвигательной активност-

Таблица 1. Параметры уравнений нелинейной регрессии между вододвигательной активностью (E , л/ч)/интенсивностью вододвигательной активности (I , л/ч × г) и массой тела (W , г) у губки *Halichondria panicea*

Вид	Показательная функция, $E(I) = ab^W$			Аллометрическая (степенная) функция, $E(I) = aW^b$			n
	a	b	R^2	a	b	R^2	
Вододвигательная активность, E	2.6 ± 1.01	1.11 ± 0.011	0.91	0.00078 ± 0.000958	3.3 ± 0.34	0.93	20
Интенсивность вододвигательной активности, I	0.19 ± 0.1066	1.08 ± 0.01	0.82	0.0009 ± 0.00121	2.3 ± 0.37	0.80	20

Примечание: a и b – параметры уравнения, R^2 – коэффициент детерминации, n – объем выборки.

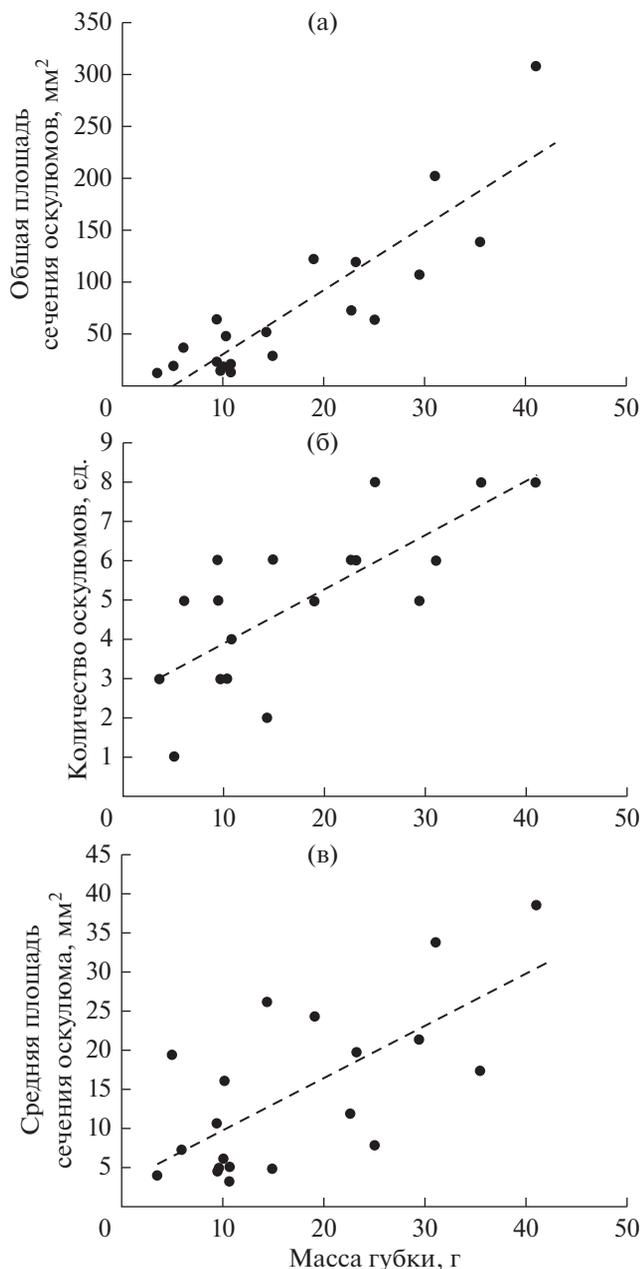


Рис. 2. Зависимость общей площади сечения оскулюмов (а), количества оскулюмов (б) и средней площади оскулюмов (в) от массы губки *Halichondria panicea*. Точки – эмпирические данные, пунктирные линии – расчетные линии регрессии.

сти губки, отнесенной к площади всех оскулюмов) от массы губки (рис. 4). Первый показатель растет с увеличением массы губки, что наилучшим образом можно описать линейной регрессией. Однако точность такой аппроксимации невелика, коэффициент детерминации составляет лишь 0.32. Второй показатель можно считать константным, не зависящим от массы губки. В то же время при средней величине 0.017 ± 0.0036 для

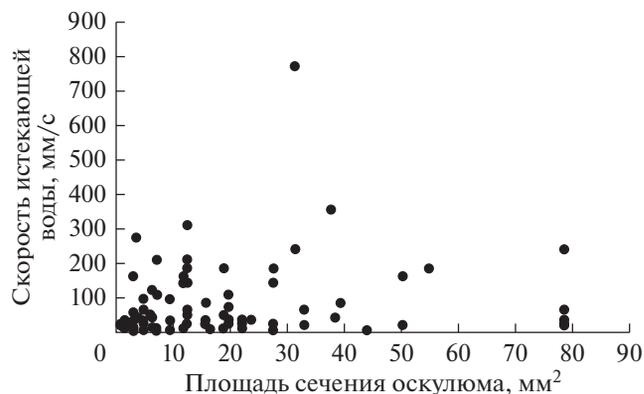


Рис. 3. Зависимость между площадью поперечного сечения оскулюма (мм²) и максимальной скоростью истекающей из него воды (мм/с).

всех протестированных нами губок он флуктуирует в значительных пределах – от 0.0029 до 0.078. Возможно, данные зависимости не являются монотонными функциями. Расположение точек на графиках позволяет предполагать наличие двух максимумов. Первый максимум отмечен при массе губки около 10 г, а второй – при массе особи 30 г. Для лучшей визуализации на графиках (рис. 4) эти максимумы описаны полиномом четвертой степени.

Представленные зависимости вододвигательной активности фильтраторов, доминирующих в сообществах обрастания в Белом море, от массы их тела (рис. 5) показывают, что особи *H. panicea* массой до 15–20 г по этой характеристике не превосходят своих конкурентов – двустворчатых моллюсков *Mytilus edulis*, *Hiatella arctica* и асцидию *Styela rustica*, имеющих такую же массу тела, или даже уступают им. Однако более крупные губки по вододвигательной активности значительно превосходят солитарные организмы-фильтраторы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что вододвигательная активность губок – величина непостоянная, зависящая от внешних условий: температуры и скорости течения воды (Reiswig, 1971; Hadas et al., 2008; Riisgård et al., 2016). Кроме того, у губок может наблюдаться периодическое краткосрочное снижение вододвигательной активности, не связанное с факторами внешней среды (Reiswig, 1971; Kumala et al., 2017). Согласно методике регистрации вододвигательной активности губок, использованной в нашем исследовании, для каждого отдельного оскулюма и, следовательно, для всей особи в целом регистрировался максимально возможный уровень этой активности.

Таблица 2. Параметры уравнения линейной регрессии ($y = a + bx$) зависимости числа оскулюмов (N_{os}), средней площади (S_{os}) и общей площади (S) поперечного сечения выходного отверстия оскулюмов от массы тела губки *Halichondria panicea*

Вид	a	b	R^2	n
N_{os}	2.5 ± 0.57	0.14 ± 0.028	0.57	20
S_{os}	3.2 ± 3.33	0.7 ± 0.17	0.47	20
S	-30 ± 16	6.1 ± 0.79	0.77	20

Примечание: a и b – параметры уравнения, R^2 – коэффициент детерминации, n – объем выборки.

Полученные нами данные противоречат утверждению некоторых авторов, что у *Halichondria panicea* скорость воды, истекающей из оскулюма, – величина постоянная, равная 23 ± 1.3 (доверительный интервал) мм/с (Kumala et al., 2017). Согласно нашим измерениям, скорость ис-

текающей воды варьирует от 2 до 773 мм/с. Поэтому константной ее можно считать лишь в том узком смысле, что она не зависит от площади сечения оскулюма (рис. 3). На наш взгляд, различия в оценках вызваны тем, что цитируемые авторы скорость воды определяли косвенным способом – как отношение фильтрационной активности, установленной по степени осветления воды, к площади сечения оскулюма (Kumala et al., 2017). Нами применено прямое определение скорости течения. Вероятно, важен и тот факт, что в экспериментах мы использовали как однооскулюмных, так и многооскулюмных особей.

Данные авторы (Kumala et al., 2017) указывают, что скорость фильтрации однооскулюмных экземпляров, на которых они проводили исследование, составляла 0.28 ± 0.06 (доверительный интервал) мл/мин. Согласно нашим результатам, такой вододвигательной активностью должны обладать особи массой около 2.5 г, что приблизительно соответствует размерам особей, указанным в цитируемой работе. При определении скорости истекающей воды у однооскулюмных экземпляров *H. panicea* с помощью видеосъемки (Goldstein et al., 2019) было показано, что скорость варьировала в достаточно широких пределах от 5.9 до 53 мм/с, что соответствует нашим данным. Вместе с тем цитируемые авторы установили, что между скоростью истекающей воды и площадью сечения оскулюма существует положительная связь, описываемая степенной функцией: $U_0 = 2.59OSA^{0.45}$ ($R^2 = 0.55$), где U_0 – скорость течения воды, мм/с; OSA – площадь поперечного сечения оскулюма, мм². Используя преимущественно многооскулюмных особей, мы не нашли убедительных доказательств существования связи между этими параметрами. По-видимому, данная зависимость хорошо прослеживается у однооскулюмных особей, представляющих единый водоносный модуль, тогда как у многооску-

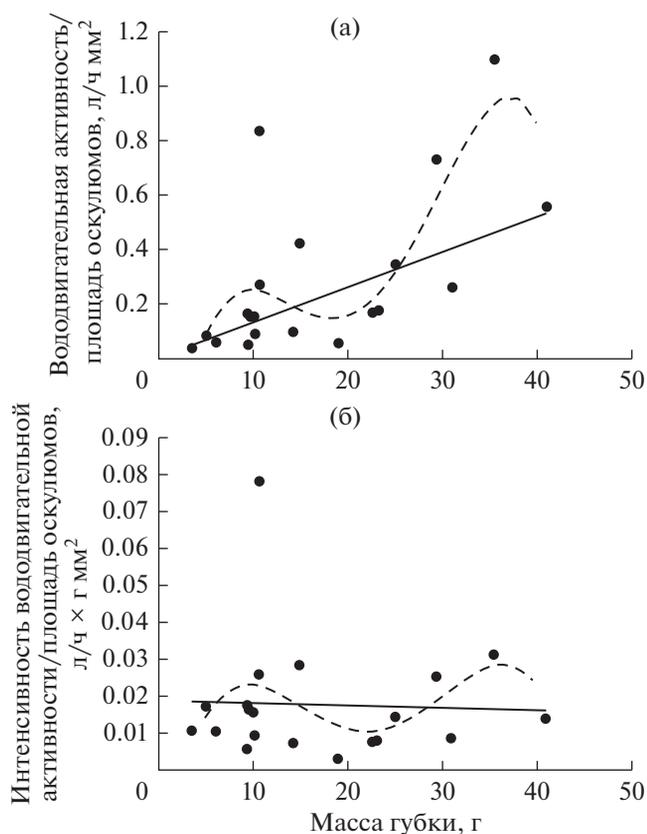


Рис. 4. Зависимость эффективности оскулюмов (вододвигательной активности, отнесенной к площади всех оскулюмов) (а) и удельной эффективности оскулюмов (интенсивности вододвигательной активности губки, отнесенной к площади всех оскулюмов) (б) от массы губки. Точки – эмпирические данные; линии – расчетные линии регрессии: сплошная линия – линейная зависимость, пунктирная – полиномиальная 4-го порядка.

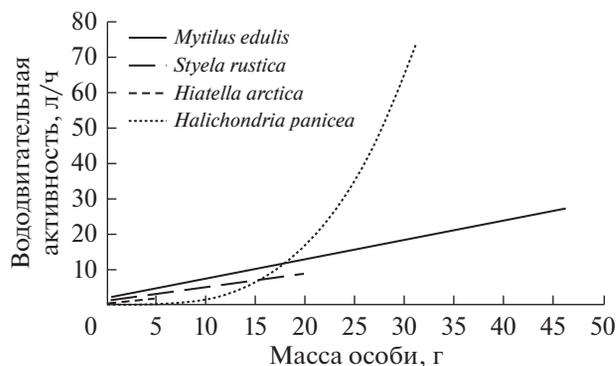


Рис. 5. Зависимость вододвигательной активности *Mytilus edulis*, *Styela rustica*, *Hiatella arctica* (по: Лезин и др., 2006) и *Halichondria panicea* от массы тела животного.

люмных особей она выражена менее четко из-за более сложной многомодульной ирригационной системы.

Томассен и Риисгорд (Thomassen, Riisgård, 1995) установили, что скорость фильтрации *H. panicea* описывается аллометрическим уравнением: $F = 28.35 DW^{0.914}$, где F – скорость фильтрации, мл/мин; DW – масса сухой губки, г. Поскольку показатель степени близок к единице, эта зависимость является практически линейной. Согласно нашим данным, связь между вододвигательной активностью и массой губки также описывается аллометрической зависимостью, но с показателем степени около 3, и функция нелинейная. Для особей с сырой массой до 10 г оценки фильтрационной активности *H. panicea*, данные нами, а также Томассеном и Риисгордом (Thomassen, Riisgård, 1995), близки, однако для губок с большей массой они существенно расходятся, что, на наш взгляд, и в этом случае определяется разными методологическими подходами в определении вододвигательной активности. Как уже сказано, оценки, полученные нами, отражают максимально возможную вододвигательную активность особи. Томассен и Риисгорд (Thomassen, Riisgård, 1995) оценивали вододвигательную активность по степени осветления воды от взвеси. При таком косвенном способе оценки результат отражает одновременную работу всей ирригационной системы губки. Однако во время тестирования некоторые оскулюмы могут оказаться в неактивном состоянии из-за присущего им свойства периодически открываться и закрываться, в том числе реагируя на различные внешние воздействия (Hartman, Reiswig, 1973; Riisgård et al., 2016). И чем большее количество оскулюмов у особи, тем выше вероятность занижения результатов. Кроме того, оценка вододвигательной активности по степени осветления воды зависит от качества частиц, используемых для этой цели, в связи с чем данный метод был подвергнут критике (Frost, 1978).

Как отмечено выше, Гольдштейн с соавторами (Goldstein et al., 2019) определяли скорость воды, истекающей из оскулюма, с помощью видеосъемки, что можно считать прямым способом измерения. Однако эти авторы рассчитали, что зависимость между вододвигательной активностью и объемом однооскулюмной губки *H. panicea* носит линейный характер: $F \approx 2.3 \times Vs$, где F – вододвигательная активность, мл/мин, а Vs – объем губки, см³. Это противоречит результатам наших исследований, которые свидетельствуют о том, что такая зависимость имеет степенной или аллометрический характер. Расхождение может быть вызвано следующим. Полученная нами зависимость между средней площадью оскулюмов и массой губки линейная, тогда как Гольдштейн с соавторами

(Goldstein et al., 2019) описывают ее как параболическую: $OSA = 1.31 \times Vs^{0.66}$, где OSA – площадь оскулюма (мм²), а Vs – объем губки (см³). Именно это определяет линейный характер полученной ими зависимости между объемом губки и вододвигательной активностью. Мы провели расчеты, используя данные Гольдштейн с соавторами (Goldstein et al., 2019). Связь между площадью оскулюмов и объемом губки лучше описывается линейной функцией: $OSA = 1.33 \times Vs + 0.19$. Коэффициент детерминации для линейной функции составляет 0.83, тогда как для параболической – 0.66. Остается только догадываться, почему цитируемые авторы использовали именно параболическую функцию. Скорее всего, это связано с тем, что она хорошо подходила под теоретические построения авторов, связанные с характером расположения хоаноцитных камер у губки *H. panicea* (см.: Goldstein et al., 2019). Заметим, что в работе, выполненной на 20 видах как однооскулюмных, так и многооскулюмных *Demospongiae* (см.: Morganti et al., 2021), показано, что объем губки и площадь ее оскулюмов связаны аллометрической зависимостью с показателем степени от 0.6 до 1.0 у разных видов. Возможно, в пределах однооскулюмных индивидуумов математическая модель, предложенная Гольдштейн с соавторами (Goldstein et al., 2019), работает удовлетворительно, но она непригодна для многооскулюмных особей *H. panicea*. Безусловно, однооскулюмные экспланты *H. panicea* – это относительно простая и удобная биологическая модель для исследований фильтрационной активности губок, однако полученные на однооскулюмных особях закономерности нельзя полностью экстраполировать на многооскулюмных животных.

Как следует из сравнения вододвигательной активности животных-обрастателей (рис. 5), экземпляры *H. panicea* массой менее 15 г обладают умеренной вододвигательной активностью, а особи массой 25 г и более по этому показателю превосходят самых крупных мидий и в Белом море оказываются вне конкуренции в мелководных сообществах обрастания. Особи массой 40 г прокачивают около 150 л воды в час. Вероятно, столь мощная вододвигательная активность наряду с токсичностью (Dyrynda, 1983; Kobayashi, Kitagawa, 1998; Халаман и др., 2008, 2014, 2017) и высокими темпами соматического роста (Barthel, 1986; Thomassen, Riisgård, 1995) вносит свой вклад в высокую конкурентную способность *H. panicea* (Халаман, Комендантов, 2016).

Превосходство *H. panicea* в вододвигательной активности над конкурентами обусловлено тем, что эта характеристика и масса тела губки связаны степенной зависимостью с показателем степени больше единицы. У двустворчатых моллюсков *Mytilus edulis* и *Hiatella arctica* и у асцидии *Styela rustica* эта же зависимость описывается функция-

ми с показателем степени меньше единицы (Sukhotin et al., 2003; Sejr et al., 2004) или равным единице (Лезин и др., 2006). Особенность *H. panicea* можно объяснить ее модульной организацией, дающей губке преимущества перед солитарными организмами, развитие фильтрационного аппарата которых ограничено (Marfenin, 1997; Ересковский, 2003).

По мере роста губки не только увеличиваются число, а также средняя и общая площадь сечения оскулюмов, но, по-видимому, периодически перестраивается и ирригационная система губки. Перестройка наступает, когда производительность системы достигает некоего максимума. На это указывает характер зависимости “производительности” оскулюмов от массы губки, которая, в отличие от числа и общей площади оскулюмов (рис. 2), представляет не монотонную функцию, а смену минимумов и максимумов (рис. 4). Полученные нами данные позволяют предполагать, что перестройка ирригационной системы происходит у особей *H. panicea*, достигших массы около 20 г. Безусловно, данная гипотеза нуждается в дальнейшей проверке. Однако А.С. Плоткин с соавторами (1999), анализируя морфометрические параметры беломорской губки *Polymastia mammillaris*, пришли к аналогичному выводу: “Складывается впечатление, что *P. mammillaris* в процессе роста может решать задачи внутренней гидродинамики как путем увеличения числа ирригационных модулей, так и совершенствованием ирригационной системы уже существующих модулей” (Плоткин и др., 1999, с. 25–26).

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

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РФФИ № 20-54-15002 НЦНИ_a и Гос. задания № 1021051402749-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ересковский А.В.* Некоторые закономерности обитания и распределения губок на литорали Восточного Мурмана // Зоол. журн. 1994. Т. 73. № 4. С. 5–17.
- Ересковский А.В.* Проблема колониальности, модулярности и индивидуальности губок и особенности их морфогенезов при росте и бесполом размножении // Биол. моря. 2003. Т. 29. № 1. С. 3–12.
- Лезин П.А., Агатьева Н.А., Халаман В.В.* Сравнительное исследование вододвигательной активности некоторых животных-обрастателей из Белого моря // Биол. моря. 2006. Т. 32. № 4. С. 286–290.
- Плоткин А.С., Ересковский А.В., Халаман В.В.* Анализ модульной организации Porifera на примере беломорской губки *Polymastia mammillaris* (Muller, 1806) (Demospongiae, Tetractinomorpha) // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 1. С. 18–28.
- Плоткин А.С., Раилкин А.И., Герасимова Е.И. и др.* Сообщества подводных скал сублиторали Белого моря: структура и взаимодействие с придонным течением // Биол. моря. 2005. Т. 31. № 6. С. 398–405.
- Ошурков В.В.* Сукцессии и динамика эпибентосных сообществ верхней сублиторали бореальных вод. Владивосток: Дальнаука. 2000. 206 с.
- Халаман В.В.* Сообщества обрастания мидиевых установок в Белом море // Биол. моря. 2001. Т. 27. № 4. С. 268–278.
- Халаман В.В., Беляева Д.В., Флячинская Л.П.* Влияние экскреторно-секреторных продуктов некоторых животных-обрастателей на оседание и метаморфоз личинок *Styela rustica* (Ascidiae) // Биол. моря. 2008. Т. 34. № 3. С. 200–204.
- Халаман В.В., Корчагина Н.М., Комендантов А.Ю.* Воздействие веществ, выделяемых во внешнюю среду особями своего и чужого видов, на личинок *Halichondria panicea* Pallas, 1766 (Porifera: Demospongiae) // Биол. моря. 2014. Т. 40. № 1. С. 38–45.
- Халаман В.В., Комендантов А.Ю.* Структура сообществ обрастания, образованных *Halichondria panicea* (Porifera: Demospongiae) в Белом море // Экология. 2011. № 6. С. 449–458.
- Халаман В.В., Комендантов А.Ю.* Экспериментальная проверка способности губки *Halichondria panicea* (Porifera: Demospongiae) конкурировать за субстрат в мелководных сообществах обрастания Белого моря // Изв. РАН. Сер. биол. 2016. № 1. С. 81–87.
- Халаман В.В., Шаров А.Н., Холодкевич С.В. и др.* Влияние беломорской губки *Halichondria panicea* (Pallas, 1766) на физиологическое состояние мидий *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758, оцениваемое по характеристикам кардиоритма // Журн. эвол. биохим. и физiol. 2017. Т. 53. С. 201–207.
- Ходаковская А.В.* Фауна губок (Porifera) залива Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 2005. Т. 31. С. 251–255.
- Черняев М.Ж., Родионов И.А., Селин Н.И.* Вододвигательная активность мидии *Mytilus trossulus* при разных условиях обитания // Биол. моря. 1998. Т. 24. № 2. С. 132–134.
- Althoff K., Schutt C., Steffen R. et al.* Evidence for a symbiosis between bacteria of the genus *Rhodobacter* and the marine sponge *Halichondria panicea*: harbor also for putatively toxic bacteria? // Mar. Biol. 1998. V. 130. P. 529–536.
- Barthel D.* On the ecophysiology of the sponge *Halichondria panicea* in Kel Bight. I. Substrate specificity, growth and reproduction // Mar. Ecol.: Prog. Ser. 1986. V. 33. P. 291–298.

- Barthel D., Wolfrath R. Tissue sloughing in the sponge *Halichondria panicea*: a fouling organism prevents being fouled // *Oecologia*. 1989. V. 78. P. 357–360.
- Comeau L.A., Filgueira R., Guyondet T., Sonier R. The impact of invasive tunicates on the demand for phytoplankton in longline mussel farms // *Aquaculture*. 2015. V. 441. P. 95–105.
- Daigle R.M., Herbinger C.M. Ecological interactions between the vase tunicate (*Ciona intestinalis*) and the farmed blue mussel (*Mytilus edulis*) in Nova Scotia, Canada // *Aquat. Invasions*. 2009. V. 4. P. 177–187.
- Dalby J.E.Jr., Young C.M. Variable effects of ascidian competitors on oysters in a Florida epifaunal community // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1993. V. 167. P. 47–57.
- Dijkstra J., Sherman H., Harris L.G. The role of colonial ascidians in altering biodiversity in marine fouling communities // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2007. V. 342. P. 169–171.
- Dubois S., Orvain F., Martin-Léal J.C. et al. Small-scale spatial variability of food partitioning between cultivated oysters and associated suspension-feeding species, as revealed by stable isotopes // *Mar. Ecol.: Prog. Ser.* 2007. V. 336. P. 151–160.
- Dyrynda P.E.J. Modular sessile invertebrates contain larvotoxic allelochemicals // *Dev. Comp. Immunol.* 1983. V. 7. P. 621–624.
- Erpenbeck D., Knowlton A.L., Talbot S.L. et al. A molecular comparison of Alaskan and North East Atlantic *Halichondria panicea* (Pallas 1766) (Porifera: Demospongiae) populations // *Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova*. 2004. V. 68. P. 319–325.
- Frost T.M. In situ measurements of clearance rates for the freshwater sponge *Spongilla lacustris* // *Limnol. Oceanogr.* 1978. V. 23. P. 1034–1039.
- Goldstein J., Riisgård H.U., Larsen P.S. Exhalant jet speed of single-osculum explants of the demosponge *Halichondria panicea* and basic properties of the sponge-pump // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2019. V. 511. P. 82–90.
- Hadas E., Ilan M., Shpigel M. Oxygen consumption by a coral reef sponge // *J. Exp. Biol.* 2008. V. 211. P. 2185–2190.
- Hartman W.D., Reiswig H.M. The individuality of sponges // *Animal colonies*. Stroudsburg, Pa: Dowden, Hutchinson and Ross Inc. 1973. P. 567–584.
- Hoare R., Peattie M.E. The sublittoral ecology of the Menai Strait. I. Temporal and spatial variation in the fauna and flora along a transect // *Estuarine Coastal Mar. Sci.* 1979. V. 9. P. 663–675.
- Knowlton A.S., Highsmith R.C. Convergence in the time-space continuum: a predator-prey interaction // *Mar. Ecol.: Prog. Ser.* 2000. V. 197. P. 285–291.
- Kobayashi M., Kitagawa I. Likely microbial participation in the production of bioactive marine sponge chemical constituents // *Sponge sciences: multidisciplinary perspectives*. Tokyo: Springer-Verlag. 1998. P. 379–389.
- Kumala L., Riisgård H.U., Canfield D.E. Osculum dynamics and filtration activity in small single-osculum explants of the demosponge *Halichondria panicea* // *Mar. Ecol.: Prog. Ser.* 2017. V. 572. P. 117–128.
- LaBarbera M., Vogel S. An inexpensive thermistor flow meter for aquatic biology // *Limnol. Oceanol.* 1976. V. 21. № 5. P. 750–756.
- Leblanc A.R., Landry T., Miron G. Fouling organisms of the blue mussel *Mytilus edulis*: their effect on nutrient uptake and release // *J. Shellfish Res.* 2003. V. 22. № 3. P. 633–638.
- Leichter J.J., Witman J.D. Water flow over subtidal rock walls: relation to distributions and growth rates of sessile suspension feeders in the Gulf of Maine Water flow and growth rates // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1997. V. 209. P. 293–307.
- Lesser M.P., Shumway S.E., Cucci T., Smith J. Impact of fouling organisms on mussel rope culture: interspecific competition for food among suspension-feeding invertebrates // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1992. V. 165. P. 91–102.
- Lohse D.P. Relative strengths of competition for space and food in a sessile filter feeder // *Biol. Bull.* 2002. V. 203. P. 173–180.
- Marfenin N.N. Sponges viewed in the light of up-to-date conception on coloniality // *Berl. Geowiss. Abh. Reihe E.* 1997. V. 20. P. 17–23.
- Morganti T.M., Ribes M., Moskovich R. et al. In situ pumping rate of 20 marine Demosponges is a function of osculum area // *Front. Mar. Sci.* 2021. V. 8. Art. ID 583188.
- Purushottama G.B., Venkateshvaran K., Pani Prasad K., Nalini P. Bioactivities of extracts from the marine sponge *Halichondria panicea* // *J. Venomous Anim. Toxins Incl. Trop. Dis.* 2009. V. 15. P. 444–459.
- Reiswig H.M. In situ pumping activities of tropical Demospongiae // *Mar. Biol.* 1971. V. 9. P. 38–50.
- Riedl R.J., Machan R. Hydrodynamic patterns in lotic intertidal sands and their bioclimatological implications // *Mar. Biol.* 1972. V. 13. P. 179–209.
- Riisgård H.U., Kumala L., Charitonidou K. Using the F/R-ratio for an evaluation of the ability of the demosponge *Halichondria panicea* to nourish solely on phytoplankton versus free-living bacteria in the sea // *Mar. Biol. Res.* 2016. V. 12. P. 907–916.
- Schneemann I., Nagel K., Kajahn I. et al. Comprehensive investigation of marine Actinobacteria associated with the sponge *Halichondria panicea* // *Appl. Env. Microbiol.* 2010. V. 76. P. 3702–3714.
- Sejr M.K., Petersen J.K., Jensen K.T., Rysgaard S. Effects of food concentration on clearance rate and energy budget of the Arctic bivalve *Hiatella arctica* (L) at subzero temperature // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2004. V. 311. P. 171–183.
- Stuart V., Klumpp D.W. Evidence for food-resource partitioning by kelp bed filter feeders // *Mar. Ecol.: Progr. Ser.* 1984. V. 16. P. 27–37.
- Sukhotin A.A., Lajus D.L., Lesin P.A. Influence of age and size on pumping activity and stress resistance in the marine bivalve *Mytilus edulis* L. // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2003. V. 284. P. 129–144.
- Thomassen S., Riisgård H.U. Growth and energetics of the sponge *Halichondria panicea* // *Mar. Ecol.: Prog. Ser.* 1995. V. 128. P. 239–246.
- Troost K., Stamhuis E.J., van Duren L.A., Wolff W.J. Feeding current characteristics of three morphologically different bivalve suspension feeders, *Crassostrea gigas*, *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule*, in relation to food competition // *Mar. Biol.* 2009. V. 156. P. 355–372.
- Zajac R.N., Whitlatch R.B., Osman R.W. Effects of inter-specific density and food supply on survivorship and growth of newly settled benthos // *Mar. Ecol.: Progr. Ser.* 1989. V. 56. № 1. P. 127–132.

Pumping Rate of the White Sea Sponge *Halichondria panicea* (Pallas, 1766) (Porifera: Demospongiae)

V. V. Khalaman^a and P. A. Lezin^a

^a*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg 199034, Russia*

The pumping rate of the White Sea sponge *Halichondria panicea* (Pallas, 1766) (Porifera: Demospongiae) was estimated under laboratory conditions. We used live specimens having a wet weight of 3.5 to 35.5 g and one to eight oscula. The pumping rate of a sponge was determined as the sum of pumping rates of all its oscula, which was calculated as the product of the maximum velocity of the excurrent flow from an osculum by the cross-sectional area of that osculum. The velocity was measured using a microthermistor sensor. The pumping rate of the sponge was found to be related to its weight by a power relationship with an exponent of about 3. Sponges weighing 25 g and over surpass in pumping activity solitary animals such as the bivalves *Mytilus edulis* and *Hiatella arctica* and the ascidian *Styela rustica*, in which the relationship is either a linear or power one, with an exponent less than one. The advantage of the sponge over solitary organisms seems to be due to its modular organization, which ensures not only a constant increase in the number and size of oscula as the individual grows, but probably also leads to a periodic restructuring of the irrigation system.

Keywords: *Halichondria panicea*, pumping rate, modular organism, fouling communities, White Sea

УДК 581.552(262.54)

ВЛИЯНИЕ *ZOSTERA MARINA* LINNAEUS, 1753 И *ZOSTERA NOLTEI* HORNEMANN, 1832 (ALISMATALES: MONOCOTS) НА ВИДОВОЕ БОГАТСТВО И ЦЕНОТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МАКРОФИТОБЕНТОСА ТАМАНСКОГО ЗАЛИВА АЗОВСКОГО МОРЯ

© 2022 г. Д. Ф. Афанасьев^{1, 2, *}, Е. Г. Сушкова¹, В. В. Акатов³

¹Азово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (“АзНИИРХ”), Ростов-на-Дону 344002, Россия

²Донской государственный технический университет, Ростов-на-Дону 344000, Россия

³Майкопский государственный технологический университет, Майкоп 385000, Россия

*e-mail: afanasiev_d_f@azniirkh.ru

Поступила в редакцию 28.04.2021 г.

После доработки 26.11.2021 г.

Принята к публикации 27.01.2022 г.

На основании анализа данных, полученных в результате обработки проб макрофитобентоса, определены видовое богатство и состав сообществ *Zostera marina* и *Z. noltei* в Таманском заливе Азовского моря. Показано, что между степенью доминирования этих видов и видовым богатством сообществ на площади 0.25 м² наблюдалась отрицательная статистически значимая, но слабая связь, которую можно объяснить на основе теории энергетики видов. Если суммарная биомасса сопутствующих видов на однородных участках была приблизительно одинаковой, то число видов, произраставших на крупных участках сообществ с высокой степенью доминирования *Z. marina* и *Z. noltei*, было не меньше, чем на небольших участках с низкой степенью доминирования данных зостер. Сходство (различие) видового состава сообществ с высокой и низкой степенью доминирования *Z. marina* и *Z. noltei* было примерно одинаковым. Встречаемость большей части видов макроводорослей почти не зависела от плотности произрастания зостер, и лишь для нескольких видов, таких как харовые водоросли *Lamprothamnium papulosum* и *Chara baltica*, зеленая водоросль-эндемик *Ulva maeotica* и желто-зеленая водоросль *Vaucheria dichotoma*, рост степени доминирования зостер мог представлять определенную опасность.

Ключевые слова: *Zostera marina*, *Zostera noltei*, степень доминирования, видовое богатство, теория энергетики видов, фитобентос, Таманский залив, Азовское море

DOI: 10.31857/S0134347522030020

Доминанты считаются одним из наиболее важных факторов, влияющих на видовое богатство растительных сообществ (Hillebrand et al., 2008). Однако знания об этом аспекте организации растительного покрова все еще остаются неопределенными, в том числе потому, что механизм воздействия доминантов в сообществах разных типов может существенно различаться (Powell et al., 2011, 2013; Stohlgren, Rejmánek, 2014).

Для оценки степени доминирования (*D*) используется индекс доминирования Бергера–Паркера, который выражает относительную значимость наиболее обильного вида (Berger, Parker, 1970). В соответствии с теорией энергетики видов (species-energy theory) (Wright, 1983; Srivastava, Lawton, 1998), чем выше доля биомассы доминирующего вида от общей биомассы биологического

сообщества, тем меньше ресурсов остается другим (сопутствующим) видам, ниже их суммарная биомасса и плотность особей, а также вероятность того, что эти особи принадлежат многим видам. Такой механизм воздействия доминантов предполагает неизбирательное (случайное) вытеснение других видов, результатом которого может быть существенное снижение встречаемости сопутствующих видов. Однако любой из сопутствующих видов может оказаться на любом участке сообщества с участием доминанта. Это означает, что на площадях, включающих примерно равную суммарную биомассу сопутствующих видов, участки растительных сообществ с разной степенью доминирования должны содержать примерно равное число сопутствующих видов.

Однако доминирующие виды растений могут влиять на сопутствующие виды и другими способами, например, путем аллелопатии или трансформации экотопа (Работнов, 1983; Онипченко, 2013). В этом случае более уязвимые к такому воздействию виды при усилении позиции доминантов могут полностью исчезнуть на больших по площади участках растительных сообществ. Причем, если доминанты оказывают более сильное влияние на широко распространенные виды, то рост доминирования приводит к снижению видового сходства между растительными сообществами, расположенными в разных местообитаниях, и, как следствие, к росту β -разнообразия. Если же к этому фактору менее устойчивы относительно редкие виды, то возникает обратная ситуация.

Как правило, чем суровее условия среды и ниже продуктивность сообществ, тем слабее негативное влияние доминантов на другие виды (Hughes, 2010; Акатов и др., 2019а, 2019б). При этом в сообществах экстремальных местообитаний, как наземных, так и водных (донных морских), часто проявляются положительные взаимоотношения между растениями. В таких фитоценозах деградация популяций доминирующих видов часто ведет не к росту, а к снижению видового богатства (см. обзоры: Hughes, 2010; Онипченко, 2013; Templado, 2014; Ellison, 2019).

Азовское море характеризуется низкой и нестабильной соленостью (5–15‰), мелководностью, преобладанием илисто-песчаных грунтов и значительной мутностью воды. Такие условия неблагоприятны для формирования сообществ макрофитобентоса, которые имеют здесь ограниченное распространение и встречаются преимущественно в Керченском проливе, а также в бухтах и заливах Керченского и Таманского полуостровов. Основные доминанты этих сообществ — цветковые растения *Zostera marina* Linnaeus, 1753 и *Z. noltei* Hornemann, 1832 (Афанасьев, Корпакова, 2008), которые составляют большую долю биомассы макрофитобентоса. Можно предположить, что они существенно влияют на видовое и ценотическое разнообразие бентосного растительного сообщества. Однако в литературе информация об этом практически отсутствует.

Цель настоящей работы — показать, насколько тесная связь существует между степенью доминирования *Z. marina* и *Z. noltei* и видовым богатством макрофитобентоса Таманского залива Азовского моря, а также можно ли объяснить эту связь на основе теории “species-energy”; определить, различается ли общее число сопутствующих видов растений в группах проб с разной степенью доминирования *Z. marina* и *Z. noltei*, но приблизительно равной суммарной биомассой сопутствующих

видов; выяснить, как доминирование *Z. marina* и *Z. noltei* влияет на степень видового сходства между растительными сообществами, расположенными в разных местообитаниях (β -разнообразие) Таманского залива Азовского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методы сбора материала

В основу работы положены результаты анализа данных, полученных в ходе обработки 165 проб макрофитобентоса Таманского залива Азовского моря, отобранных в июле 2020 г. на шести однородных участках сообществ с доминированием или участием *Zostera marina* и *Z. noltei*. Координаты района работ: 44°65.150′–44°80.786′ N, 37°37.065′–37°77.264′ E (рис. 1). Участки были расположены следующим образом: 1 — пос. Сенной, глубина 0.5 м; 2 — пос. Сенной, глубина 2.0 м; 3 — пос. Тамань, глубина 0.5 м; 4 — пос. Тамань, глубина 2.0 м; 5 — пос. Гаркуша, глубина 0.5 м; 6 — пос. Гаркуша, глубина 2.0 м. В пределах выбранных участков было заложено по 25–30 площадок размером 0.5 × 0.5 м. Одни из них были расположены регулярным способом в виде 1–2 трансект, включавших по 10 площадок; другие — сериями по 5–15 площадок на участок. Во втором случае выбирали варианты сообществ с высоким и низким суммарным проективным покрытием зостер, которое оценивали визуально. Макрофиты из каждой рамки помещали в отдельный газовый мешок. Затем каждую пробу разбирали по видам, и после осушения фильтровальной бумагой растения каждого вида взвешивали (Minicheva et al., 2014). Водоросли идентифицировали, используя имеющиеся определители (Зинова, 1967; Green seaweeds..., 2007), с учетом новейших номенклатурных изменений (Guiry, Guiry, 2021). Номенклатура водорослей и высших водных растений приведена по Algaebase (Guiry, Guiry, 2021).

Методы анализа фактического материала

Для каждой пробы (площадки) рассчитывали общую сырую биомассу макрофитов на 0.25 м² (W), суммарную биомассу *Z. marina* и *Z. noltei* (W_C) и степень доминирования зостер ($D = W_C/W$), а также число (S_S) и суммарную биомассу ($W_S = W - W_C$) сопутствующих видов макрофитов на 0.25 м².

Используя коэффициент корреляции Пирсона и регрессионный анализ, для всех проб оценивали характер (знак) и степень связи между значениями D и S_S , D и W_S , W_S и S_S , а также между D и S_r , где S_r — доля вариации переменной S_S , необъясненная с помощью уравнения регрессии между S_S и W_S (отклонения её фактических значений от

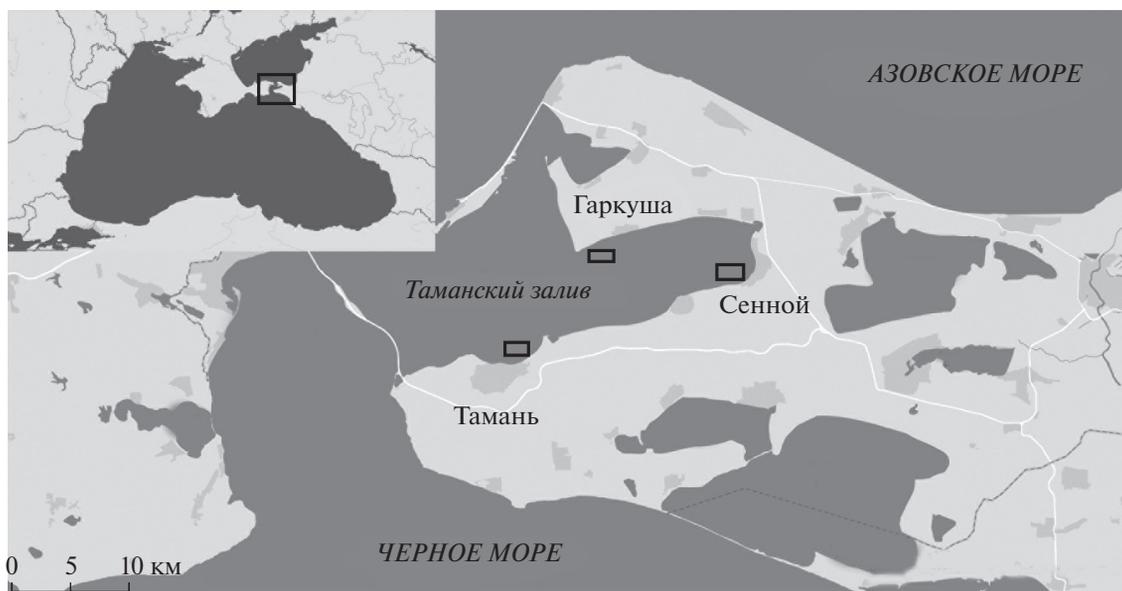


Рис. 1. Карта-схема района исследований (квадратом и прямоугольниками выделены участки работ).

значений, рассчитанных на основе уравнения регрессии). При оценке исходили из того, что при существенном отрицательном воздействии *Z. marina* и *Z. noltei* на видовое богатство макрофитобентоса, которое можно будет объяснить на основе гипотезы “species-energy”, следует ожидать, что связь между значениями D и S_S , а также D и W_S будет существенной отрицательной, между W_S и S_S — существенной положительной, а связь между значениями D и S_r будет отсутствовать.

Пробы ранжировали по степени доминирования зостер (от низкой к высокой) и разделили на четыре группы со сходными значениями D : 0.25–0.53 (8 проб), 0.54–0.83 (11 проб), 0.84–0.91 (20 проб) и 0.92–0.99 (90 проб) с суммарной биомассой сопутствующих видов в каждой группе около 1000 г. Значимость различия средних значений S_S в группах проб с разным значением D оценивали методом однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Статистическую значимость различия соотношений числа видов, обнаруженных и не обнаруженных в группах проб в целом, оценивали, используя критерий χ^2 .

Видовое сходство между всеми исследованными участками (6) рассчитывали отдельно для групп проб с наиболее низкой и наиболее высокой D (по 10 проб в каждой группе). Использовали коэффициент сходства Сьеренсена $Ks = 2C/(A + B)$, где A и B — число видов в 10 пробах с наиболее низкой (или наиболее высокой) D , отобранных на сравниваемых участках; C — общее число видов в группах проб сравниваемых участков. Предполагается, что чем ниже значения коэффициента

сходства, тем выше степень различия сообществ по видовому составу. Для оценки значимости различия между значениями сходства для сообществ с низкой и высокой D использовали метод однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA), а также непараметрический W -критерий Вилкоксона (Wilcoxon Rank Sum Test). Для визуализации паттернов сходства описаний использовали метод многомерного шкалирования (MDS-ординация). Ординацию проводили на основании данных по присутствию-отсутствию видов в пробах. При создании матрицы сходства использовали индекс Брея–Кертиса. Статистическую обработку результатов и их визуализацию проводили с помощью программных пакетов PAST 3.16 (Hammer, 2012), Statistica 6.0, Primer 5 и MS Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего в исследованных фитоценозах с участием зостер определено 36 видов макрофитов (N_S), в том числе 4 вида высших растений (Magnoliophyta), 15 видов красных водорослей (Rhodophyta), 13 — зеленых (Chlorophyta), 2 вида — харовых (Charophyta), а также по одному виду бурых (Ochrophyta, Phaeophyceae) и желто-зеленых (Ochrophyta, Xanthophyceae) водорослей.

Согласно результатам анализа, сообщества макрофитобентоса с доминированием или участием *Zostera marina* и *Z. noltei* характеризуются невысоким локальным видовым богатством, число сопутствующих видов в пробе варьирует от 1 до 10 (в среднем 4.5 вида). Между степенью доминирования зостер и числом сопутствующих видов

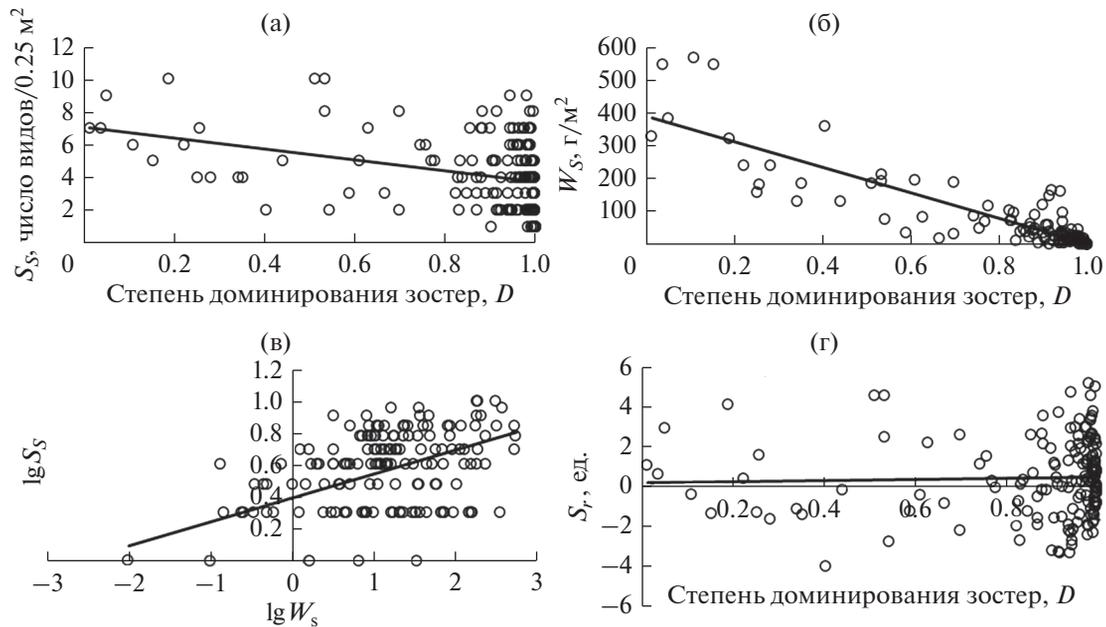


Рис. 2. Соотношение между (а) степенью доминирования зостер (D) и видовым богатством на участках фитоценозов 0.25 м^2 (S_S); (б) степенью доминирования зостер (D) и суммарной биомассой сопутствующих видов (W_S); (в) суммарной биомассой сопутствующих видов ($\lg W_S$) и видовым богатством ($\lg S_S$); (г) степенью доминирования зостер (D) и отклонениями фактических значений S_S от рассчитанных на основе уравнения регрессии между S_S и W_S .

макрофитов наблюдается слабая отрицательная, но статистически значимая связь: фитоценозы с низкими значениями D характеризуются относительно высоким видовым богатством, а в фитоценозах с высокой степенью доминирования зостер значения S_S варьируют в широких пределах. Между D и W_S наблюдается сильная отрицательная связь, а между $\lg W_S$ и $\lg S_S$ – умеренная положительная, между D и S_r связь отсутствует (рис. 2, табл. 1). Таким образом, чем выше степень доминирования зостер, тем ниже средняя биомасса и видовое богатство сопутствующих видов. Однако после исключения влияния на S_S параметра W_S связь между D и S_S исчезает.

Анализ данных по четырем группам проб с разными значениями D , но приблизительно равной суммарной биомассой сопутствующих видов показал, что пробы с разной степенью доминирования зостер характеризуются разным средним видовым богатством на площади 0.25 м^2 , чем выше D , тем ниже средние для групп значения S_S (табл. 2). Однако статистически значимо это различие только для групп проб с наименьшей и наибольшей степенью доминирования зостер (ANOVA, $F_{3,94} = 5.99$, $p = 0.05$). Очевидно, что общее видовое богатство группы проб с наиболее низкой степенью доминирования *Z. marina* и *Z. noltei* (N_S) не выше, чем в других группах (табл. 2).

Таблица 1. Соотношения между анализируемыми параметрами в сообществах макрофитобентоса с разным участием *Zostera marina* и *Zostera noltei* (Таманский залив, количество проб $n = 165$)

Соотношение	Регрессионная модель	Коэффициент корреляции Пирсона, r^*
S/D	$S_S = -3.36D + 7.11$	-0.343^*
W_S/D	$W_S = -386.91D + 390.56$	-0.983^*
$\lg S_S/\lg W_S$	$\lg S_S = 0.15 \lg W_S + 0.40$	0.572^*
S_r/D	$S_r = 0.28D + 0.18$	0.033

*Значимость $P < 0.001$.

Примечание. D – степень доминирования видов зостеры; S_S – число сопутствующих видов макрофитов на площади 0.25 м^2 ; W_S – суммарная биомасса сопутствующих видов; S_r – доля вариации переменной S_S , не объясненная с помощью уравнения регрессии между S_S и W_S .

Таблица 2. Общая характеристика выделенных групп проб макрофитобентоса Таманского залива с разным участием *Zostera marina* и *Zostera noltei*

Характеристика выделенных групп	Группа 1	Группа 2	Группа 3	Группа 4
Число проб в группе (<i>n</i>)	8	11	20	90
Степень доминирования зостер (<i>D</i>)*	$\frac{0.37 \pm 0.04}{0.25-0.53}$	$\frac{0.69 \pm 0.03}{0.54-0.83}$	$\frac{0.87 \pm 0.01}{0.84-0.91}$	$\frac{0.98 \pm 0.01}{0.92-1.00}$
Встречаемость <i>Zostera noltei</i> / <i>Zostera marina</i> , %	100/0	72.7/27.3	80.0/45.0	95.6/56.7
Среднее число сопутствующих видов на 0.25 м ² (<i>S_S</i>)	5.8 ± 0.8	4.5 ± 0.6	4.7 ± 0.4	3.9 ± 0.2
Общее число сопутствующих видов (<i>N_S</i>)	19	21	21	24

*Над чертой – средние значения, под чертой – диапазон значений.

Более того, самое высокое значение *N_S* наблюдается в группе проб с наибольшими значениями *D*. Однако различие между значениями *N_S* в этой группе и в группе проб с наиболее низкими значениями *D* не является значимым ($\chi^2 = 3.13, p < 0.05$).

По отношению сопутствующих видов фитобентоса к степени доминирования зостер выделены 4 группы (табл. 3). Первая группа (10 видов или 29% от общего числа сопутствующих видов) – виды, частота встречаемости которых мало различается на участках с разной плотностью произрастания зостер; они не имеют явных предпочтений в уровне доминирования зостер, большинство из них способны вегетировать как эпифиты на разных доминантах и как свободноплавающие формы, а также могут произрастать на других субстратах.

Ко второй группе (6 видов или 18%) относятся виды, встречаемость которых существенно выше в разреженных зарослях зостер. В основном это растения с ограниченным ареалом, встречающиеся преимущественно в Таманском заливе; они избегают плотного травостоя зостер, вероятно, конкурируя с ними за топические и трофические ресурсы. Среди них харовые *Lamprothamnium papulosum* (Wallroth) Groves 1916 и *Chara baltica* (Hartman) Bruzelius 1824, зеленая водоросль-эндемик *Ulva maotica* (Proshkina-Lavrenko) Tsarenko 2011 и желто-зеленая водоросль *Vaucheria dichotoma* (Linnaeus) Martius 1817. Оба вида харовых водорослей, отрицательно реагирующих на уплотнение зарослей зостер, отмечены только у пос. Сенной на глубине 0.4–1.0 м (рис. 3).

К макрофитам, частота встречаемости которых возрастает по мере увеличения плотности произрастания *Z. noltei* и *Z. marina*, относятся лишь 3 вида, в том числе цветковое растение *Ruppia maritima* Linnaeus 1753 (табл. 3).

Четвертую группу составили виды, встречающиеся в сообществах с участием зостер редко или единично (44% от общего числа сопутствующих

видов); их появление в исследуемых фитоценозах может иметь случайный характер. Например, *Ulva rigida* C. Agardh 1823 массово развивается в эвтрофированных водах, тогда как зостеры таких вод избегают; *Stuckenia pectinata* (Linnaeus) Börner, 1912 предпочитает пресные воды и редко обитает в водах соленостью более 5–7‰, которые предпочитают зостеры. Нет оснований предполагать, что отсутствие видов данной группы в зарослях зостеры является результатом конкуренции за пространство и ресурсы. Более вероятно, что это результат разнонаправленной реакции на воздействие других факторов.

Средние значения коэффициента видового сходства Сьеренсена между участками фитоценозов с низкой степенью доминирования *Z. noltei* и *Z. marina* ($D = 0.69 \pm 0.04$) составили 0.49 ± 0.04 , с высокой ($D = 0.99 \pm 0.01$) – 0.56 ± 0.04 . Следовательно, по видовому составу участки сообществ с высокой степенью доминирования несколько более однородны, чем с низкой, однако это различие не является статистически значимым (ANOVA, $F_{4,20} = 1.27, p = 0.05$; Wilcoxon Rank Sum Test, $W_{26} = 27, p = 0.05$).

Ординация проб фитобентоса с низкой и высокой *D* (рис. 4) показала, что в обоих случаях отобранные на разных участках пробы формируют весьма плотные скопления, образуя хорошо различимые группы, расположенные близко друг к другу. Характер распределения проб в поле диаграмм не позволяет сделать вывод о более высокой степени различия видового состава сообществ макрофитобентоса с низкой или высокой степенью доминирования зостер.

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно результатам исследования, сообщества макрофитобентоса с относительно высокой степенью доминирования *Zostera marina* и *Z. noltei* как на отдельных пробных площадках, так и в их

Таблица 3. Встречаемость сопутствующих видов в группах проб макрофитобентоса Таманского залива с разным участием *Zostera marina* и *Zostera noltei*

Вид	Встречаемость вида, %			
	группа 1	группа 2	группа 3	группа 4
Сопутствующие виды, частота встречаемости которых не зависит от плотности произрастания доминантных видов				
<i>Pneophyllum fragile</i> Kützing 1843	50.0	63.6	60.0	64.4
<i>Chaetomorpha ligustica</i> (Kützing) Kützing 1849	37.5	27.3	30.0	28.9
<i>Chaetomorpha linum</i> (Müller) Kützing 1845	37.5	9.1	20.0	37.8
<i>Cladophora liniformis</i> Kützing 1849	62.5	27.3	25.0	42.2
<i>Ceramium diaphanum</i> (Lightfoot) Roth 1806	—	9.1	5.0	4.4
<i>Ceramium deslongchampsii</i> Chauvin ex Duby 1830	50.0	9.1	20.0	31.1
<i>Cladophora laetevirens</i> (Dillwyn) Kützing 1843	12.5	—	30.0	8.9
<i>Cladophora siwaschensis</i> Meyer 1922	25.0	—	20.0	2.2
<i>Ulva intestinalis</i> Linnaeus 1753	—	9.1	10.0	12.2
<i>Ulva</i> sp.	12.5	36.4	20.0	6.7
Сопутствующие виды, частота встречаемости которых снижается при увеличении плотности произрастания доминантных видов				
<i>Lamprothamnium papulosum</i> (Wallroth) Groves 1916	50.0	54.5	30.0	3.3
<i>Chara baltica</i> (Hartman) Bruzelius 1824	50.0	36.4	10.0	2.2
<i>Chondria capillaris</i> (Hudson) Wynne 1991	37.5	36.4	30.0	14.4
<i>Vaucheria dichotoma</i> (Linnaeus) Martius 1817	37.5	—	—	1.1
<i>Chondracanthus acicularis</i> (Roth) Fredericq 1993	12.5	9.1	—	1.1
<i>Ulva maeotica</i> (Proshkina-Lavrenko) Tsarenko 2011	25.0	18.2	—	1.1
Сопутствующие виды, частота встречаемости которых возрастает при увеличении плотности произрастания доминантных видов				
<i>Vertebrata reptabunda</i> (Suhr) Díaz-Tapia & Maggs 2017	25.0	9.1	45.0	43.3
<i>Cladophora albida</i> (Nees) Kützing 1843	12.5	18.2	45.0	35.6
<i>Ruppia maritima</i> Linnaeus 1753	12.5	9.1	40.0	48.9
Сопутствующие виды, встречающиеся редко или единично				
<i>Acrochaetium</i> sp.	12.5	—	—	—
<i>Stilophora tenella</i> (Esper) Silva 1996	12.5	9.1	—	—
<i>Stuckenia pectinata</i> (Linnaeus) Börner, 1912	—	18.2	—	—
<i>Gracilariopsis longissimi</i> (Gmelin) Steentoft, Irvine & Farnham 1995	—	9.1	—	—
<i>Lophosiphonia obscura</i> (C. Agardh) Falkenberg 1897	—	5.0	1.1	—
<i>Chaetomorpha aerea</i> (Dillwyn) Kützing 1849	—	27.3	—	1.1
<i>Cladophora vadorum</i> (Areschoug) Kützing 1849	—	—	5.0	—
<i>Dasya apiculata</i> (C. Agardh) J. Agardh 1863	—	—	5.0	—
<i>Cladophora dalmatica</i> Kützing 1843	—	—	5.0	—
<i>Ulva rigida</i> C. Agardh 1823	—	—	5.0	—
<i>Pterothamnion plumula</i> (Ellis) Nägeli 1855	—	—	—	2.2
<i>Polysiphonia</i> sp.	—	—	—	1.1
<i>Florideophyceae</i> indet.	—	—	—	1.1
<i>Ceramium virgatum</i> Roth 1797	—	—	—	1.1
<i>Hypnea musciformis</i> (Wulfen) Lamouroux 1813 (?)	—	—	—	1.1

Примечание: “—” — вид в пробах не обнаружен.

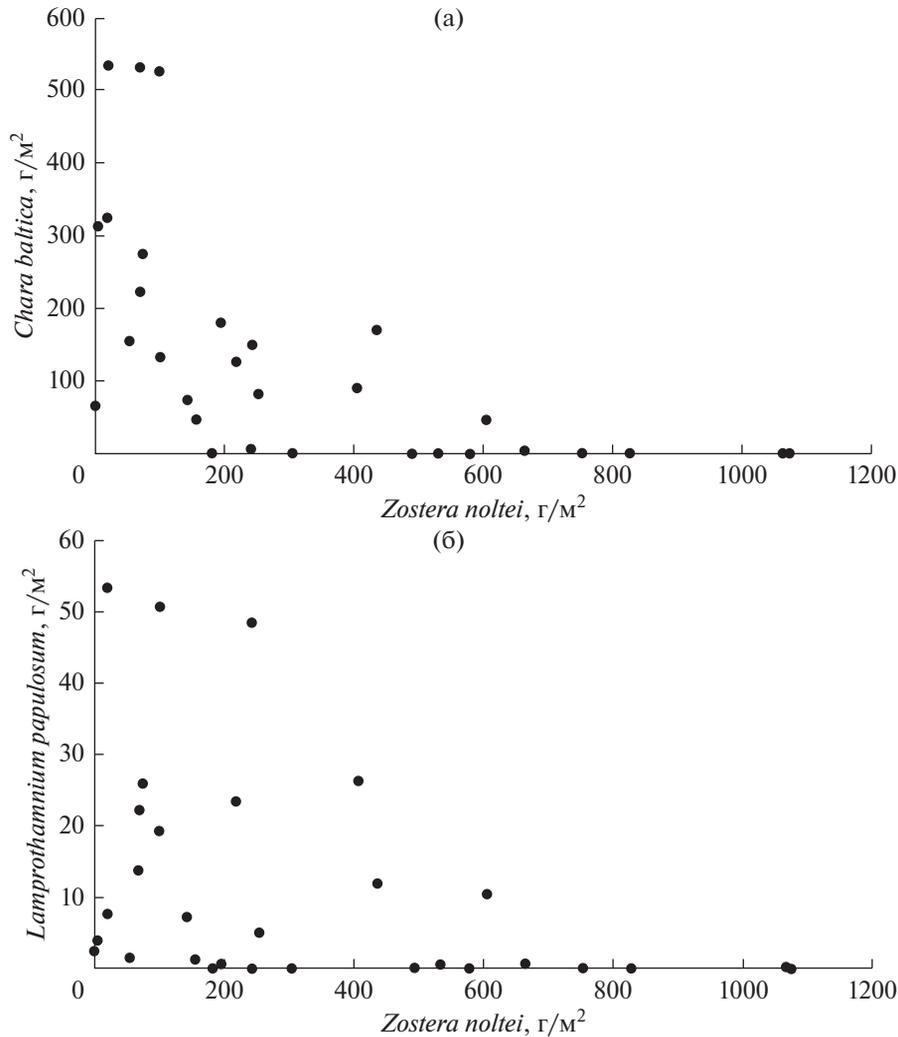


Рис. 3. Влияние биомассы *Zostera noltei* на биомассу харовых водорослей *Chara baltica* (а) и *Lamprothamnium papulosum* (б) на глубине 0.5 м у пос. Сенной Таманского залива.

группах, характеризовались в среднем более низким видовым богатством, чем сообщества с относительно низкой D , но связь между этими параметрами слабая.

Воздействие зостер на сообщества макрофитобентоса в районе исследований на площадках размером 0.25 м^2 можно объяснить на основе теории энергетики видов (Wright, 1983). Доминанты преимущественно неизбирательно вытесняют сопутствующие виды, большинство которых потенциально может произрастать в сообществах с любым участием зостер. Этот вывод подтвержден и результатами сравнения групп проб с разной степенью доминирования *Z. marina* и *Z. noltei*, но с приблизительно равной суммарной биомассой сопутствующих видов. Участки растительных сообществ с разной степенью доминирования на площадках, включавших примерно равную сум-

марную биомассу сопутствующих видов, содержали приблизительно равное число таких видов.

Только для 27% видов макроводорослей встречаемость зависела от плотности произрастания *Z. marina* и *Z. noltei*. Разреженные заросли зостер предпочитали 18% видов, большинство из которых характеризуется ограниченным ареалом, поэтому рост доминирования зостер может представлять для них определенную опасность, и лишь у 9% сопутствующих видов макрофитов встречаемость увеличивалась синхронно с таковой зостер.

Степень доминирования *Z. marina* и *Z. noltei* не оказывала существенного влияния на показатель дифференцированности распределения видов (β -разнообразие) макрофитобентоса Таманского залива Азовского моря.

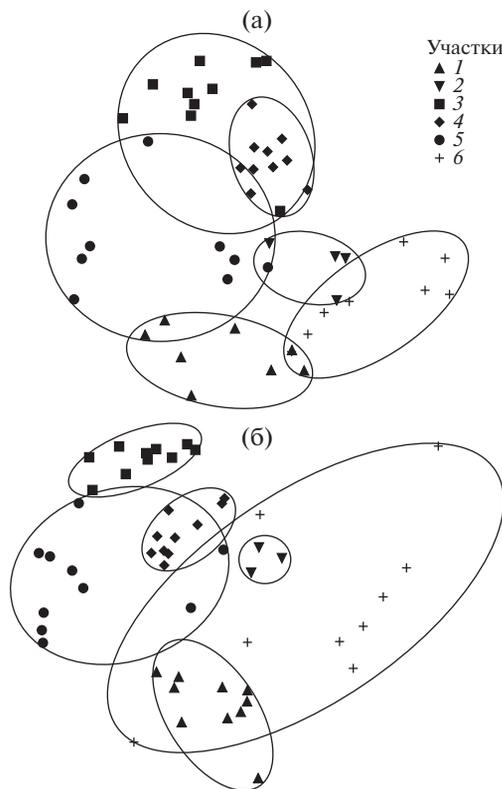


Рис. 4. MDS-ординация проб фитобентоса с высокой (а) и низкой (б) степенью доминирования зостер. Ординацию проводили на основе данных о присутствии/отсутствии видов в пробе. Уровень сходства выделенных групп 55%.

В ранее опубликованных работах приведены аргументы как в пользу, так и против того, что доминирующие виды способны оказывать влияние на видовое богатство не только малых, но и крупных участков растительного покрова (Powell et al., 2011, 2013; Stohlgren, Rejmánek, 2014; Акатов и др., 2020). Однако полезная информация по этой теме ограничена, так как в качестве объектов изучения в основном использовали чужеродные доминанты и/или наземные растительные сообщества, наиболее часто подвергающиеся заселению чужеродными видами. В частности, в обзорах, посвященных воздействию на видовое богатство растительных сообществ инородных доминантов (Powell et al., 2011; Stohlgren, Rejmánek, 2014), показано, что инвазии часто снижают видовое богатство на небольших участках растительных сообществ, однако они редко приводят к региональному вымиранию видов.

Информации о влиянии доминирования морских макрофитов (водорослей и высших растений) на другие виды еще меньше. Наиболее известный пример — инвазия в Средиземное море зеленых водорослей *Caulerpa taxifolia* (Vahl)

C. Agardh 1817 и *C. racemosa* (Forsskål) J. Agardh 1873, эффективно вытесняющих аборигенные виды макрофитов, в частности *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile 1813 (Ruitton et al., 2005; Montefalcone et al., 2007). Механизмы, с помощью которых это происходит, связаны как с конкуренцией, так и аллелопатией (Meinesz, 2002; Raniello et al., 2007).

Популяции крупной многолетней водоросли *Egregia menziesii* (Turner) Areschoug 1876 на побережье центральной Калифорнии (северо-восточная часть Тихого океана) оказывают локально положительное воздействие на сопутствующие виды макрофитобентоса в менее жестких условиях воздействия волн, а локально негативное — в более стрессовых условиях (Hughes, 2010). На примере сообществ *Z. marina* в Балтийском море показано, что сопутствующие виды не оказывали влияния на рост зостеры; в свою очередь, присутствие зостеры приводило к увеличению биомассы *Potamogeton perfoliatus* Linnaeus 1753 (Salo et al., 2009).

На базе полевых наблюдений в районе п-ва Абрау (Чёрное море) исследовано влияние наиболее распространенных и крупных бурых водорослей Чёрного моря *Cystoseira* s. lat. на видовое богатство и биомассу макрофитобентоса, а также на биомассу и встречаемость сопутствующих видов макроводорослей разных экологических групп (эпилитов и эпифитов). Обнаружено, что изменение биомассы цистозир в сообществах в 2–4 раза, не связанное со значительным изменением качества среды, в целом не оказывало существенного влияния на их видовое и ценогическое разнообразие, однако приводило к разнонаправленному изменению биомассы и встречаемости многих видов макроводорослей. При этом негативная реакция фитоценозов на снижение биомассы *Cystoseira* s. lat. сильнее проявляется на больших глубинах (Афанасьев, Акатов, 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сообщества макрофитобентоса с высокой степенью доминирования *Zostera marina* и *Z. noltei* характеризуются более низкой биомассой сопутствующих видов и меньшим видовым богатством. Воздействие *Z. marina* и *Z. noltei* на сообщества макрофитобентоса можно объяснить на основе гипотезы “species-energy”, согласно которой доминанты вытесняют сопутствующие виды преимущественно неизбирательно и большинство из них потенциально может произрастать в сообществах с любой степенью доминирования зостер. Лишь шесть видов макрофитов избирательно вытесняются зостерами, в их числе топические конкуренты зостер — харовые водоросли *Lamprothamnium papulosum*, *Chara baltica*, зеленая водоросль-

эндемик *Ulva maeotica* и желто-зеленая *Vaucheria dichotoma*. Благодаря преимущественно неизбирательному вытеснению сопутствующих видов макрофитов степень доминирования *Z. marina* и *Z. noltei* не оказывает существенного влияния на показатель дифференцированности распределения видов (β -разнообразие) макрофитобентоса Таманского залива Азовского моря.

Таким образом, полученные в настоящем исследовании данные существенно дополняют имеющиеся представления о влиянии доминантов растительных сообществ на состав и ценолитическое разнообразие водных фитоценозов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты №№ 16-04-00228 и 20-04-00364).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акатов В.В., Акатова Т.В., Афанасьев Д.Ф. и др. Природа связи между степенью доминирования и видовым богатством в растительных сообществах разных типов: биологические или случайные процессы? // Экология. 2019а. № 5. С. 332–340.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г. Растительные сообщества суровых и благоприятных местобитаний: особенности организации, структура доминирования и ее связь с видовым богатством // Журн. общ. биол. 2019б. Т. 80. № 2. С. 145–160.
- Акатов В.В., Акатова Т.В., Чефранов С.Г. Воздействие *Solidago canadensis* L. на видовое разнообразие растительных сообществ в разном пространственном масштабе // Рос. журн. биол. инвазий. 2020. № 4. С. 2–13.
- Афанасьев Д.Ф., Акатов В.В. Влияние видов *Cystoseira sensu lato* (Fucales: Phaeorhysseae) на сообщества макрофитобентоса полуострова Абрау Чёрного моря // Океанология. 2021. Т. 61. № 2. С. 276–285.
- Афанасьев Д.Ф., Корпакова И.Г. Макрофитобентос российского Азово-Черноморья. Ростов-на-Дону: АзНИИРХ. 2008. 292 с.
- Зинова А.Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М.; Л.: Наука. 1967. 399 с.
- Онищенко В.Г. Функциональная фитоценология: синэкология растений. М.: Красанд. 2013. 640 с.
- Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ. 1983. 296 с.
- Berger W.H., Parker F.L. Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments // Science. 1970. V. 168. P. 1345–1347.
- Ellison A.M. Foundation Species, non-trophic interactions, and the value of being common // Science. 2019. V. 13. P. 254–268.
- Green seaweeds of Britain and Ireland. London: Br. Phycol. Soc. 2007. 242 p.
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide Electronic Publication. Natl. Univ. Irel. Galway. 2021. URL: <http://www.algaebase.org>.
- Hammer Ø. Paleontological Statistics, Version 2.17. Reference Manual. Oslo: Natural History Museum, Univ. Oslo. 2012. 229 p.
- Hillebrand H., Bennett D.M., Cadotte M.W. Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes // Ecology (Ecol. Soc. Am.). 2008. V. 89. № 6. P. 1510–1520.
- Hughes B.B. Variable effects of a kelp foundation species on rocky intertidal diversity and species interactions in central California // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2010. V. 393. P. 90–99.
- Meinesz A. Killer Algae. A True Tale of a Biological Invasion. Chicago, USA: Univ. Chicago Press. 2002. 378 p.
- Minicheva G.G., Afanasyev D.F., Kurakin A.B. Black Sea Monitoring Guidelines: Macrophytobenthos. Istanbul: BSC. 2014. 24 p.
- Montefalcone M., Morri C., Peirano A. et al. Substitution and phase shift within the *Posidonia oceanica* seagrass meadows of NW Mediterranean Sea // Estuarine, Coastal Shelf Sci. 2007. V. 75. P. 63–71.
- Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M. A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales // Am. J. Bot. 2011. V. 98. № 3. P. 539–548.
- Powell K.I., Chase J.M., Knight T.M. Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships // Science. 2013. V. 339. P. 316–318.
- Raniello R., Mollo E., Lorenti M. et al. Phytotoxic activity of caulerpenyne from the Mediterranean invasive variety of *Caulerpa racemosa*: a potential allelochemical // Biol. Invasions. 2007. V. 9. № 4. P. 361–368.
- Ruitton S., Javel F., Culioli J.M. et al. First assessment of the *Caulerpa racemosa* (Caulerpaceae, Chlorophyta) invasion along the French Mediterranean coast // Mar. Pollut. Bull. 2005. V. 50. № 10. P. 1061–1068.
- Salo T., Gustafsson C., Boström C. Effects of plant diversity on primary production and species interactions in brackish water angiosperm communities // Mar. Ecol.: Prog. Ser. 2009. V. 296. P. 261–272.
- Srivastava D.S., Lawton J.H. Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities // Am. Nat. 1998. V. 152. P. 510–529.
- Stohlgren T.J., Rejmánek M. No universal scale-dependent impacts of invasive species on native plant species richness // Biol. Lett. (London, U.K.). 2014. V. 10. P. 9–39.
- Templado J. Future trends of Mediterranean biodiversity // The Mediterranean Sea: Its History and Present Challenges. Netherlands: Springer. 2014. P. 479–498.
- Wright D.H. Species-energy theory: an extension of species-area theory // Oikos. 1983. V. 41. P. 496–506.

Impact of *Zostera marina* Linnaeus, 1753 and *Zostera noltei* Hornemann, 1832 (Alismatales: Monocots) on the Species Richness and Coenotic Diversity of the Macrophytobentos of the Taman Bay of the Sea of Azov

D. F. Afanasyev^{a, b}, E. G. Sushkova^a, and V. V. Akatov^c

^a*Azov-Black Sea Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, ("AzNIIRKH"), Rostov-on-Don 344002, Russia*

^b*Don State Technical University, Rostov-on-Don 344000, Russia*

^c*Maikop State Technological University, Maikop 385000, Russia*

Analysis of data on processing samples of makrophytobenthos was used to determine the species richness and composition of *Zostera marina* and *Z. noltei* communities in the Taman Bay of the Sea of Azov. The study has shown a weak statistically significant relationship between the degree of dominance of these species and the species richness of communities on an area of 0.25 m²; this relationship can be explained by the 'species-energy' theory. If the total biomass of associated species in homogeneous areas was approximately the same, then the number of associated species growing in large areas in communities with a high degree of *Z. marina* and *Z. noltei* dominance was no less than in small areas with a low degree of *Zostera* dominance. The similarity (difference) of the species composition of communities with a high and a low degree of *Z. marina* and *Z. noltei* dominance was approximately the same. The occurrence of most macroalgal species almost did not depend on the density of *Zostera* thickets, and only for a few species, such as charophytes *Lamprothamnium papulosum* and *Chara baltica*, endemic green algae *Ulva maotica* and yellow-green algae *Vaucheria dichotoma* an increase in the degree of *Zostera* dominance could represent a certain danger.

Keywords: Zostera marina, Zostera noltei, degree of dominance, species richness, theory of species energy, phytobenthos, Taman Bay, Sea of Azov

УДК 571.645(210.5):504.7.06

**МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВА
PHYLLOSPADIX IWATENSIS MAKINO, 1931 (ALISMATALES: ZOSTERACEAE)
НА ЛИТОРАЛИ БУХТЫ КРАБОВАЯ
(ОСТРОВ ШИКОТАН, КУРИЛЬСКИЕ ОСТРОВА)**

© 2022 г. А. П. Цурпало¹, *, Л. И. Сабитова¹, М. Б. Иванова¹

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

*e-mail: tsurpalo@mail.ru

Поступила в редакцию 30.06.2021 г.

После доработки 16.12.2021 г.

Принята к публикации 27.01.2022 г.

По материалам экспедиций 1987, 1997 и 2013 гг., дополненным литературными данными 1949, 1955 и 1963 гг., описаны многолетние изменения структуры сообщества *Phyllospadix iwatensis* на литорали б. Крабовая (о-в Шикотан, Курильские острова) под влиянием природных и антропогенных факторов. В течение периода исследований в сообществе наряду с *Ph. iwatensis* всегда присутствовали губка *Halichondria panicea*, сипункулида *Phascolosoma agassizii*, изопода *Idotea ochotensis*, рак-отшельник *Pagurus middendorffii*, а также брюхоногие моллюски *Buccinum percrassum*, *Nucella heyseana* и *Littorina siikana*. Органическое загрязнение бухты привело к увеличению числа сопутствующих видов и плотности их поселения, но к уменьшению доли биомассы доминантного вида. После землетрясения и тектонического опускания острова отмечено снижение видового богатства и увеличение доли биомассы доминантного вида в сообществе. Увеличение общей биомассы сообщества происходило в течение всего периода исследований. Степень изменения экологического состояния сообщества филлоспадикса на литорали б. Крабовая оценена методом сравнения кумулятивных кривых численность/биомасса.

Ключевые слова: сообщество *Phyllospadix iwatensis*, многолетние изменения, структура сообщества, литораль, б. Крабовая, о-в Шикотан, Курильские острова, кривые доминирования биомассы и численности (ABC-метод)

DOI: 10.31857/S0134347522030093

Сообщества морских трав широко распространены в прибрежной зоне Мирового океана. Род *Phyllospadix*, включающий 5 видов, отмечен в умеренных водах северной Пацифики. Вдоль западного побережья Канады и США обитают *Ph. scouleri* W.J. Hooker, 1838, *Ph. serrulatus* Ruprecht ex Ascherson, 1868 и *Ph. torreyi* S. Watson, 1879; *Ph. japonicus* Makino, 1897 и *Ph. iwatensis* Makino, 1931 распространены вдоль восточного побережья Азии (Den Hartog, Kuo, 2006). В акватории российского Дальнего Востока сообщество *Ph. iwatensis* встречается в низкобореальных водах (прибрежные воды южного Сахалина, южных Курильских островов, Приморского края и Хабаровского края) и является одним из самых устойчивых климаксных поясообразующих сообществ, богатых по видовому составу (Кусакин, 1994; Иванова, Цурпало, 2017).

Многолетние исследования изменения структуры литоральных сообществ особенно актуаль-

ны в связи с усилением антропогенной нагрузки на морские экосистемы и с сокращением их биоразнообразия. Структура сообществ может изменяться как под воздействием естественных факторов среды (сезонные и годовые флуктуации температуры, солёности и увлажнения, воздействие тектонических сдвигов и т.д.), так и в результате деятельности человека (загрязнение, промысел, морское гидростроительство и т.д.) (Гульбин и др., 2003; McGary, 2005; Meena et al., 2019, и др.).

В течение многих лет в б. Крабовая (о-в Шикотан, Курильские острова) происходило прогрессирующее загрязнение акватории отходами рыбообрабатывающего производства. Первые исследования, проведенные в 1949 г., показали незначительное загрязнение средней части бухты (Кусакин, 1958а, 1958б), которое возрастало (Кусакин, 1978) и достигло максимума к 1987 г., когда в результате деятельности крупного рыбокомби-

ната, расположенного в кутовой части бухты, плавающие органические отходы достигали входных мысов, где быстро устранялись прибоем и течениями (Кусакин и др., 1999б; Цурпало, 2016). Необходимо отметить, что до 1963 г. сообщество *Ph. iwatensis* встречалось не только на входных мысах, но и на мысах в средней части б. Крабовая, где впоследствии оно исчезло из-за загрязнения (Иванова, Цурпало, 2017).

Из природных факторов наиболее сильное воздействие на литоральные сообщества оказало землетрясение 1994 г., в результате которого произошло общее тектоническое погружение о-ва Шикотан на 0.5–0.7 м (Ивашенко и др., 1996). На острове произошли обвалы, образовались многочисленные осыпи, богато населенные скалистые платформы почти полностью погрузились ниже 0 глубин, площадь литорали на мысах значительно уменьшилась. Известно, что гетерогенность и стабильность субстрата определяют характеристики бентосных сообществ, а нестабильность оказывает на них негативное влияние (Duan et al., 2007a, 2007b; Vlôcher et al., 2020). Если учесть, что величина прилива и, следовательно, протяженность по вертикали литоральной зоны на о-ве Шикотан составляет около 1.5 м, то резкое погружение берега на 0.6 м, когда 40% литорали оказалось ниже 0 глубин, можно считать катастрофическим для многих литоральных сообществ (Кусакин, 1994; Кусакин, Цурпало, 1999). Землетрясение привело к разрушению рыбоперерабатывающего комплекса острова более чем на 80% (<https://ostrovnoy.ru>). Частичное самоочищение литоральной зоны от многолетних органических отложений, произошедшее в б. Крабовая, предоставило уникальную возможность для изучения изменений структуры литоральных сообществ. Однако уже к 1997 г. рыбокомбинат был восстановлен, и вновь было отмечено загрязнение литоральной зоны (Латышев и др., 1999; Малиновская, 1999). В настоящее время на рыбокомбинате “Островной” по-прежнему перерабатываются морские биоресурсы (<https://sakhalin.info/>).

Многолетние изменения литорального макробентоса б. Крабовая в условиях разной степени органического загрязнения и неполное восстановление сообществ литорали после опускания берега в результате землетрясения в 1994 г. частично изучены ранее (Кусакин и др., 1999а, 1999б; Кусакин, Цурпало, 1999). Однако в этих исследованиях структуру сообщества филлоспадикса как индикатора состояния окружающей среды подробно не рассматривали. К тому же в настоящее время имевшиеся сведения дополнены результатами, полученными в экспедиции на о-в Шикотан в 2013 г.

Цель данного исследования – на основе собственных и литературных сведений проанализи-

ровать многолетнюю динамику структуры сообщества *Ph. iwatensis* в б. Крабовая и оценить воздействие природных и антропогенных факторов на состояние этого сообщества.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Бухта Крабовая (о-в Шикотан, Курильские острова) находится на северо-западном побережье острова, вдается в него примерно на 3 км и открывается в Южно-Курильский пролив узким горлом (рис. 1). На входных мысах летом температура воды изменяется от 6.2 до 11.4°C, соленость в среднем составляет 33.7‰ (Кусакин, 1978).

Зона литорали ограничена самым высоким и самым низким уровнями воды, обусловленными астрономическими причинами; высота приливотливной зоны в б. Крабовая составляет 1.47 м, приливы относятся к неправильным полусуточным (Лоция..., 1984). Принцип Вайана в некоторой модификации вполне применим для литорали с неправильными полусуточными приливами (Ушаков, 1951; Кусакин, 1961). Верхний горизонт литорали большую часть времени остается над водой, так как в период квадратурных приливов он не покрывается водой. Нижний горизонт литорали большую часть времени находится под водой и обнажается лишь в период больших (сизигийных) отливов. Средний горизонт характеризуется периодическим ежедневным погружением и осыханием.

Заросли *Phyllospadix iwatensis* располагаются на скалистом субстрате в нижнем горизонте литорали. В отличие от zostеры, которая предпочитает рыхлые субстраты, филлоспадикс растет как на горизонтальных, так и на вертикальных поверхностях, прикрепляясь к скалам корневищами. На Курильских островах на нижней границе распространения филлоспадикс конкурирует за место с бурыми водорослями родов *Alaria*, *Saccharina* и *Arthrothamnus*.

Материалом для работы послужили сборы, выполненные во время экспедиций Института биологии моря (ныне ННЦМБ ДВО РАН) в июле–августе 1987, 1997 и 2013 гг. на литорали б. Крабовая. Гидробиологическую съемку выполняли на тех же участках, что и в 1949 (август–сентябрь), 1955 (март–май) и 1963 (июль) гг. (Кусакин, 1958а, 1958б, 1961, 1978): участок 1 – южный входной мыс, 43°49'53.59" N, 146°43'28.40" E; участок 2 – северный входной мыс, 43°50'09.22" N, 146°43'18.28" E (рис. 1).

Материал собирали во время сизигийных отливов по общепринятой методике хронологических исследований на литорали (Кусакин и др., 1974), что позволило сравнить полученные в разные годы данные и считать их репрезентативными. На литорали предварительно визуально оце-

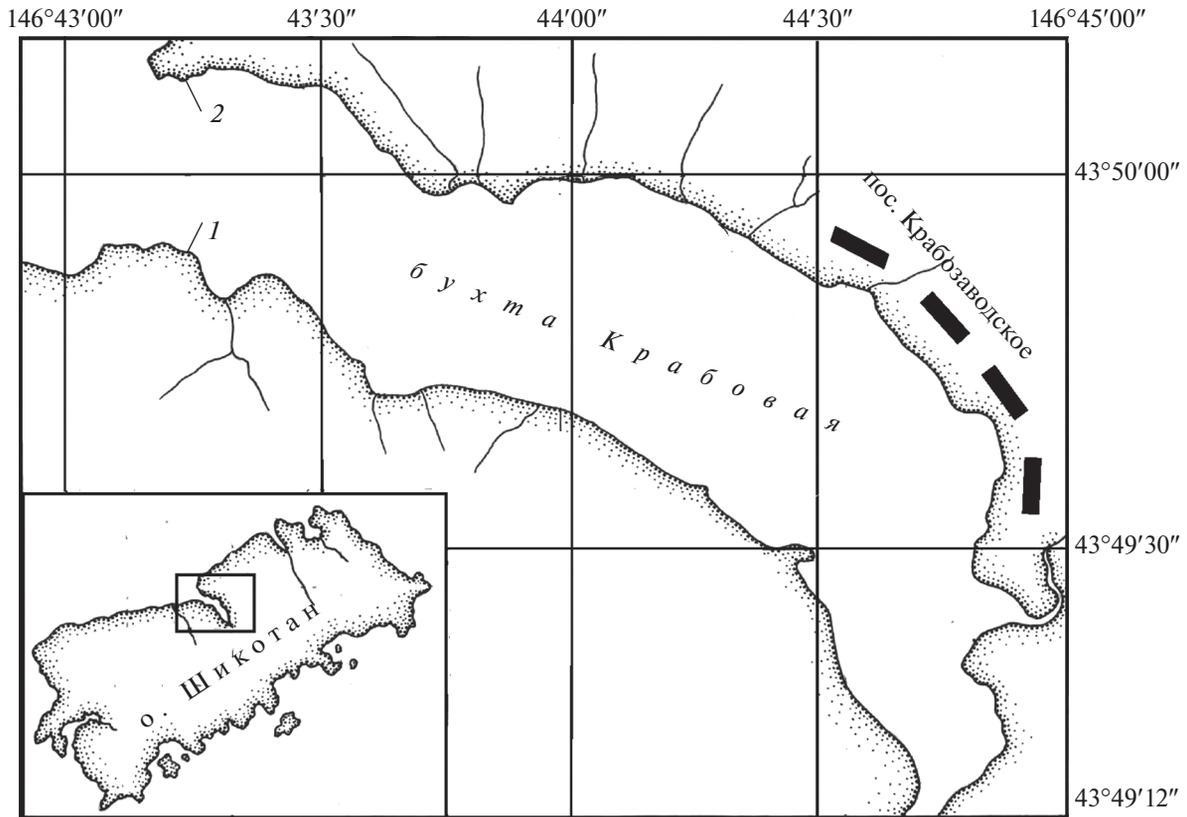


Рис. 1. Район исследований. 1, 2 – участки, на которых выполняли гидробиологические разрезы на литорали б. Крабовая (о-в Шикотан) в 1949, 1955, 1963, 1987, 1997 и 2013 гг.

нивали распределение сообщества, выбирали наиболее характерные участки при 100% покрытии филлоспадиксом. Пробные площадки ограничивали металлическими рамками площадью 250, 500 или 10000 см². Собранные пробы разбирали, организмы подсчитывали и, обсушив на фильтровальной бумаге, взвешивали на аптекарских весах с точностью до 10 мг. Полученные данные экстраполировали на 1 м². Коллекции фиксировали 75% спиртом или 4% формалином. В 1987, 1997 и 2013 гг. было собрано 13 проб макробентоса в сообществе филлоспадикса.

Для выявления сходства видового состава сообщества *Ph. iwatensis* проведен кластерный анализ, основанный на индексе ценотического сходства Брея–Кертиса для качественных данных (присутствие/отсутствие видов). Экологическое состояние сообщества оценивали методом сравнения кумулятивных кривых численности и биомассы (Abundance/Biomass Comparisons или ABC-метод) (Warwick, 1986). Для оценки величины и знака ABC-эффекта использовали *W*-статистику:

$$W = \sum_{i=1}^S \frac{(B_{ci} - N_{ci})}{50(S-1)},$$

где B_{ci} и N_{ci} – накопленные относительные значения биомассы и численности для i -го по рангу вида, S – число видов. Положительные значения W служат признаком устойчиво развивающегося сообщества, тогда как отрицательные свидетельствуют о наличии негативного воздействия. Видовое разнообразие оценивали с помощью индекса Шеннона–Винера (H'):

$$H' = -\sum P_i \times \log_2(P_i),$$

где P_i – доля особей i -вида.

Кроме собственных данных в анализ включены сведения о составе сообщества *Ph. iwatensis* в б. Крабовая в 1949, 1955 и 1963 гг., приведенные в работах О.Г. Кусакина (1958а, 1958б, 1961, 1978). Все расчеты выполнены в пакете статистических программ PRIMER v.6 (Clarke, 1990; Warwick, Clarke, 1994; UNEP, 1995; Clarke, Gorley, 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ

За период исследований (1949–2013 гг.) в сообществе *Phyllospadix iwatensis* на входных мысах в приливо-отливной зоне б. Крабовая, обнаружено 149 видов макробентоса. Наряду с *Ph. iwatensis* на протяжении всех лет в сборах встречались губка *Halichondria panicea*, сипункулида *Phascolosoma*

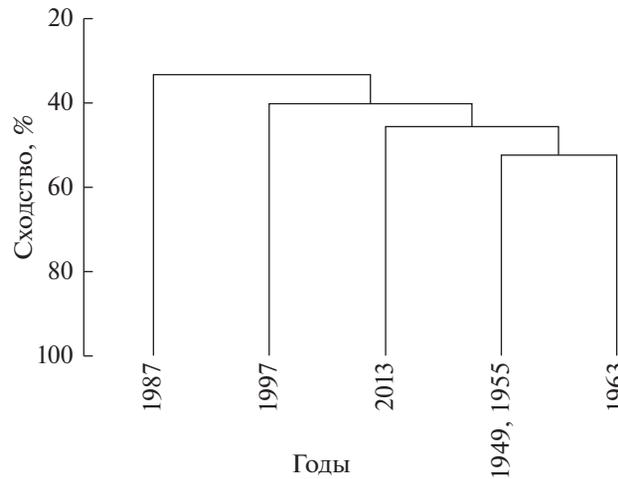


Рис. 2. Дендрограмма сходства видового состава в сообществе *Phyllospadix iwatensis* на литорали б. Крабовая (о-в Шикотан) в разные годы по результатам кластерного анализа (индекс ценотического сходства Брея–Кертиса).

agassizii, равноногий рак *Idotea ochotensis*, рак-отшельник *Pagurus middendorffii* и брюхоногие моллюски *Buccinum percrassum*, *Nucella heyseana* и *Littorina sitkana*. Еще 15 видов животных и растений отмечены в 80% случаев: известковая красная водоросль *Corallina pilulifera*, брюхоногие моллюски *Nucella freycineti*, *Falsicingula kurilensis* и *Epheria turrita*, двустворчатый моллюск *Turtonia minuta*, десятиногие раки *Dermaturus mandtii* и *Telmessus cheiragonus*, актиния *Cnidopus japonicus*, голотурия *Eupentacta fraudatrix*, а также многощетинковые черви *Nereis multignatha*, *Naineris jacutica*, *Cirratulus cirratus*, *Lumbrineris inflata*, *Nereis vexillosa* и *Capitella capitata*.

Максимальное число видов в сообществе (73) отмечено в первые годы исследований (1949, 1955), в 1963 г. оно уменьшилось до 49 видов (Кусакин, 1978), но к 1987 г. возросло до 70. В 1997 г. число видов в сообществе снова резко сократилось до 28, а в 2013 г. вновь возросло до 54.

Согласно проведенному кластерному анализу, сообщество филлоспадикса в ранние годы исследований (1949, 1955, 1963) обладало высоким сходством видового состава, поэтому объединено в один кластер (уровень сходства 52.5%); отмечено относительно высокое сходство (45.7%) указанного кластера с составом сообщества в 2013 г. (рис. 2). Видовой состав сообщества в 1987 г. (при максимальном загрязнении бухты) и в 1997 г. (после землетрясения) наиболее заметно отличается от объединенного кластера 1949, 1955, 1963 гг. и последнего года исследований (рис. 2).

Первые количественные данные, полученные в 1963 г., показали, что биомасса сообщества *Ph. iwatensis* на входных мысах в среднем составляла 3833.6 ± 1980.8 г/м². В 1987 г. она была равна 5883.9 ± 5424.1 г/м², в 1997 г. (на участке 1) —

7746.8 г/м² и в 2013 г. — 10274.2 ± 3334.5 г/м² (рис. 3), т.е. биомасса сообщества постоянно увеличивалась. Структура сообщества на обоих участках в течение всего периода наблюдений претерпевала сходные изменения. В 1963 г. доля доминантного вида *Ph. iwatensis* в среднем составляла 94% от общей биомассы сообщества, при эвтрофикации она уменьшилась до 64% (1987 г.) и при формировании сообщества после землетрясения увеличилась от 77% (1997 г.) до 80.5% (2013 г.), приближаясь к значениям 1963 г.

В 1987 г. в общей биомассе сообщества филлоспадикса в верхней части пояса была велика доля усонного рака *Chthamalus dalli* (11%), в нижней — бурых водорослей *Saccharina angustata* (15%) и *Arthrothamnus bifidus* (6%). В 1997 и в 2013 гг. отмечен значительный вклад полихеты *N. jacutica* — 14 и 8% соответственно. В 2013 г. заметной была доля полихеты *Pseudopotamilla ocellata* (5%) и молоди морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (3%).

Показатели плотности поселения (численности) ряда сопутствующих видов животных в сообществе филлоспадикса существенно варьировали на протяжении всего периода исследований (см. табл. 1). Кроме того, для некоторых видов отмечены высокие значения плотности в отдельные годы. Так, в 1963 г. довольно высокой была численность полихеты *Bispira polymorpha* (200 экз./м²) и молоди морского ежа *S. intermedius* (70 экз./м²); в 1987 г. наблюдалась высокая численность усонного рака *Chthamalus dalli* (34 200 экз./м²), рака-отшельника *P. middendorffii* (100 экз./м²) и брюхоножного моллюска *B. percrassum* (300 экз./м²). Численность многощетинкового червя *Naineris jacutica*, в 1997 г. составлявшая 6160 экз./м², в 2013 г. достигла 9920 ± 776 экз./м². В 1997 г. многочисленными были гастропода *Margarites pilsbryi* (880 экз./м²),

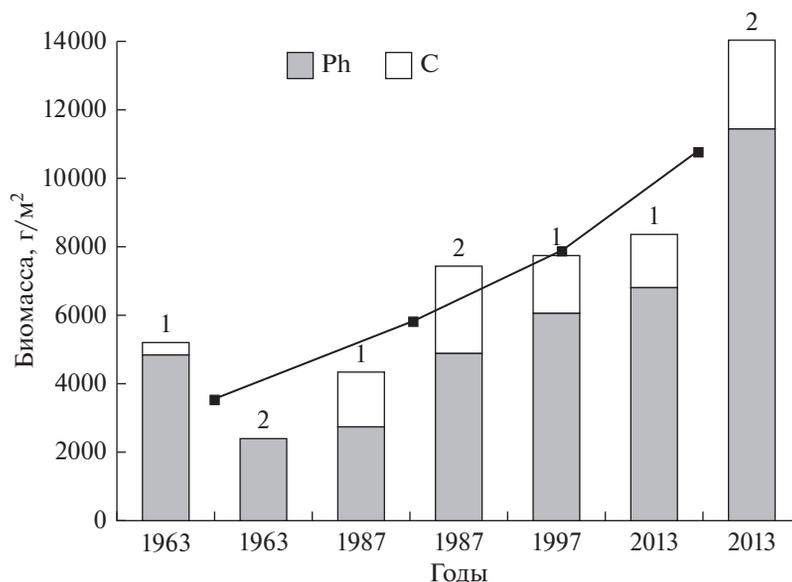


Рис. 3. Структура сообщества *Phyllospadix iwatensis* (Ph – филлоспадикс, С – сопутствующие виды) на участках 1 и 2 литорали б. Крабовая (о-в Шикотан). Линия показывает средние значения биомассы сообщества для обоих участков.

полихета *Nereis vexillosa* (320 экз./м²) и двустворчатый моллюск *Protothaca euglypta* (100 экз./м²). В 2013 г. заметной численности достигали брюхоногий моллюск *Margarites helacinus* – 740 ± 85 экз./м², а также полихеты *Branchiomaldane simplex* (1140 экз./м²) и *Cirratulus cirratus* (2820 ± 594 экз./м²).

На входных мысах высокие значения численности многих сопутствующих видов зарегистрированы при значительном загрязнении кутовой

части бухты. Например, в 1963 г., когда загрязнение было незначительным, численность *T. minuta* составляла 30 экз./м², по мере увеличения загрязнения бухты к 1987 г. она возросла до 80150 ± 112925 экз./м² (см. табл. 1). Еще один показательный пример – численность *L. sitkana*, которая в 1963 г. не превышала 10 экз./м², а в 1987 г. достигла 2680 ± 2727 экз./м². В 1997 г. после землетрясения плотность поселения многих видов

Таблица 1. Плотность поселения (численность) (экз./м²) некоторых сопутствующих видов в сообществе *Phyllospadix iwatensis*

Вид	Таксономическая группа	1963 г.	1987 г.	1997 г.	2013 г.
<i>Littorina sitkana</i>	Ga	10	2680 ± 2727	20	100 ± 85
<i>Idotea ochotensis</i>	Is	30 ± 14	380 ± 429	120	967 ± 1312
<i>Nucella heyseana</i>	Ga	10	300 ± 434	80	153 ± 214
<i>Phascolosoma agassizii</i>	Si	20	260 ± 339	80	153 ± 145
<i>Turtonia minuta</i>	Bi	30	80150 ± 112925	–	100 ± 28
<i>Buccinum percrassum</i>	Ga	–	300	20	40 ± 0
<i>Falsicingula kurilensis</i>	Ga	–	3587 ± 4033	–	160 ± 208
<i>Cliamenella fraudatrix</i>	Is	–	1390 ± 1711	–	27 ± 12
<i>Nereis multignatha</i>	Po	140	1320 ± 396	–	993 ± 751

Примечание: “–” – вид в количественной пробе не обнаружен; Ga – Gastropoda, Bi – Bivalvia, Is – Isopoda, Si – Sipuncula, Po – Polychaeta.

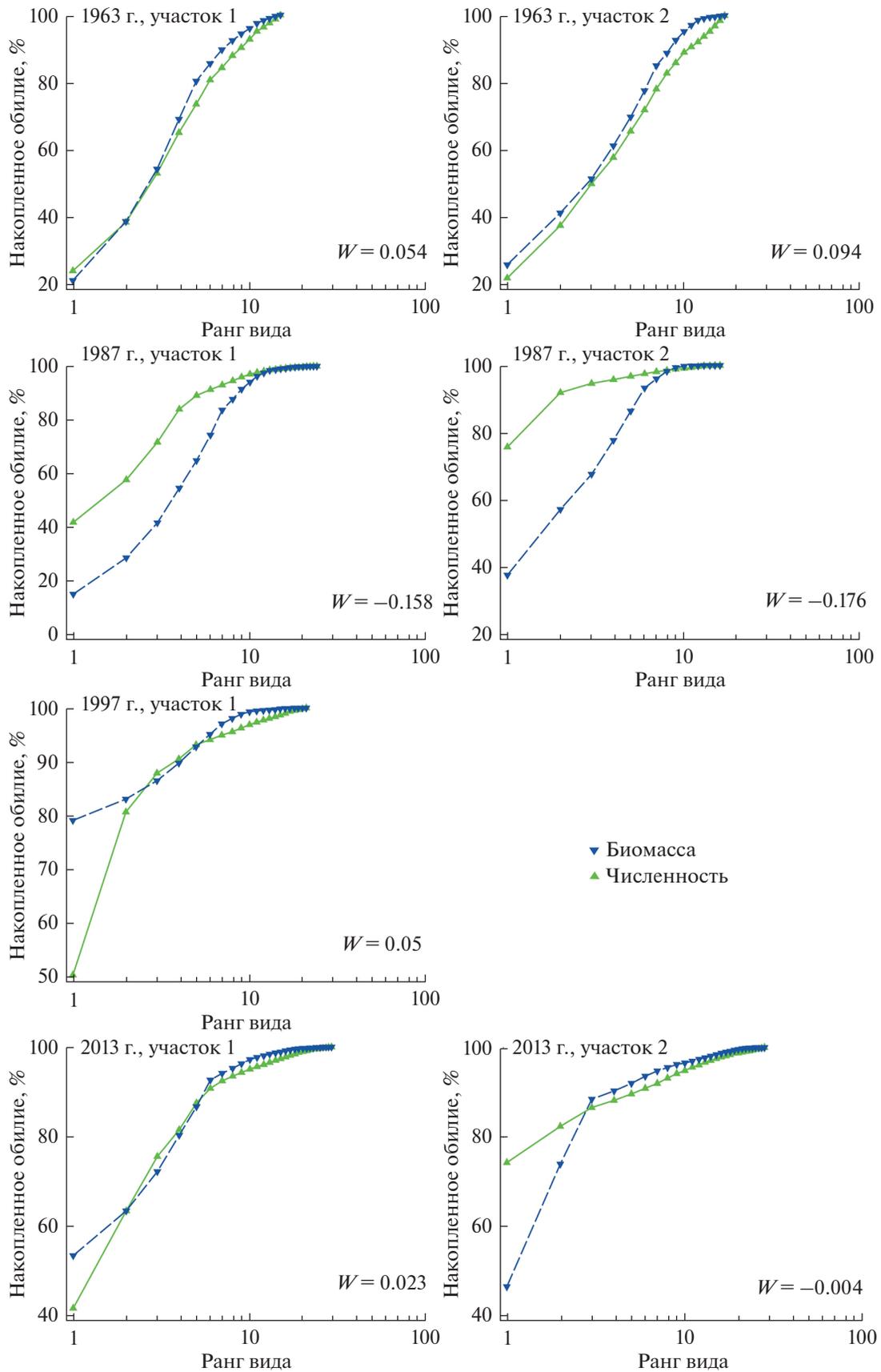


Рис. 4. ABC-диаграммы для сообщества *Phyllospadix iwatensis* на двух участках литорали б. Крабовая (о-в Шикотан) в разные годы исследований.

резко сократилась, однако к 2013 г. увеличилась (см. табл. 1).

Результаты АВС-анализа показали, что для обобщенных данных по каждому из участков кумулятивная кривая относительной биомассы в 1963, 1997 и 2013 г. лежит выше кумулятивной кривой численности (рис. 4) в отличие от кривых 1987 г., когда индекс W принимает отрицательные значения (-0.158 ; -0.176).

ОБСУЖДЕНИЕ

Всего на литорали б. Крабовая выделено 39 сообществ макробентоса (Цурпало, 2009), для каждого из них характерен свой доминантный вид. Сложность рельефа в приливно-отливной зоне, особенно на скалисто-каменистых платформах, приводит к тому, что даже в пределах одного острова в составе одного и того же сообщества (группировки) часто не бывает общих видов, кроме 2–3 наиболее обычных (Кусакин, 1969). Среди представителей макробентоса, отмеченных в сообществе *Phyllospadix iwatensis* в течение всего периода исследований, виды *Ph. iwatensis*, *Idotea ochotensis*, *Pagurus middendorffii*, *Littorina sitkana* и *Nucella heuseana* были общими и для сообщества филлоспадикса, описанного на других островах Малой Курильской гряды (о-ва Полонского, Анучина и Танфильева) по материалам экспедиции 1987 г. (Иванова, Цурпало, 2017). Кроме того, двусторчатый моллюск *Turtonia minuta* и красная водоросль *Corallina pilulifera*, входящие в состав сообщества филлоспадикса всех перечисленных островов Малой Курильской гряды (включая Шикотан), на входных мысах б. Крабовая не найдены только в 1997 г.

Видовое богатство. В первые годы исследований в сообществе *Ph. iwatensis* было отмечено 73 вида (Кусакин, 1958а, 1958б). В 1987 г. на фоне сильного загрязнения кутовой части бухты число видов на входных мысах в сообществе увеличилось по сравнению с таковым в 1963 г. в 1.4 раза. Это согласуется с мнением многих авторов, отмечавших, что при эвтрофикации акватории и переходе от олиготрофных условий к мезотрофным происходит увеличение общего числа видов в сообществах (Алимов, 1989; Lopez Garra et al., 1990; Ошурков, 2000, и др.). Дальнейшие изменения в сообществах могут происходить без увеличения видового богатства, часто при достижении высокой степени трофности наблюдается уменьшение общего числа видов (Ревков и др., 1999; Белогурова, Звягинцев, 2006; Мощенко, Белан, 2008). В целом степень эвтрофирования влияет на число видов в сообществе, наибольшее видовое богатство отмечается при “среднем” уровне загрязне-

ния, при крайних вариантах эвтрофикации оно уменьшается (Lopez Garra et al., 1990).

Результаты исследования показали, что после землетрясения в течение трех лет (1994–1997 гг.) сообщество филлоспадикса, формировавшееся на новом уровне литорали, постепенно насыщалось видами, число которых в 1997 г. достигло 28, а к 2013 г. увеличилось почти в 2 раза (54 вида).

По данным кластерного анализа видового состава сообщества, его сходство в ранние годы (1949–1963) и в последний год исследований может свидетельствовать о достижении сообществом *Ph. iwatensis* к 2013 г. климаксовой стадии. Это предположение подтверждается присутствием в сообществе помимо общих видов, отмеченных за весь период исследований, представителей макробентоса, которые встречались только в указанные годы (*Strongylocentrotus intermedius*, *Pugettia quadridens*, *Mitrella burchardi*, *Margarites helycinus* и *Protothaca euglypta*).

Значения индексов биоразнообразия Шеннона (H') для второстепенных видов изменялись от 1.7 (на участке 1 в 1997 г.) и 1.6 (на участке 2 в 2013 г.) для сообщества филлоспадикса, формирующегося на новом уровне литорали после землетрясения, до 2.2 для сформировавшегося сообщества.

Биомасса. В сообществе филлоспадикса на входных мысах б. Крабовая отмечены не только качественные, но и количественные изменения. За 50 лет (с 1963 по 2013 г.) средняя биомасса сообщества на литорали увеличилась, что было связано с продолжающейся эвтрофикацией бухты. Известно, что при слабом и умеренном органическом загрязнении биомасса сообщества часто возрастает, иногда весьма значительно (Кусакин, Цурпало, 1999; Ревков и др., 1999; Ansari et al., 2014 и др.).

Антропогенное загрязнение б. Крабовая в 1991 и 1997 гг. подтверждено исследованиями микроэлементного состава литорального организминдикатора (бурая водоросль *Fucus evanescens*), в котором обнаружены повышенные концентрации цинка и меди (Малиновская, 1999). Загрязнение акватории органическими отходами рыбного производства (Латышев и др., 1999) привело не только к увеличению числа сопутствующих видов в сообществе, но и к увеличению их доли в общей биомассе сообщества и, соответственно, к уменьшению почти в 1.5 раза доли доминантного вида. Подобную закономерность наблюдали во многих литоральных сообществах б. Крабовая (Цурпало, 2009).

В 1997 г. спустя 3 года после землетрясения на участке 2 сообщество филлоспадикса не сформировалось. Очевидно, это обусловлено тем, что уз-

кая площадь литорали на северном входном мысе еще больше сократилась после погружения берега. Однако в сообществе ламинариевой водоросли *Alaria marginata*, которая обычно обитает вместе с *Ph. iwatensis* в нижней части литорали, филлоспадикс присутствовал и его доля составляла 2.2% от общей биомассы сообщества алярии (9214 г/м²).

В 2013 г. сообщество филлоспадикса было отмечено на обоих участках, причем на участке 2 его биомасса достигала максимальных (14069 г/м²) значений за весь период наблюдений. Вероятно, это связано с тем, что на фоне продолжающейся эвтрофикации основной перенос богатых органическим веществом вод из кутовой части бухты, обусловленный циклонической циркуляцией вод, происходит преимущественно по правому берегу по направлению к участку 2 (Малиновская, 1999).

Мощность зарослей филлоспадикса на отдельных участках может значительно колебаться в зависимости от рельефа, грунта и гидрологии (Подкорытова, 2005). Биомасса сообщества филлоспадикса часто достигает больших значений. Так, на о-ве Шикотан в бухтах Димитрова, Церковная, Гальцева, Отрадная и Горобец в среднем она составляла 9499.1 ± 4666.9 г/м², максимальное значение (16500.0 г/м²) отмечено в б. Церковная. На других островах Малой Курильской гряды биомасса достигала 15886.0 ± 8600.0 г/м² с максимумом 26998.2 г/м² на о-ве Анучина (неопубликованные данные) и 19580.3 г/м² на о-ве Симушир (Большая Курильская гряда) (неопубликованные данные). В зал. Петра Великого (Японское море) биомасса сообщества филлоспадикса на о-ве Фуругельма составляла 13995.5 г/м² (Гульбин и др., 1987), на о-ве Русский – 13247.1 г/м² (Ivanova et al., 2009) и на о-ве Путятина – 8033.7 ± 2755.8 г/м² (Иванова, Цурпало, 2013). Минимальные значения биомассы сообщества филлоспадикса зарегистрированы на литорали о-ва Кунашир вблизи мыса Круглый – 795.7 г/м² (Kostina, Tsurpalo, 2016).

Доля филлоспадикса от общей биомассы сообщества в большей степени зависит от гидродинамических условий местообитания и варьирует в широких пределах. Например, на одном и том же участке литорали б. Отрадная (о-в Шикотан) в открытой части рифа доля филлоспадикса от общей биомассы сообщества составляла 95.1%, в защищенной – 79.1% (неопубликованные данные). В целом доля доминантного вида в сообществе филлоспадикса может варьировать от 98.0% (о-в Полонского) (неопубликованные данные), 96.6% (о-в Фуругельма) (Гульбин и др., 1987) и 95.0% (о-в Кунашир) (Kostina, Tsurpalo, 2016) до 62.5% (о-в Русский) (Ivanova et al., 2009).

Метод АВС-диаграмм и *W*-статистика тщательно протестированы и подтверждены для морских и пресноводных сообществ (Beukema, 1988; Dauer et al., 1993), поэтому широко применяются в настоящее время (Wijeyaratne, Bellanthudawa, 2018; Zhao et al., 2020; Zhang et al., 2021, и др.). Результаты статистической оценки экологического состояния сообщества *Ph. iwatensis* в б. Крабовая, полученные методом сравнения численности и биомассы (АВС) видов сообщества (рис. 4), подтвердили отсутствие нарушений структуры сообщества и отрицательных воздействий в начальный период исследований (1963 г.). Такая картина (кривая биомассы лежит выше кривой численности) характерна для естественных природных сообществ, состоящих из крупных особей с большой биомассой (Attrill, Depledge, 1997). На графике по данным 1987 г. расположение кривых изменилось, кривая биомассы лежит ниже кривой численности, что свидетельствует о негативном воздействии растущего загрязнения на сообщество на обоих участках, которое проявляется как появление в составе сообщества более мелких видов (Warwick, 1986). На участке 2 показатели *W*-статистики всегда были ниже, принимали минимальные и отрицательные значения, что связано с циркуляцией вод внутри бухты. Воздействие загрязнения на сообщество здесь было значительным ($W = -0.176$) и сравнимо с таковым ($W = -0.178$) в средней части б. Золотой Рог зал. Петра Великого (Японское море) в 1996 г. (Мощенко, Белан, 2008).

Таким образом, в результате многолетних исследований изучено и статистически подтверждено влияние загрязнения и землетрясения на динамику структуры сообщества *Ph. iwatensis*. Относительное увеличение загрязнения акватории органическими отходами рыбного производства приводило к увеличению видового состава сообщества (происходило максимальное “насыщение” сообщества сопутствующими видами) и к увеличению доли сопутствующих видов от общей биомассы сообщества. После землетрясения и тектонического погружения острова верхняя граница зарослей филлоспадикса повысилась относительно уровня прошлых лет; отмечено уменьшение видового богатства и увеличение доли биомассы доминантного вида в сообществе.

В ходе эволюции и адаптации к стрессам природные экосистемы приобрели значительную резистентность и упругость, что позволяет им переносить периодические тяжелые или острые нарушающие воздействия (Ошурков, 2000). Для сообществ прибойной скалистой литорали характерна крайне высокая приспособительная стабильность (Кусакин и др., 19996). По прошествии определенного времени сообщества приобретают

состав, основой которого являются эврибионтные широко распространенные виды макробентоса.

Восемь видов макробентоса, входящих в состав сообщества филлоспадикса б. Крабовая, которые присутствовали на протяжении всего периода исследований, на 62.5% совпадают с составом сообщества филлоспадикса, выделенным в биоценотической системе всех островов Малой Курильской гряды (Иванова, Цурпало, 2017), что свидетельствует о высокой устойчивости этого сообщества во времени (более 60 лет) и в пространстве.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность к. б. н. А.В. Скрипцовой и к. б. н. И.В. Стоник (ННЦМБ ДВО РАН) за помощь при статистической обработке материала и ценные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф.* Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат. 1989. 152 с.
- Белогурова Л.С., Звягинцев А.Ю.* Динамические аспекты мейо- и макрофауны обрастания в условиях хронического антропогенного загрязнения (б. Золотой Рог, Японское море) // Изв. ТИНРО. 2006. Т. 144. С. 331–350.
- Гульбин В.В., Иванова М.Б., Кепель А.А.* Поясообразующие группировки островной литорали Дальневосточного государственного морского заповедника // Исследования литорали Дальневосточного морского заповедника и сопредельных районов. Владивосток: ДВО АН СССР. 1987. С. 83–111.
- Гульбин В.В., Арзамасцев И.С., Шулькин В.М.* Экологический мониторинг акватории порта Восточный (бухта Врангеля) Японского моря (1995–2002) // Биол. моря. 2003. Т. 29. № 5. С. 320–330.
- Иванова М.Б., Цурпало А.П.* Состав и распределение сообществ макробентоса на литорали острова Путятина (залив Петра Великого, Японское море) // Изв. ТИНРО. 2013. Т. 172. С. 149–160.
- Иванова М.Б., Цурпало А.П.* Сообщество *Phyllospadix iwataensis* на литорали дальневосточных морей России // Изв. ТИНРО. 2017. Т. 188. С. 173–180.
- Иващенко А.И., Гусяков В.К., Джумагалиев В.А.* и др. Шикотанское цунами 5 октября 1994 г. // Докл. РАН. 1996. Т. 348. № 4. С. 532–538.
- Кусакин О.Г.* Литораль южных Курильских островов и ее фауна и флора: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 1958а. 20 с.
- Кусакин О.Г.* Сезонные изменения на литорали южных Курильских островов // Вестн. Ленинград. ун-та. Сер. биол. 1958б. Т. 3. С. 116–130.
- Кусакин О.Г.* Некоторые закономерности распределения фауны и флоры в осушной зоне южных Курильских островов // Исслед. дальневост. морей СССР. 1961. Т. 7. С. 312–343.
- Кусакин О.Г.* Некоторые особенности населения осушной зоны Курильских островов // Реф. науч. работ Ин-та биологии моря ДВФ СО АН СССР. 1969. Вып. 1. С. 101–104.
- Кусакин О.Г.* Биономия и фенология литорали бухты Крабовой острова Шикотан Курильской гряды // Животный и растительный мир шельфовых зон Курильских островов. М.: Наука. 1978. С. 5–46.
- Кусакин О.Г.* Биологическое разнообразие в морских прибрежных экосистемах Дальнего Востока в связи с их устойчивостью // Вестн. ДВО РАН. 1994. № 1. С. 85–94.
- Кусакин О.Г., Иванова М.Б., Цурпало А.П.* Частичное восстановление биоты литорали бухты Крабовая (остров Шикотан) в процессе самоочищения // Биол. моря. 1999а. Т. 25. № 2. С. 134–135.
- Кусакин О.Г., Иванова М.Б., Цурпало А.П.* Восстановление сообществ скалистой литорали после опускания берега в результате землетрясения // Докл. РАН. 1999б. Т. 366. № 6. С. 846–848.
- Кусакин О.Г., Кудряшов В.А., Тараканова Т.Ф., Шорников Е.И.* Поясообразующие флоро-фаунистические группировки литорали Курильских островов // Растительный и животный мир литорали Курильских островов. Новосибирск: Наука. 1974. С. 5–75.
- Кусакин О.Г., Цурпало А.П.* Многолетние изменения литорального макробентоса бухты Крабовая (остров Шикотан) в условиях разной степени органического загрязнения // Биол. моря. 1999. Т. 25. № 3. С. 209–216.
- Латышев Н.А., Кусакин О.Г., Светашев В.И., Кияшко С.И.* Определение спектра питания литорин при антропогенном загрязнении жирами с помощью липидных изотопных маркеров // Докл. РАН. 1999. Т. 366. № 5. С. 715–717.
- Люция Охотского моря. Вып. 1. Южная часть моря. М.: МО СССР, ГУ навигации и океанографии. 1984. 337 с.
- Малиновская Т.М.* Мониторинг прибрежных вод бухты Крабовая (остров Шикотан) с использованием бурой водоросли *Fucus evanescens* // Биол. моря. 1999. Т. 25. № 2. С. 137–138.

- Моценко А.В., Белан Т.А. Метод оценки антропогенно-го нарушения сообществ макрозообентоса рыхлых грунтов // Биол. моря. 2008. Т. 34. № 4. С. 279–292.
- Ошурков В.В. Сукцессии и динамика эпибентосных сообществ верхней сублиторали бореальных вод. Владивосток: Дальнаука. 2000. 205 с.
- Подкорытова А.В. Морские водоросли-макрофиты и травы. М.: Изд-во ВНИРО. 2005. 175 с.
- Ревков Н.К., Валовая Н.А., Колесникова Е.А. и др. К вопросу о реакции Черноморского макрозообентоса на эвтрофирование // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. Сб. науч. тр. НАН Украины. Севастополь. 1999. С. 199–212.
- Ушаков П.В. О морской донной фауне в районе южных Курильских островов // Докл. АН СССР. 1951. Т. 80. № 1. С. 125–128.
- Цурпало А.П. Макробентос литорали бухты Крабовой (остров Шикотан, Курильские острова) и его многолетние изменения // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 2009. 22 с.
- Цурпало А.П. Литоральные сообщества кутовой части б. Крабовой (о-в Шикотан, Курильские острова): многолетний аспект // Программа и материалы науч. конф. “Биоразнообразие и эволюция”, посвященной памяти академика О.Г. Кусакина. Владивосток: ННЦМБ ДВО РАН. 4–6 октября. 2016. С. 165–169.
- Ansari Z.A., Ingle B.S., Abidi A.H. Organic enrichment and benthic fauna – some ecological consideration // Ind. J. Geo-Mar. Sci. 2014. V. 43. № 4. P. 554–560.
- Attrill M.J., Depledge M.H. Community and populations indicators of ecosystem health: targeting links between levels of biological organization // Aquat. Toxicol. 1997. V. 38. P. 183–197.
- Beukema J.J. An evaluation of the ABC-method (abundance/biomass comparison) as applied to macrozoobenthic communities living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea // Mar. Biol. (Heidelberg, Ger.). 1988. V. 99. P. 425–433.
- Blöcher J.R., Ward M.R., Matthaei C.D., Piggott J.J. Multiple stressors and stream macroinvertebrate community dynamics: interactions between fine sediment grain size and flow velocity // Sci. Total Environ. 2020. V. 717. 137070.
- Clarke K.R. Comparisons of dominance curves // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1990. V. 138. P. 143–157.
- Clarke K.R., Gorley R.N. PRIMER V6: User Manual/Tutorial. Plymouth: PRIMER-E. 2006. 192 p.
- Dauer D.M., Luckenbach M.W., Rodi Jr. Abundance biomass comparison (ABC method): effects of an estuarine gradient, anoxic/hypoxic events and contaminated sediments // Mar. Biol. (Heidelberg, Ger.). 1993. V. 116. P. 507–518.
- Den Hartog C., Kuo J. Taxonomy and biogeography of seagrasses // Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation. Netherlands: Springer. 2006. P. 1–23.
- Duan X.H., Wang Z.Y., Cheng D.S. Benthic macroinvertebrates communities and biodiversity in various stream substrata // Acta Ecol. Sin. 2007a. V. 27. № 4. P. 1664–1672.
- Duan X.H., Wang Z., Tian S. Field experiment on the effect of streambed substrate on macroinvertebrate diversity // J. Tsinghua Univ. 2007b. V. 47. № 9. P. 1553–1556.
- Ivanova M.B., Belogurova L.S., Tsurpalo A.P. Composition and distribution of benthos in the intertidal zone of Russky Island (Peter the Great Bay, Sea of Japan) // Ecological Studies and State of the Ecosystem of Amursky Bay and Estuarine Zone of Razdolnaya River (Sea of Japan). Vladivostok: Dal'nauka. 2009. V. 2. P. 87–146.
- Kostina E.E., Tsurpalo A.P. Species composition and distribution of macrobenthos in the intertidal zone of Kunashir Island (South Kurile Islands), Russia // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 2016. V. 44. P. 53–133.
- Lopez Gappa J.J., Tablado A., Magaldi N.H. Influence of sewage pollution on a rocky intertidal community dominated by the mytilid *Brachidontes rodriguezii* // Mar. Ecol.: Prog. Ser. 1990. V. 63. P. 163–175.
- McGary C.L. A long term comparison of rocky intertidal communities in Redwood National and State Parks // Thesis Master Art Biol. Sciences. Fac. Humboldt St. Univ. 2005. 56 p.
- Meena D.K., Lianthumlaia L., Mishal P. et al. Assemblage patterns and community structure of macro-zoobenthos and temporal dynamics of eco-physiological indices of two wetlands, in lower gangetic plains under varying ecological regimes: A tool for wetland management // Ecol. Eng. 2019. V. 130. P. 1–10.
- Reference Methods for Marine Pollution Studies, no. 64: Statistical Analysis and Interpretation of Marine Community Data, United Nations Environment Program, 1995.
- Warwick R.M. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities // Mar. Biol. (Heidelberg, Ger.). 1986. V. 92. P. 557–562.
- Warwick R.M., Clarke K.R. Relearning the ABC—taxonomic changes and abundance biomass relationships in disturbed benthic communities // Mar. Biol. (Heidelberg, Ger.). 1994. V. 118. P. 739–744.
- Wijeyaratne D., Bellanthurudawa B.K.A. Abundance-biomass comparison approach to assess the environmental stressors in Diyawannawa wetland in monsoonal and non-monsoonal seasons // Sri Lanka J. Aquat. Sci. 2018. V. 23. № 2. P. 135–149.
- Zhao G., Pan B., Li Y. et al. Phytoplankton in the heavy sediment-laden Weihe River and its tributaries from the northern foot of the Qinling Mountains: community structure and environmental drivers // Environ. Sci. Pollut. Res. 2020. V. 27. № 8. P. 8359–8370.
- Zhang Q., Yang T., Wan X. et al. Community characteristics of benthic macroinvertebrates and identification of environmental driving factors in rivers in semi-arid areas – A case study of Wei river Basin, China // Ecol. Indic. 2021. V. 121. 107153.

Long-Term Dynamic of the Structure of the Community of *Phyllospadix iwatensis* Makino, 1931 (Alismatales: Zosteraceae) in the Intertidal Zone of the Krabovaya Bay (Shikotan Island, Kurile Islands)

A. P. Tsurpalo^a, L. I. Sabitova^a, and M. B. Ivanova^a

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

The long-term variations in the structure of the *Phyllospadix iwatensis* community in the intertidal zone of Krabovaya Bay (Shikotan Island, Kuril Islands) under the influence of natural and anthropogenic factors were described basing on the materials of the research expeditions of 1987, 1997, and 2013 with the addition of literature data for 1949, 1955, and 1963. Throughout the entire period of study, the following associated macrobenthos species were always recorded in the *Ph. iwatensis* community: the sponge *Halichondria panicea*, the sipunculid *Phascolosoma agassizii*, the isopod *Idotea ochotensis*, the hermit crab *Pagurus middendorffii*, and gastropods *Buccinum percrassum*, *Nucella heyseana*, and *Littorina sitkana*. It was shown that the organic pollution of the bay induced an increase in the species richness and population density of associated species with a simultaneous reduction in the share of dominant species biomass. After an earthquake and the tectonic subsidence of the island, the species richness of the community was found reduced, while the biomass of the dominant species increased. The total biomass of the community increased throughout the study period. The degree of change in the ecological state of the *Phyllospadix* community in the intertidal zone of Krabovaya Bay was estimated by comparison of cumulative abundance/biomass curves.

Keywords: *Phyllospadix iwatensis* community, long-term variations, community structure, intertidal zone, Krabovaya Bay, Shikotan Island, Kurile Islands, biomass and abundance dominance curves (the ABC-method)

УДК 593.9: 591.169

ОРТОЛОГИ ГЕНОВ СЕМЕЙСТВА МИОГЕННЫХ РЕГУЛЯТОРНЫХ ФАКТОРОВ (MRF) И ИХ ВОЗМОЖНЫЕ ФУНКЦИИ У ИГЛОКОЖИХ

© 2022 г. В. А. Нижниченко¹, *, И. Ю. Долматов¹

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

*e-mail: Ohm@mail.ru

Поступила в редакцию 05.08.2021 г.

После доработки 03.12.2021 г.

Принята к публикации 27.01.2022 г.

Гены семейства MRF, играющие важную роль в развитии мышечной системы, есть у всех животных. Исследование доступных транскриптомов и геномов разных представителей Echinodermata показало наличие у этих животных ортологов гена *MyoD* позвоночных. У морских лилий и морских ежей присутствуют три гена: *MyoD1*, *MyoD2* и *MyoD3*; морские звезды, по-видимому, утратили ген *MyoD3*, а голотурии – *MyoD2*. При регенерации мышц у голотурии *Eupentacta fraudatrix* значительно увеличивалась экспрессия гена *MyoD3*, в то время как число транскриптов *MyoD1* не изменялось. Это может указывать на участие *MyoD3* в регуляции миогенеза у голотурий.

Ключевые слова: MRF, *MyoD*, мышечная система, Echinodermata, голотурии, регенерация, развитие, миогенез

DOI: 10.31857/S0134347522030068

Гены семейства MRF (myogenic regulatory factors) играют ключевую роль в миогенезе позвоночных (Buckingham, Rigby, 2014). Семейство состоит из четырех генов: *MyoD*, *Myf5*, *Myogenin* (*MyoG*) и *MRF4*. Предполагается, что у последнего общего предка всех Chordata имелся только один ген этого семейства (Dehal et al., 2003). У позвоночных к настоящему времени обнаружены ортологи только одного представителя MRF – гена *MyoD* (Venuti et al., 1991; Araki et al., 1994; Adams et al., 2000; Howard-Ashby et al., 2006). Вероятно, эволюция MRF у вторичноротых животных происходила независимо, как у Chordata, так и у Amniotata.

Гены семейства MRF кодируют транскрипционные факторы, относящиеся к классу II basic helix-loop-helix (bHLH). Они играют важную роль в развитии мышц. Их функция заключается в регуляции пролиферации, выводе клеток-предшественников из клеточного цикла, в дифференциации и формировании фенотипа миоцита скелетных мышц. Все гены семейства MRF имеют сходное строение и включают участки, кодирующие N-концевой транскрипционный домен с участком, богатым цистеином/гистидином (N-TAD), центральный участок с мотивом bHLH, включающим два домена – basic myogenic и helix-loop-helix (HLH), а также C-концевой транскрипционный домен Myf5, который содержит Helix III (Singh, Dilworth, 2013). Домены HLH и basic myogenic отвечают за гетеродимери-

зацию с E-протеинами – белками другого семейства bHLH. Образующийся комплекс способен связываться с последовательностью CANNTG в регуляторных участках целевых генов (Lassar et al., 1991). N- и C-концевые транскрипционные домены важны для дополнительной регуляции функций транскрипционных факторов MRF (Weintraub et al., 1991; Bergstrom, Tapscott, 2001). В отличие от высококонсервативных доменов HLH и basic myogenic, N- и C-концевые последовательности достаточно вариабельны и различаются у белков разных семейств MRF (Ishibashi et al., 2005).

Высокая гомология участков bHLH всех членов семейства MRF указывает на их функциональную схожесть, в то время как различия в других доменах обуславливают наличие у отдельных белков MRF специализированных функций (Atchley et al., 1994). Например, MYF5 и MyoD не только запускают транскрипцию, но могут создавать открытую структуру хроматина в генах, связанных с миогенезом. В свою очередь, это позволяет белку MyoG регулировать транскрипцию этих генов (Lassar et al., 1991). Помимо участия в развитии мышц белки семейства MRF играют ключевую роль в их регенерации (Grounds et al., 1992; Zhou, Bornemann, 2001; Pavlath et al., 2003; Karalaki et al., 2009; White et al., 2016).

Иглокожие – одна из групп беспозвоночных, показывающих хорошие способности к регенера-

ции. После значительных повреждений у них могут восстанавливаться как внешние придатки, так и внутренние органы (Candia Carnevali, 2006; Долматов и др., 2014). Восстановление у этих животных происходит без участия стволовых клеток за счет дедифференцировки сохранившихся дифференцированных клеток (Mladenov et al., 1989; García-Ararrás et al., 1998; Dolmatov, Ginanova, 2001; Mashanov et al., 2005, 2008; Долматов, Машанов, 2007; García-Ararrás, Dolmatov, 2010). В частности, показано, что у голотурий при повреждении продольной мышечной ленты (ПМЛ) новые миоциты формируются в результате миогенной дифференцировки клеток целомического эпителия, покрывающего мышцу (Dolmatov et al., 1996; Dolmatov, Ginanova, 2001). Высокая скорость и полнота восстановления ПМЛ после поперечной перерезки делают голотурий удобным модельным объектом для изучения регенерации мышечной системы у иглокожих (Dolmatov, Ginanova, 2001; García-Ararrás, Dolmatov, 2010). Особенности миогенеза у этих животных достаточно хорошо изучены на клеточном уровне как в развитии, так и при регенерации (Dolmatov, Ivan-tey, 1993; Dolmatov et al., 1996; Ginanova, 1998; Dolmatov, Ginanova, 2001; Dolmatov, 2010). Однако отсутствуют данные о молекулярных механизмах и об участии в этом процессе генов MRF у иглокожих.

В настоящее время наличие ортологов гена *MyoD* показано только для двух видов морских ежей. У *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson, 1857) найдены гены *MyoD1*, *MyoD2* и *MyoD3* (Howard-Ashby et al., 2006), а у *Lytechinus variegatus* (Lamarck, 1816) – ген *MyoD1* (Venuti et al., 1991). По другим классам иглокожих и генам семейства данные отсутствуют. Нет информации и об участии генов MRF в миогенезе у Echinodermata. В связи с этим нами предпринята попытка выявить гены данного семейства у разных видов иглокожих, а также определить их гомологию и участие в регенерации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для анализа использовали имеющиеся в базах данных SPbase (<http://www.echinobase.org/Echinobase>) и NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>) геномы морских ежей *Strongylocentrotus purpuratus* (PRJNA13728), *Eucidaris tribuloides* (Lamarck, 1816) (PRJNA63057) и *Lytechinus variegatus* (PRJNA657258); морских звезд *Patiria miniata* (Brandt, 1835) (PRJNA683060) и *Acanthaster planci* (Linnaeus, 1758) (PRJNA397419); голотурий *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867) (PRJNA354676) и *A. parvimensis* (Clark, 1913) (PRJNA182998) и морской лилии *Anneissia japonica* (Müller, 1841) (PRJNA615663).

Использовали также транскриптомы кишки морской лилии *Himerometra robustipinna* (Carpenter, 1881) (Долматов и др., 2014) и голотурий *Eupentacta fraudatrix* (D'yakonov, Baranova & Savel'eva, 1958) (Boyko et al., 2020), амбулакров и целомического эпителия голотурий *Cladolabes schmeltzii* (Ludwig, 1875) (Dolmatov et al., 2018) и *Holothuria glaberrima* (Risso, 1826) (PRJNA158511), а также яйцеклеток голотурий *Sclerodactyla briareus* (Lesueur, 1824) (PRJNA236087) и морской звезды *Henricia* sp. (PRJNA236087). Поиск выполняли в программе Ugene и в базе NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>) алгоритмами blastp, tblastx, blastn.

Для определения рамок считывания использовали blastx. Окончательную сборку контигов, определение и выравнивание предполагаемых аминокислотных последовательностей проводили в программе Mega X с помощью алгоритма Muscle. Последовательности, использованные для выравнивания, доступны по <https://drive.google.com/drive/folders/1VioilFYZSiti-9IXkPPIGG9-5f2ut7g?usp=sharing>. Сравнение предполагаемых аминокислотных последовательностей выполняли инструментом blastp (align two sequences).

Для построения филогенетических деревьев использовали кодирующие последовательности транскриптов, предполагаемые аминокислотные последовательности и консервативные участки предполагаемых аминокислотных последовательностей представителей четырех классов иглокожих: голотурий *A. japonicus*, *A. parvimensis*, *S. briareus*, *E. fraudatrix*, *C. schmeltzii* и *H. glaberrima*, морских ежей *S. purpuratus*, *E. tribuloides* и *L. variegatus*, морских звезд *P. miniata*, *Henricia* sp. и *A. planci* и морских лилий *H. robustipinna* и *A. japonica* с добавлением последовательностей насекомых (*Drosophila melanogaster*), полухордовых (*Saccoglossus kowalevskii*) и хордовых (*Branchiostoma belcheri*, *Ciona intestinalis*, *Danio rerio*, *Xenopus laevis*, *Mus musculus*). Для более достоверного определения принадлежности последовательностей генов и белков иглокожих к MRF в анализ добавлены нуклеотидные и предполагаемые аминокислотные последовательности других членов суперсемейства bHLH (*NeuroD1*, *NeuroG1*, *bHLH21*, *dimmed*, *twist*, *bHLH15*, *mesp*, *bHLH23*, *atonal*, *nato*) хордовых (*B. belcheri*) и полухордовых (*S. kowalevski*).

Для построения филогенетических деревьев использовали два алгоритма: MrBayes (Guindon et al., 2010) и RAxML-HP BlackBox (8.2.12) онлайн сервиса CIPRES (<http://www.phylo.org>). Для построения филогенетических деревьев алгоритмом MrBayes нуклеотидные и аминокислотные последовательности анализировали с помощью Partitionfinder 2.1.1 (Ronquist et al., 2012; Lanfear et al., 2016). Визуализацию деревьев осуществляли в программе FigTree.

Использовали также транскриптомы кишки морской лилии *Himerometra robustipinna* (Carpenter, 1881) (Долматов и др., 2014) и голотурий *Eupentacta fraudatrix* (D'yakonov, Baranova & Savel'eva, 1958) (Boyko et al., 2020), амбулакров и целомического эпителия голотурий *Cladolabes schmeltzii* (Ludwig, 1875) (Dolmatov et al., 2018) и *Holothuria glaberrima* (Risso, 1826) (PRJNA158511), а также яйцеклеток голотурий *Sclerodactyla briareus* (Lesueur, 1824) (PRJNA236087) и морской звезды *Henricia* sp. (PRJNA236087). Поиск выполняли в программе Ugene и в базе NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>) алгоритмами blastp, tblastx, blastn.

Таблица 1. Нуклеотидные последовательности праймеров для проведения количественной ПЦР

Название праймера	Последовательность (5'–3')
Tub β F2	CAGCCGTCTGTGACATTCC
Tub β R2	TCAGTAAACTCCATCTAATCCAT
EF1 α F2	ACATCAACATTGTGGTCATCGG
EF1 α R2	ACGCTCAGCCTTCAGTTTGTCT
MyoD3F1	ACCCATCATCGGTAAGAGAAACAGG
MyoD3R1	GTTTCGTCCATCTTCAACCTCCTG
MyoD1F1	GGCGGCTCAGAAAGGTCAAC
MyoD1R1	CGTCTGTCATTCCGTCTGATGTATT

Полимеразная цепная реакция в реальном времени (кПЦР)

В качестве объекта исследования использовали взрослых особей голотурии *E. fraudatrix* в норме и через 10 и 20 сут после поперечного разрезания амбулакра (стенки тела и ПМЛ). Суммарную РНК выделяли с помощью TRI Reagent (MRC).

Для проведения кПЦР использовали по 3 особи животных на каждый срок регенерации и норму. Для синтеза кДНК брали 1 мкг тотальной РНК, набор MMLV (Evrogen) согласно рекомендациям изготовителя и Random праймеры. В качестве референсных генов использовали *Tubulin* (*Tub*) и *Elongated Factor 1 α* (*EF1 α*). Реакцию проводили с использованием набора SYBER Green RT-PCR kit (Синтол, Россия) на приборе C1000 Thermal Cycler CFX96 Real-Time System (Bio-Rad, США). Реакционная смесь (20 мкл) состояла из 9.8 мкл mQ, 2 мкл 10 × PCR буфера Б (Синтол), 2 мкл 2.5 мМ dNTP (Синтол), 1 мкл 25 мМ MgCl₂ (Синтол), 0.2 мкл Syn Taq ДНК-полимеразы (Синтол) и по 2 мкл 5 мМ праймеров: на *Tub* – Tub β F2 и Tub β R2; на *EF1 α* – EF1 α F2 и EF1 α R2; на *MyoD3* голотурии *E. fraudatrix* – MyoD3F1 и MyoD3R1; на *MyoD1* голотурии *E. fraudatrix* – MyoDF1 и MyoDR1. Последовательности использованных праймеров приведены в таблице 1. Программа амплификации: этап 1 – 1 мин при температуре 95°C, этап 2 – 10 с при 96°C, этап 3 – 30 с при 63°C, этап 4 – 10 с при 72°C. Количество циклов – 40. Каждую пробу амплифицировали дважды для предупреждения ошибок. Уровень базовой линии для определения, на каких циклах должны выходить гены, был установлен на 100. Результаты обработаны с использованием программ Bio-Rad CFX Manager 2.1 и Microsoft Excel, ezANOVA.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У всех исследованных видов иглокожих не обнаружены гомологи генов семейств *Myf*, *MyoG* и

MRF, но найдены гомологи *MyoD*. У разных видов иглокожих число ортологов *MyoD* различалось и варьировало от 1 до 3.

Анализ геномов морской звезды *A. planci*, голотурии *A. japonicus* и морской лилии *A. japonica* показал наличие у этих видов гена *MyoD1*. Кодированный им белок содержал 4 домена: N-TAD, basic myogenic, HLH и Myf5. В геномах морской звезды *P. miniata*, морского ежа *E. tribuloides* и голотурии *A. parvimensis* ген *MyoD1* кодировал белок, который содержал только домены N-TAD, basic myogenic и HLH.

Полные транскрипты *MyoD1* найдены в транскриптомах голотурий *E. fraudatrix* и *H. glaberrima*, а также морской лилии *H. robustipinna*. При этом транскрипты *E. fraudatrix* и *H. glaberrima* содержали участки, кодирующие все четыре домена белка *MyoD1*, а у *H. robustipinna* Myf5 отсутствовал. В транскриптоме голотурии *C. schmeltzii* обнаружен неполный транскрипт *MyoD1*, имеющий участки, кодирующие все четыре домена. В транскриптомах голотурии *S. briareus* и морской звезды *Henricia* sp. продукты этого гена не отмечены (табл. 2).

В геномах морских ежей *L. variegatus* и *E. tribuloides*, морской звезды *A. planci* и морской лилии *A. japonica* обнаружен ген *MyoD2*, кодирующий белок с доменами N-TAD, basic myogenic и HLH. В геномах морской звезды *P. miniata*, а также голотурий *A. parvimensis* и *A. japonicus* этот ген отсутствовал. Дополнительно в транскриптоме морской звезды *Henricia* sp. выявлен полный транскрипт *MyoD2*. Он содержал участки, кодирующие домены N-TAD, basic myogenic и HLH. В транскриптомах остальных исследованных видов иглокожих продукты *MyoD2* отсутствовали (табл. 3).

Анализ геномов морского ежа *L. variegatus*, голотурии *A. japonicus* и морской лилии *A. japonica* показал наличие у этих животных гена *MyoD3*. Кодированная им аминокислотная последовательность содержала консервативные участки basic

Таблица 2. Наличие гена *MyoD1* и доменная структура *MyoD1* у представителей разных классов иглокожих

Класс	Вид	Домен			
		N-TAD	Basic myogenic	HLH	Myf5
Голотурии	<i>Apostichopus japonicus</i>	+	+	+	+
	<i>Cladolabes schmeltzii</i>	+	+	+	+
	<i>Eupentacta fraudatrix</i>	+	+	+	+
	<i>Holothuria glaberrima</i>	+	+	+	+
	<i>Apostichopus parvimensis</i>	+	+	+	–
	<i>Sclerodactyla briareus</i>	Ген не обнаружен			
Морские ежи	<i>Eucidaris tribuloides</i>	+	+	+	–
	<i>Lytechinus variegatus</i>	+	+	+	+
	<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	+	+	+	+
Морские звезды	<i>Acanthaster planci</i>	+	+	+	+
	<i>Henricia</i> sp.	Ген не обнаружен			
	<i>Patiria miniata</i>	+	+	+	–
Морские лилии	<i>Anneissia japonica</i>	+	+	+	+
	<i>Himerometra robustipinna</i>	+	+	+	–

Таблица 3. Наличие гена *MyoD2* и доменная структура *MyoD2* у представителей разных классов иглокожих

Класс	Вид	Домен			
		N-TAD	Basic myogenic	HLH	Myf5
Голотурии	<i>Apostichopus japonicus</i>	Ген не обнаружен			
	<i>Cladolabes schmeltzii</i>	Ген не обнаружен			
	<i>Eupentacta fraudatrix</i>	Ген не обнаружен			
	<i>Holothuria glaberrima</i>	Ген не обнаружен			
	<i>Apostichopus parvimensis</i>	Ген не обнаружен			
	<i>Sclerodactyla briareus</i>	Ген не обнаружен			
Морские ежи	<i>Eucidaris tribuloides</i>	+	+	+	–
	<i>Lytechinus variegatus</i>	+	+	+	–
	<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	+	+	+	–
Морские звезды	<i>Acanthaster planci</i>	+	+	+	–
	<i>Henricia</i> sp.	+	+	+	–
	<i>Patiria miniata</i>	Ген не обнаружен			
Морские лилии	<i>Anneissia japonica</i>	+	+	+	–
	<i>Himerometra robustipinna</i>	Ген не обнаружен			

	BASIC	HELIX1	LOOP	HELIX2
1. Mammalia <i>M. musculus</i> Myod1 NP 034996.2	RRKKAATMRERRRLLSKVNEAFETLKRCTS	SNPNQRLPKVEILRNAI RYIEGL		
2. Amphibia <i>X. laevis</i> Myod1 NP 001079366.1	RRKKAATMRERRRLLSKVNEAFETLKRCTS	TNPNQRLPKVEILRNAI RYIESL		
3. Actinopterygii <i>D. rerio</i> Myod1 NP 571337.2	RRKKAATMRERRRLLSKVND AFETLKRCTS	TNPNQRLPKVEILRNAI SYIESL		
4. Holothuroidea <i>A. japonicus</i> Myod1 PIK38401.1	KRKAATLRERRRLLRKVNEAFEALKKHTC	TNPNQRLPKVEILRNAI EYIEKL		
5. Holothuroidea <i>C. schmeltzii</i> Myod1 GFWR01014259.1	KRKAATLRERRRLLRKVNEAFEALKKHTC	TNPNQRLPKVEILRNAI EYIEKL		
6. Holothuroidea <i>E. fraudatrix</i> Myod1 GHCL01028116.1	KRKAATLRERRRLLRKVNEAFEALKKHTC	TNPNQRLPKVEILRNAI EYIEKL		
7. Holothuroidea <i>H. glaberrima</i> Myod1 GIVL01120360.1	KRKAATLRERRRLLRKVNEAFEALKKHTC	TNPNQRLPKVEILRNAI EYIEKL		
8. Holothuroidea <i>P. parvimensis</i> Myod1 JXUT01088199.1	KRKAATLRERRRLLRKVNEAFEALKKHTC	TNPNQRLPKVEILRNAI EYIEKL		
9. Echinoidea <i>S. purpuratus</i> Myod1 XP 781762.3	KRKAATLRERRRLLRKVNEAFEALKRHTC	ANPNQRLPKVEILRNAI EYIEKL		
10. Echinoidea <i>E. tribuloides</i> Myod1 JZLH01S0002578.1	KRKAATMRERRRLLRKVNEAFEALKRHTC	ANPNQRLPKVEILRNAI EYIEKL		
11. Echinoidea <i>L. variegatus</i> Myod1 Q00492.1	KRKAATLRERRRLLRKVNEAFEALKRHTC	ANPNQRLPKVEILRNAI EYIEKL		
12. Asteroidea <i>P. miniata</i> Myod1 PMI_006153.1	KRKAATMRERRRLLRKVNEAFEALKRHTS	ANPNQRLPKVEILRNAI EYIEKL		
13. Asteroidea <i>Henricia</i> sp. Myod1_GAVP01077999.1	KRRAATDRERRRLLTKVNAAFEILKRRTS	TNPEQRMPKVTILRNAI QYIERL		
14. Asteroidea <i>A. planci</i> Myod1 XP 022107356	KRKAATMRERRRLLRKVNEAFEALKRHTS	ANPNQRLPKVEILRNAI EYIEKL		
15. Crinoidea <i>H. robustipinna</i> compl 19714	KRKAATMRERRRLLRKVNEAFEALKRHTC	TNPNQRLPKVEILRNAI EYIEKL		
16. Crinoidea <i>A. japonica</i> Myod1 XP_022107336.1	KRKAATMRERRRLLRKVNEAFEALKRHTC	ANPNQRLPKVEILRNAI EYIEKL		
17. Crinoidea <i>A. japonica</i> Myod2 XP_022107356.1	KRRAATMRERRRLLGKVNAAFETLKRHTC	PNPDQRIPKVMILRHAI QYIDRL		
18. Echinoidea <i>L. variegatus</i> Myod2 AGCV02412639.1	KRRAATQRERRLLCKVNAAFEILKQRTS	SNPEQRMPKVTILRNAI QYIERL		
19. Echinoidea <i>E. tribuloides</i> Myod2 JZLH01S0622294.1	KRRAATQRERRLLCKVNAAFEILKQRTS	ANPEQRMPKVTILRNAI QYIERL		
20. Echinoidea <i>S. purpuratus</i> Myod2 XP 011672159.1	KRRAATQRERRLLCKVNSAFEILKQRTS	SNPEQRMPKVTILRNAI QYIERL		
21. Asteroidea <i>A. planci</i> Myod2 XP 022107336.1	KRRAATDRERRRLLTKVNAAFEVLKRRTS	TNPEQRMPKVTILRNAI QYIERL		
22. Echinoidea <i>L. variegatus</i> Myod3 AGCV02440524.1	VRQNATARERRLLAEVNRAYS NLSNHVP	QHLLGNATKLEVIN - - - FHILFL		
23. Crinoidea <i>H. robustipinna</i> Myod3 Contig3693	VRESATERERKRLLLLNDA YTKLSNVLP	QDFIGNGTKLDILRGA IKYINLL		
24. Holothuroidea <i>S. briareus</i> Myod3 GAUT01035896.1	SRLNATIRERQRLAKINRLLARLSSAVP	EEFQGLATKADVIRGAADY IRTL		
25. Holothuroidea <i>E. fraudatrix</i> Myod3 GHCL01059176.1	SRLNATIRERQRLAKINRLLARLSSAVP	EEFQGLATKADVIRGAADY IRTL		
26. Echinoidea <i>S. purpuratus</i> Myod3 XP 003726943.2	VRQNATARERRLLAEVNRAYS NLSNHVP	QHLLGNATKLEVL RGAACYIELL		
27. Holothuroidea <i>A. japonicus</i> Myod3 PIK39127.1	SRLNATVRERRQLAQINLLNLSHTVP	QDFQGLATKVEVIRGVTDY IRTL		
28. Crinoidea <i>A. japonica</i> Myod3 XP_033104753.1	VRESATERERRRLLLNDA YTRLSSNALP	QDFIGNGTKLDILRGA VKYITLL		
29. Insecta <i>D. melanogaster</i> Nautilus NP 001163702.1	RRKKAATMRERRRLLRKVNEAFEILKRRTS	SNPNQRLPKVEILRNAI EYIESL		

Рис. 1. Домены basic myogenic и HLH в транскрипционных факторах MyoD у позвоночных, иглокожих и *Drosophila melanogaster*.

myogenic и HLH. В транскриптах морской лилии *H. robustipinna* и голотурии *S. briareus* выявлены полные транскрипты гена *MyoD3*. В каждом из них содержался участок, кодирующий домены basic myogenic и HLH. В транскрипте голотурии *E. fraudatrix* найден неполный транскрипт

MyoD3, который, тем не менее, содержал области, соответствующие basic myogenic и HLH. У остальных исследованных иглокожих ген *MyoD3* или его продукты не обнаружены (рис. 1, табл. 4). Домены basic myogenic *MyoD3* в нуклеотидной и предполагаемой аминокислотной последовательно-

Таблица 4. Наличие гена *MyoD3* и доменная структура MyoD3 у представителей разных классов иглокожих

Класс	Вид	Домен			
		N-TAD	Basic myogenic	HLH	Myf5
Голотурии	<i>Apostichopus japonicus</i>	—	+	+	—
	<i>Cladolabes schmeltzii</i>		Ген не обнаружен		
	<i>Eupentacta fraudatrix</i>	—	+	+	—
	<i>Holothuria glaberrima</i>		Ген не обнаружен		
	<i>Apostichopus parvimensis</i>		Ген не обнаружен		
	<i>Sclerodactyla briareus</i>	—	+	+	—
Морские ежи	<i>Euclidaris tribuloides</i>		Ген не обнаружен		
	<i>Lytechinus variegatus</i>	—	+	+	—
	<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	—	+	+	—
Морские звезды	<i>Acanthaster planci</i>		Ген не обнаружен		
	<i>Henricia</i> sp.		Ген не обнаружен		
	<i>Patiria miniata</i>		Ген не обнаружен		
Морские лилии	<i>Anneissia japonica</i>	—	+	+	—
	<i>Himerometra robustipinna</i>	—	+	+	—

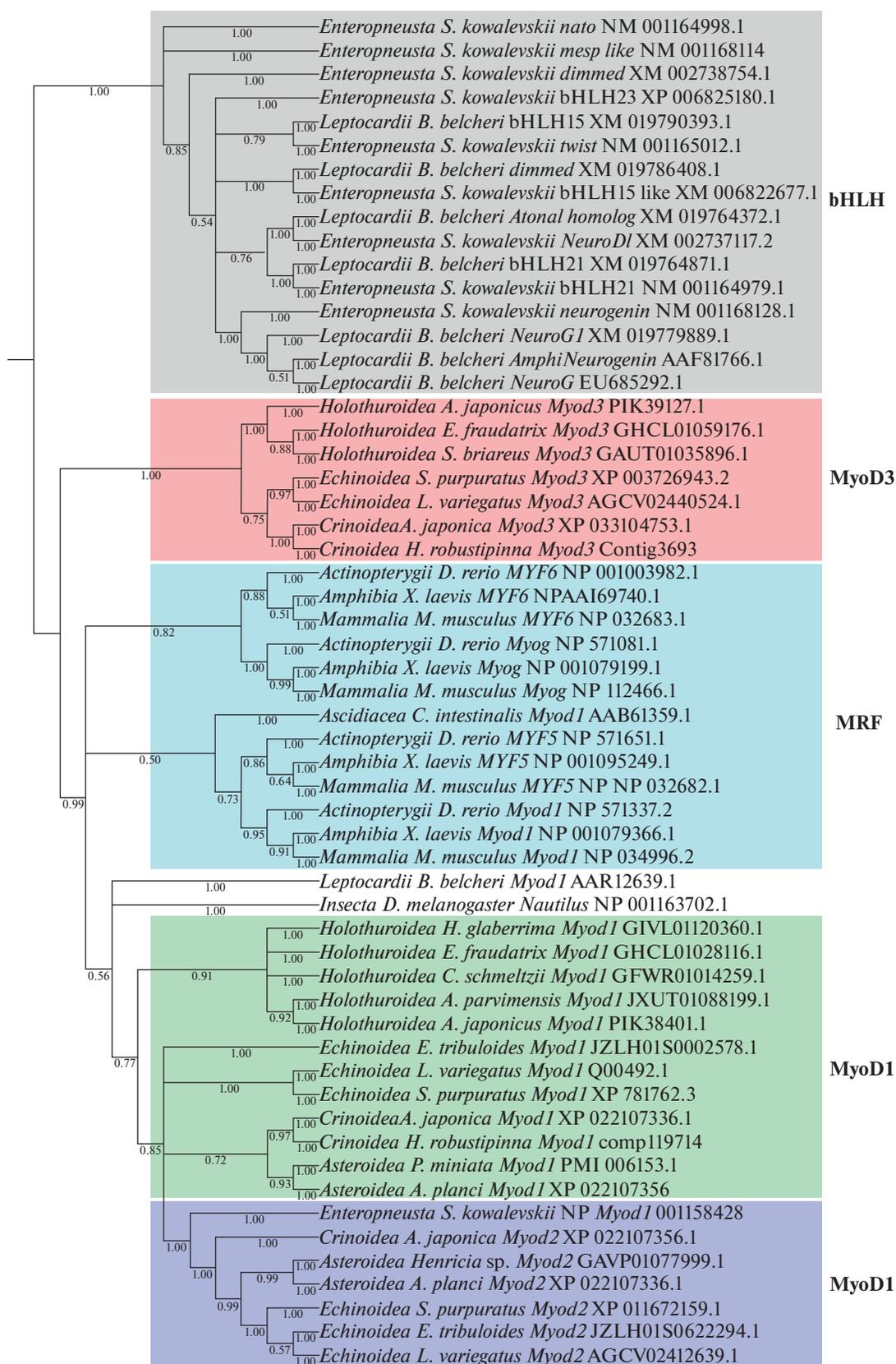


Рис. 2. Филогенетическое дерево дивергенции генов семейства MRF иглокожих и хордовых. Дерево сгенерировано с помощью метода MrBayes с использованием предполагаемых аминокислотных последовательностей белков. Значения в узлах дерева отображают Байесовские апостериорные вероятности (Bayesian posterior probabilities).

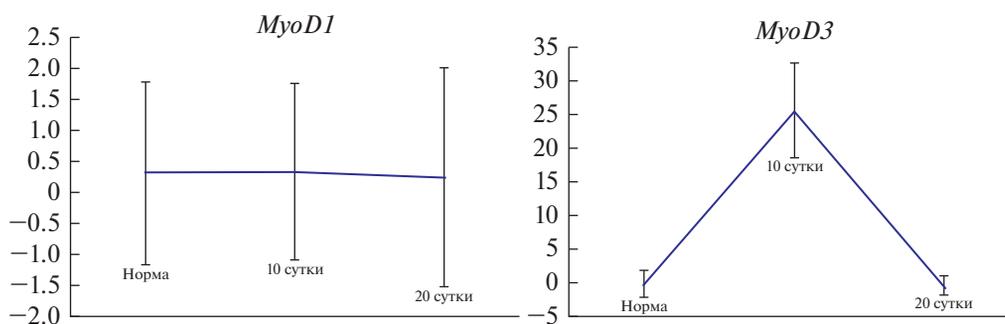


Рис. 3. Уровни экспрессии *MyoD1* и *MyoD3* в стенке тела и продольной мышечной ленте голотурии *Eupentacta fraudatrix* в норме и спустя 10 и 20 сут после поперечного разрезания амбулакра. Значения на оси ординат выражают изменение кратности (Fold change).

стях значительно отличались от таковых *MyoD1* у позвоночных и иглокожих, а также *MyoD2* у иглокожих (рис. 1).

На филогенетических деревьях, построенных методами MrBayes и RAxML-HP BlackBox, уровни поддержки (MrBayes posterior probabilities и bootstrap support levels, соответственно) в ключевых для данного исследования узлах чуть выше при первом алгоритме. Сила поддержки в большей степени зависит от типа анализируемых последовательностей: построения по аминокислотным последовательностям дают уровни поддержки выше (как MrBayes posterior probabilities, так и bootstrap support levels), чем по нуклеотидным. Однако топология деревьев в целом остается неизменной при использовании как разных типов последовательностей, так и разных алгоритмов. В качестве примера приведено филогенетическое дерево, построенное по аминокислотным последовательностям методом MrBayes (рис. 2).

Изучаемые гены и кодируемые ими белки по-разному группируются на филогенетических деревьях относительно транскрипционных факторов bHLH. Прежде всего, независимо от способа построения, последовательности *MyoD1* и *MyoD3* иглокожих достоверно разделяются. На построенных филогенетических деревьях гены *MyoD1* и кодируемые ими белки исследованных иглокожих образуют общую группу с членами семейства MRF хордовых. При этом выявленные последовательности *MyoD2* иглокожих входят в кластер *MyoD1*; *MyoD3* образуют обособленную группу, которая, тем не менее, имеет связь с генами семейства MRF (рис. 2). Все выявленные последовательности иглокожих и последовательности семейства MRF хордовых животных достоверно отделены от остальных транскрипционных факторов bHLH (рис. 2).

Анализ гомологии предполагаемых аминокислотных последовательностей изучаемых генов подтвердил результаты филогении. Наибольшее сходство выявлено между видами иглокожих по

соответствующим генам: *MyoD1* – 72%, *MyoD2* – 71% и *MyoD3* – 53%. Гомология предполагаемых аминокислотных последовательностей транскриптов *MyoD1* исследованных иглокожих с транскрипционными факторами семейства MRF и остальными членами bHLH позвоночных составила 56 и 35.7% соответственно. Приблизительно такой же уровень сходства показали и последовательности *MyoD2*. Гомология с белками MRF позвоночных составила 53%, а с другими белками bHLH – 32%. Наибольшие отличия характеризуют *MyoD3* иглокожих, сходство которых с белками семейства MRF составило 40%, а с остальными членами bHLH – 34%.

Исследование динамики экспрессии генов *MyoD1* и *MyoD3* при восстановлении продольной мышечной ленты у голотурии *E. fraudatrix*, проведенное для выявления роли генов MRF в регенерации иглокожих, показало, что эти гены различаются по уровням экспрессии как у интактных животных, так и на разных стадиях миогенеза (рис. 3). В норме референсные гены *Tub* и *EF1α* в среднем по трем запускам выходили на циклах 21 и 19 соответственно. В неповрежденных тканях ген *MyoD1* выходил в среднем на 26, а *MyoD3* – только на 32 цикле. При регенерации уровень экспрессии *MyoD1* не менялся и оставался на уровне нормы. Количество транскриптов *MyoD3* через 10 сут после повреждения увеличивалось в 25 раз, а через 20 сут возвращалось к значениям, близким к норме.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследование показало, что ген *MyoD1* присутствует у всех изученных иглокожих, за исключением голотурии *S. briareus* и морской звезды *Henricia* sp. Причиной отсутствия гена *MyoD1* могла быть его утрата. Однако, если учесть, что у остальных изученных иглокожих ген *MyoD1* присутствует и играет важную роль в поддержке скелетогенной линии как в процессе эмбриональ-

ного развития, так и в постнатальном периоде (Andrikou et al., 2013), то утрата этого консервативного гена представляется маловероятной. Другим объяснением может быть неполнота данных в транскриптомах *S. briareus* и *Henricia* sp. У этих видов анализировали только мРНК, находившуюся в яйцеклетках. Вероятно, ген *MyoD1* не относится к генам материнского эффекта и его транскрипты не накапливаются в половых клетках.

На построенных филогенетических деревьях гены *MyoD1* и кодируемые ими белки исследованных иглокожих образуют общую группу с членами семейства MRF хордовых и стоят максимально далеко от прочих транскрипционных факторов bHLH, что говорит об их явной принадлежности к MRF (рис. 2).

Данные по имеющимся геномам и транскриптомам показали, что у всех изученных иглокожих ген *MyoD1* кодирует четыре домена. Такую же доменную структуру имеют и ортологи *MyoD1* исследованных видов полухордовых и хордовых. В то же время наши исследования показали, что у морской звезды *P. miniata*, морского ежа *E. tribuloides* и голотурии *A. parvimensis* *MyoD1* не содержит С-концевой трансактивационный домен Myf5.

Нормальное развитие мышечной системы в отсутствие домена Myf5 или даже одного из транскрипционных факторов можно объяснить тем, что члены семейства MRF имеют сходные функции (Vaugh, Hunter, 2006). Ранее показано, что у позвоночных при нокауте одного из генов этого семейства мышцы развиваются нормально (Rudnicki et al., 1992), однако при инактивации двух генов миогенез не происходит, что указывает на частичное дублирование функций этих генов (Rudnicki et al., 1993). У беспозвоночных функции транскрипционных факторов, регулирующих развитие мышц, также перекрываются (Fukushige et al., 2007). У нематоды *Caenorhabditis elegans* гены *hhl-1*, *unc-120* и *hnd-1* (ортологи *MyoD1*, *MADS-box/SRF* и *HAND/bHLH-1* позвоночных соответственно) сообща регулируют развитие мышц в эмбриогенезе, однако утрата любого из них мало влияет на миогенез (Vaugh, Hunter, 2006). Показано, что ген *nautilus* — ортолог *MyoD1* у дрозофилы *D. melanogaster* также не является необходимым для эмбрионального миогенеза (Balagopalan et al., 2001). Весьма примечательно, что *hhl-1* и *nautilus* тоже не имеют Myf5 (Michelson et al., 1990). Вероятно, отсутствие трансактивационного домена в *MyoD1* у иглокожих *P. miniata*, *E. tribuloides* и *A. parvimensis* может компенсироваться работой других генов сети регуляции миогенеза.

Нормальное развитие мускулатуры у этих животных может достигаться не только за счет отличия доменной структуры транскрипционных факторов, но и благодаря их активации на разных

этапах морфогенетических процессов. В частности, у мышей Myf5 и MyoD1 сохранили сходную специфичность сайта связывания, но кодирующие их гены экспрессируются на разных этапах спецификации и дифференцировки клеток скелетных мышц. Включаясь в работу первым, Myf5 модифицирует хроматин в сайтах связывания Myf5, однако не взаимодействует с Pol II и не активировывает транскрипцию генов, тогда как MyoD1 связывается с теми же сайтами, но активно рекрутирует Pol II и активировывает транскрипцию генов (Conerly et al., 2016). Подобный механизм, где управление морфогенетическими процессами осуществляется за счет темпоральной последовательности активизации MyoD1 и других транскрипционных факторов, может присутствовать у *P. miniata* и *E. tribuloides*. Этим можно объяснить отсутствие нарушений в развитии при утрате трансактивационного домена.

Среди всех изученных иглокожих лишь у морской звезды *Henricia* sp. в транскриптоме присутствовал *MyoD2*. Найденный в геномах морских ежей *L. variegatus* и *E. tribuloides* морской звезды *A. planici* и морской лилии *A. japonica* ген *MyoD2* содержал участки, кодирующие домены N-TAD, basic myogenic и HLH. У голотурий данный ген не найден. Возможно, голотурии утратили его, однако это предположение нуждается в проверке на большем числе видов.

На построенных филогенетических деревьях последовательности *MyoD2* иглокожих составляют отдельную группу, входящую в один кластер вместе с *MyoD1* иглокожих и хордовых, а также с *MyoD1*, Myf5, Myog, Myf6 позвоночных, что говорит о явной принадлежности *MyoD2* к семейству MRF. Последовательность морской лилии *A. japonica*, ранее обозначенная как SUM-1-like (XP_033102045.1), на построенных деревьях вошла в группу MyoD2, в то время как последовательность XP_033101843.1, также обозначенная как SUM-1-like, вошла в группу MyoD1 (рис. 2).

Ген *MyoD3* и его транскрипты выявлены у голотурий, морских ежей и морских лилий. В то же время у всех исследованных видов морских звезд он отсутствовал, что, скорее всего, говорит о его утрате. Домен basic myogenic в *MyoD3* иглокожих сильно отличается от такового в *MyoD1* и *MyoD2* иглокожих и позвоночных главным образом заменой первой аминокислоты: лизина (*MyoD1* и *MyoD2* иглокожих) или аргинина (*MyoD1* позвоночных) на серин или валин. Лизин и аргинин — основные аминокислоты, они взаимозаменяемы для нормальной работы домена, в то время как валин (нейтральная гидрофобная аминокислота) и серин (нейтральная полярная аминокислота) отличаются по физико-химическим свойствам от

первых двух и различаются между собой (рис. 1). Данные различия ставят под вопрос работоспособность этого домена в MyoD3. В связи с чем MyoD3 не имеет возможности связываться с ДНК, поскольку именно домен basic myogenic отвечает за эту функцию (Lassar et al., 1991). Такие bHLH белки с нерабочим basic myogenic доменом относятся к группе *d*, члены которой выступают антагонистами bHLH белков группы *a*, в которую входят MyoD1 и MyoD2 (Van Doren et al., 1991, 1992). Необходимы дальнейшие исследования, чтобы выяснить, каким образом MyoD3 участвует в транскрипционных взаимодействиях.

На построенных филогенетических деревьях последовательности MyoD3 стоят отдельно от MRF, но все же образуют с ними одну большую обособленную от остальных транскрипционных факторов группу (рис. 2). Филогенетический анализ, сравнение предполагаемых аминокислотных последовательностей и результаты поиска через BLAST позволяют сделать вывод, что гены *MyoD3*, хотя и относятся к семейству MRF, все же имеют слабую гомологию с его представителями. Низкая гомология внутри группы *MyoD3* и столь большие различия в доменах наводят на мысль, что эти уникальные для иглокожих гены сильно дивергировали после дупликации.

Исследование показало различия в экспрессии и, вероятно, в функциях генов семейства MRF у голотурий. При регенерации мышц у *E. fraudatrix* экспрессия гена *MyoD3* увеличивалась значительно, в то время как число транскриптов гена *MyoD1* не изменялось. Это может указывать на особую роль *MyoD3* в регенерации мышцы и стенки тела у *E. fraudatrix*. Вероятно, ген *MyoD3* у голотурий может быть одним из регуляторов миогенеза. В связи с этим необходимы дальнейшие исследования его функций не только при регенерации, но и в ходе личиночного развития.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 21-74-30004.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.С. Гиричу и А.В. Бойко за помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Долматов И.Ю., Машанов В.С. Регенерация у голотурий. Владивосток: Дальнаука. 2007. 212 с.
- Долматов И.Ю., Бобровская Н.В., Гирич А.С. Иглокожие как модельные объекты для изучения механизмов регенерации // Вестн. СПбГУ. 2014. Сер. 3. Вып. 3. С. 96–112.
- Adams M., Celniker S., Holt R. et al. The genome sequence of *Drosophila melanogaster* // Science. 2000. V. 287. P. 2185–2195.
- Andrikou C., Iovene E., Rizzo F. et al. Myogenesis in the sea urchin embryo: the molecular fingerprint of the myoblast precursors // EvoDevo. 2013. V. 4. Art. № 33.
- Araki S., Saiga H., Makabe K., Satoh N. Expression of AMD 1, a gene for a MyoD 1-related factor in the ascidian *Halocynthia roretzi* // Roux's Arch. Dev. Biol. 1994. V. 203. P. 320–327.
- Atchley W., Fitch W., Bronner-Fraser M. Molecular evolution of the MyoD family of transcription factors // Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 1994. V. 91. P. 11522–11526.
- Balagopalan L., Keller C., Abmayr S. Loss-of-function mutations reveal that the *Drosophila nautilus* gene is not essential for embryonic myogenesis or viability // Dev. Biol. 2001. V. 231. P. 374–382.
- Baugh L., Hunter C. MyoD, modularity, and myogenesis: conservation of regulators and redundancy in *C. elegans* // Genes Dev. 2006. V. 20. P. 3342–3346.
- Bergstrom D., Tapscott S. Molecular distinction between specification and differentiation in the myogenic basic helix-loop-helix transcription factor family // Mol. Cell. Biol. 2001. V. 21. № 7. P. 2404–2412.
- Boyko A., Girich A., Tkacheva E., Dolmatov I. The *Eupentacta fraudatrix* transcriptome provides insights into regulation of cell transdifferentiation // Sci. Rep. 2020. V. 10. Art. № 1522.
- Buckingham M., Rigby P. Gene regulatory networks and transcriptional mechanisms that control myogenesis // Dev. Cell. 2014. V. 28 P. 225–238.
- Candia Carnevali M.D. Regeneration in Echinoderms: repair, regrowth, cloning // Invertebr. Surviv. J. 2006. V. 3. P. 64–76.
- Conerly M., Yao Z., Zhong J. et al. Distinct activities of Myf5 and MyoD indicate separate roles in skeletal muscle lineage specification and differentiation // Dev. Cell. 2016. V. 36. P. 375–385.
- Dehal P., Satou Y., Campbell R. et al. The draft genome of *Ciona intestinalis*: insights into chordate and vertebrate origins // Science. 2003. V. 298. P. 2157–2167.
- Dolmatov I. Development and evolution of the muscle system in the Echinodermata // Echinoderms: Durham –

- Proceedings of the 12th International Echinoderm Conference. 2010. P. 163–166.
- Dolmatov I., Afanasyev S., Boyko A. Molecular mechanisms of fission in echinoderms: transcriptome analysis // PLoS One. 2018. V. 13. Art. ID e0195836.
- Dolmatov I., Eliseikina M., Bulgakov T. et al. Muscle regeneration in the holothurian *Stichopus japonicus* // Roux's Arch. Dev. Biol. 1996. V. 205. P. 486–493.
- Dolmatov I., Ginanova T. Muscle regeneration in holothurians // Microsc. Res. 2001. V. 55. P. 452–463.
- Dolmatov I., Ivantey V. Histogenesis of longitudinal muscle bands in holothurians // RJDB. 1993. V. 24. P. 67–72.
- Fukushige T., Brodigan T., Schriefer L. et al. Defining the transcriptional redundancy of early bodywall muscle development in *C. elegans*: evidence for a unified theory of animal muscle development // Genes Dev. 2007. V. 20. P. 3395–3406.
- García-Arrarás J., Dolmatov I. Echinoderms: potential model systems for studies on muscle regeneration // Curr. Pharm. Des. 2010. V. 16. P. 942–955.
- García-Arrarás J., 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.
- Ginanova T. DNA synthesis during muscle regeneration in sea cucumber // Biol. Bull. 1998. V. 25. P. 9–13.
- Grounds M., Garrett K., Lai M. et al. Identification of skeletal muscle precursor cells *in vivo* by use of MyoD1 and myogenin probes // Cell Tissue Res. 1992. V. 267. P. 99–104.
- Guindon S., Dufayard J., Lefort V. et al. New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0 // Syst. Biol. 2010. V. 59. P. 307–321.
- Howard-Ashby M., Materna S., Brown C. et al. Gene families encoding transcription factors expressed in early development of *Strongylocentrotus purpuratus* // Dev. Biol. 2006. V. 300. P. 90–107.
- Ishibashi J., Perry R., Asakura A., Rudnicki M. MyoD induces myogenic differentiation through cooperation of its NH2- and COOH-terminal regions // J. Cell Biol. 2005. V. 171. P. 471–482.
- Karalaki M., Fili S., Philippou A., Kotsilieris M. Muscle regeneration: cellular and molecular events // In Vivo. 2009. V. 23. P. 779–796.
- Lanfear R., Frandsen P., Wright A. et al. PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses // Mol. Biol. Evol. 2016. V. 34. № 3. P. 772–773.
- Lassar A., Davis R., Wright W. et al. Functional activity of myogenic HLH proteins requires hetero-oligomerization with E12/E47-like proteins *in vivo* // Cell. 1991. V. 66. P. 305–315.
- Mashanov V., Dolmatov I., Heinzeller T. Transdifferentiation in holothurian gut regeneration // Biol. Bull. 2005. V. 209. № 3. P. 184–193.
- Mashanov V., Zueva O., Heinzeller T. Regeneration of the radial nerve cord in a holothurian: a promising new model system for studying post-traumatic recovery in the adult nervous system // Tissue Cell. 2008. V. 40. P. 351–372.
- Michelson A., Abmayr S., Bate M. et al. Expression of a MyoD family member prefigures muscle pattern in *Drosophila* embryos // Genes Dev. 1990. V. 4. P. 2086–2097.
- Mladenov P., Igdoura S., Asotra S. et al. Purification and partial characterization of an autotomy-promoting factor from the sea star *Pycnopodia helianthoides* // Biol. Bull. 1989. V. 176. P. 169–175.
- Pavlat G., Dominov J., Kegley K. et al. Regeneration of transgenic skeletal muscles with altered timing of expression of the basic helix-loop-helix muscle regulatory factor MRF4 // Am. J. Pathol. 2003. V. 162. P. 1685–1691.
- Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P. et al. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // Syst. Biol. 2012. V. 61. P. 539–542.
- Rudnicki M., Braun T., Hinuma S., Jaenisch R. Inactivation of MyoD in mice leads to up-regulation of the myogenic HLH gene Myf-5 and results in apparently normal muscle development // Cell. 1992. V. 71. P. 383–390.
- Rudnicki M., Schnegelsberg P., Stead R. et al. MyoD or Myf-5 is required for the formation of skeletal muscle // Cell. 1993. V. 75. P. 1351–1359.
- Singh K., Dilworth F. Differential modulation of cell cycle progression distinguishes members of the myogenic regulatory factor family of transcription factors // FEBS J. 2013. V. 280. P. 3991–4003.
- Van Doren M., Ellis H., Posakony J. The *Drosophila* *extramacrochaetae* protein antagonizes sequence-specific DNA binding by *daughterless* *achaete-scute* protein complexes // Development. 1991. V. 113. P. 245–255.
- Van Doren M., Powell P., Pasternak D. et al. Spatial regulation of proneural gene activity: auto- and cross-activation of *achaete* is antagonized by *extramacrochaetae* // Genes Dev. 1992. V. 6. P. 2592–2605.
- Venuti J., Goldberg L., Chakraborty T. et al. A myogenic factor from sea urchin embryos capable of programming muscle differentiation in mammalian cells // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 1991. V. 88. P. 6219–6223.
- Weintraub H., Dworki V., Verma I. et al. Muscle-specific transcriptional activation by MyoD // Genes Dev. 1991. V. 5. P. 1377–1386.
- White J., Scaffidi A., Davies M. et al. Myotube formation is delayed but not prevented in myoD-deficient skeletal muscle: studies in regenerating whole muscle grafts of adult mice // J. Histochem. Cytochem. 2016. V. 48. № 11. P. 1531–1544.
- Zhou Z., Bornemann A. MRF4 protein expression in regenerating rat muscle // J. Muscle Res. Cell Motil. 2001. V. 22. P. 311–316.

Gene Orthologs of Myogenic Regulatory Factors (MRF) Family and Their Possible Functions in Echinoderms

V. A. Nizhnichenko^a and I. Yu. Dolmatov^a

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

MRF family genes are found in all animals and play an important role in the development of the muscular system. The study of the available transcriptomes and genomes of different members of Echinodermata showed that they have orthologs of the vertebrate *MyoD* gene. Crinoids and echinoids have three genes: *MyoD1*, *MyoD2*, and *MyoD3*. Asteroids apparently lost the *MyoD3* gene, while holothurians lost *MyoD2*. In the holothurian *Eupentacta fraudatrix*, the expression of *MyoD3* was significantly increased during muscle regeneration, while the number of *MyoD1* transcripts did not change. This may indicate the involvement of *MyoD3* in the regulation of myogenesis in holothurians.

Keywords: MRF, *MyoD3*, muscular system, Echinodermata, holothurians, regeneration, development, myogenesis

УДК 502.4+574.91+595.351.4

МОРСКАЯ УТОЧКА *LEPAS PECTINATA* SPENGLER, 1793 (SCALPELLOMORPHA: LEPADIDAE) – НОВЫЙ ЗАНОСНЫЙ ВИД В ФАУНЕ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2022 г. А. А. Кепель*

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

*e-mail: aa_kepel@mail.ru

Поступила в редакцию 26.10.2021 г.

После доработки 24.12.2021 г.

Принята к публикации 27.12.2021 г.

Lepas (Anatifa) pectinata Spengler, 1793 – обычный представитель океанического обрастания в субтропических и тропических водах Мирового океана. Впервые сообщается о нахождении данного вида в зал. Петра Великого Японского моря. Изучены 117 экз., собранных на юго-западном побережье и островах этого залива в 2015–2020 гг. Обнаружение мелких особей и животных с науплиусами в мантийной полости свидетельствует о том, что *L. pectinata* успешно размножается в Японском море. Возрастающее количество морского антропогенного мусора, а также климатические и гидрологические условия способствуют тому, что *L. pectinata* стал сезонным заносным видом в составе фауны зал. Петра Великого.

Ключевые слова: зал. Петра Великого, Дальневосточный морской заповедник, *Lepas*, заносные виды, морской мусор

DOI: 10.31857/S0134347522030044

В российских водах Японского моря отмечено 5 видов морских уточек рода *Lepas* Linnaeus, 1758. Виды *L. beringiana* Pilsbry, 1911 и *L. hillii* (Leach, 1818) обнаружены только в обрастании судов, *L. anatifera* Linnaeus, 1758 и *L. anserifera* Linnaeus, 1767 встречались как на судах, так и на плавнике, а вид *L. gogolevi* Memmi, 1982 найден только на плавнике (Полтаруха и др., 2006).

При изучении видового состава обрастаний морского мусора, которое проводилось для контроля проникновения чужеродных видов в воды Дальневосточного морского заповедника, в собранных в 2015–2020 гг. материалах обнаружены морские уточки, не встречавшиеся ранее в российских водах Японского моря. Описанию этих находок посвящена настоящая работа.

Материал был собран при обследовании выбросов морского мусора на юго-западном побережье и островах зал. Петра Великого. Найденных животных фиксировали 70% раствором этанола. Для определения морских уточек использовали работу Г.Б. Зевинной (1982). У каждой особи с помощью штангенциркуля измеряли длину головки (*LC*) с точностью до 0.1 мм. Обработанный материал передан на хранение в Музей Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН (МИМВ).

Семейство Lepadidae Darwin, 1852

Род *Lepas* Linnaeus, 1758

Подрод *Lepas (Anatifa)* Bruguière, 1789

Вид *Lepas (Anatifa) pectinata* Spengler, 1793 (рис. 1)

Изученные материалы. Японское море, зал. Петра Великого: **б. Сивучья** – 42°28'15" с.ш., 130°47'16" в.д., 12.08.2015, на пластике, МИМВ № 42259 (2 экз., *LC* 11.7 мм); 42°27'47" с.ш., 130°46'38" в.д., 14.08.2015, на бамбуке, МИМВ № 42261 (1 экз., *LC* 14.2 мм); там же, 21.08.2015, на пластике, МИМВ № 42266 (1 экз., *LC* 13.0 мм); **мыс Островок Фальшивый** – 42°26'38" с.ш., 130°46'37" в.д., 13.08.2015, на полипропиленовом канате, МИМВ № 42260 (1 экз., *LC* 15.4 мм); там же, 16.08.2015, на бамбуке, МИМВ № 42262 (3 экз., *LC* 9.1–11.9 мм); там же, 17.08.2015, на бамбуке, МИМВ № 42263 (7 экз., *LC* 11.0–14.0 мм); на пластике, МИМВ № 42264 (2 экз., *LC* 8.0 и 10.0 мм); на пластике, МИМВ № 42265 (1 экз., *LC* 10.1 мм); **о-в Большой Пелис** – 42°40'22" с.ш., 131°27'45" в.д., 10.09.2016, на пластике, МИМВ № 42267 (1 экз., *LC* 24.4 мм); там же, 20.09.2016, на пластике, МИМВ № 42268 (2 экз.); там же, 23.09.2016, на пластике, МИМВ № 42269 (1 экз., *LC* 14.0 мм); на пластике, МИМВ № 42270 (1 экз., *LC* 18.0 мм); на пластике, МИМВ № 42271 (7 экз., *LC* 10.0–14.0 мм); на пластике, МИМВ № 42272 (3 экз., *LC* 5.0–9.0 мм); на пластике,

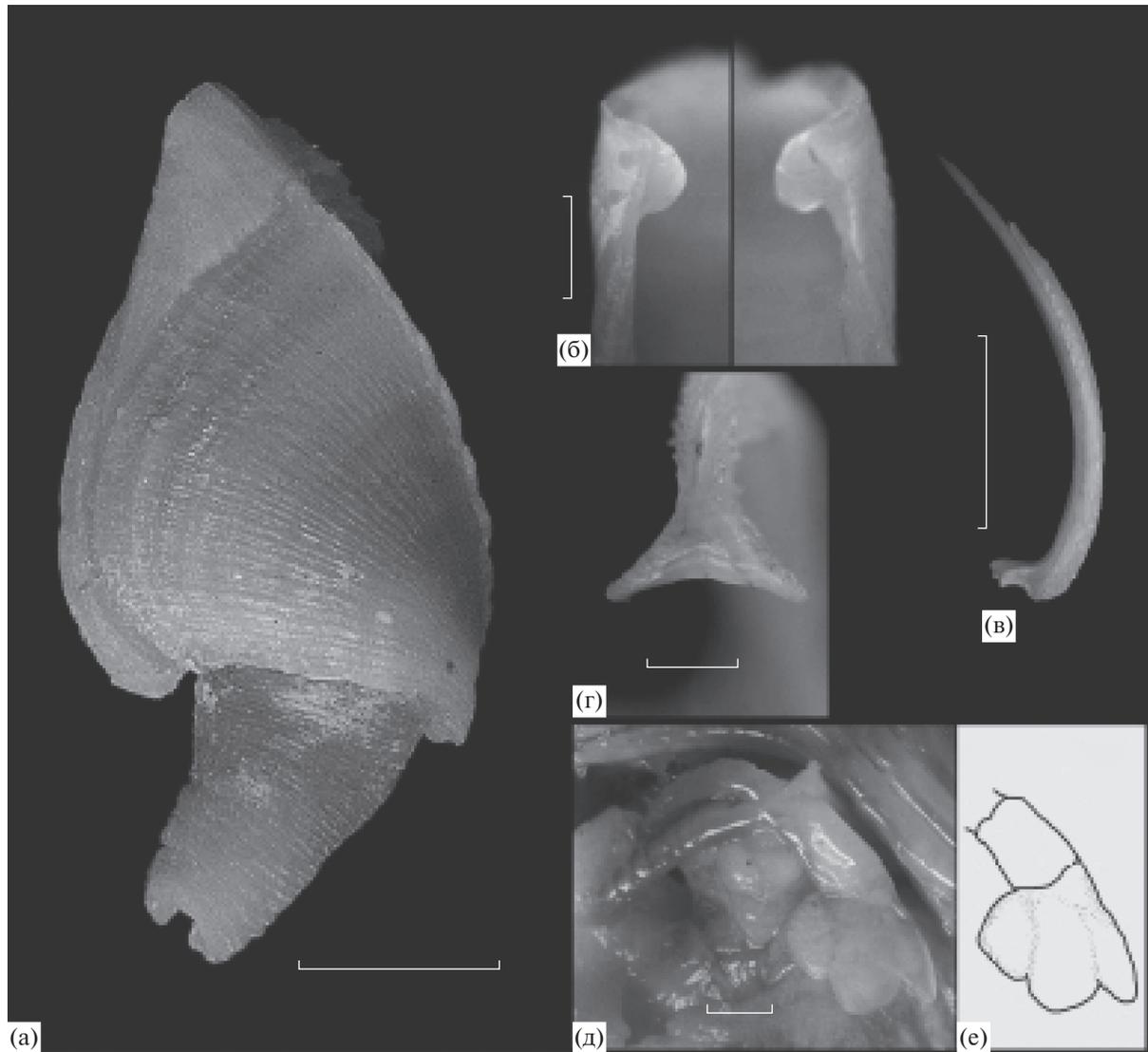


Рис. 1. Морская уточка *Lepas (Anatifa) pectinata* Spengler, 1793: а – общий вид (МІМВ № 42268); б – умбониальные зубы (МІМВ № 42263); в – карина (МІМВ № 42261); г – вилочка (МІМВ № 42261); д – правая усоножка первой пары с нитевидными придатками на основании (МІМВ № 42268); е – прорисовка нитевидных придатков. Масштаб: а, в – 5; б, г, д – 1 мм.

МІМВ № 42273 (2 экз., *LC* 7.0 и 12.0 мм); там же, 24.09.2016, на пластике, МІМВ № 42274 (15 экз., максимальная *LC* 16.5 мм); на пластике, МІМВ № 42275 (1 экз., *LC* 10.0 мм); на пластике, МІМВ № 42276 (3 экз., *LC* 7.9–10.4 мм); там же, 26.09.2016, на пластике, МІМВ № 42277 (6 экз., максимальная *LC* 15.0 мм); там же, 28.09.2016, на пластике, МІМВ № 42278 (2 экз., *LC* 15.6 и 19.3 мм); 42°39'18" с.ш., 131°27'29" в.д., 01.10.2016, на пластике, МІМВ № 42279 (1 экз., *LC* 11.0 мм); **о-в Попова** – 42°56'50" с.ш., 131°44'01" в.д., 12.08.2019, на пластике, МІМВ № 42280 (1 экз., *LC* 18.3 мм); там же, 13.08.2020, на пластике, МІМВ № 42282 (2 экз., *LC* 4.9 мм); на пластике, МІМВ № 42283 (3 экз., *LC* 3.8 мм); там же,

15.08.2020, на пластике, МІМВ № 42284 (12 экз., *LC* 6.5–12.3 мм); 42°58'23" с.ш., 131°44'38" в.д., 11.08.2020, на пластике, МІМВ № 42281 (36 экз., *LC* 2.7–14.0 мм).

Диагностические признаки. Имеется 5 хорошо развитых непрозрачных полностью обызвествленных табличек; таблички тесно прилегают друг к другу, покрыты радиальными ребрами, которые иногда несут многочисленные искривленные шипы (рис. 1а). Тергум имеет отчетливую выемку, в которую входит вершина скутума. Скутум с выступающим килем, идущим от пупка к вершине и отграничивающим узкое пространство запирающего края. На внутренней стороне обоих скутумов имеются умбониальные зубы (рис. 1б). Кари-

на округло изогнута, ее базальная часть образует вильчатое разветвление; зубцы вилочки короткие, расходятся под углом от 135° до 180° (рис. 1в, 1г). Имеются нитевидные и хвостовые придатки. Нитевидные придатки на основании усоножек первой пары короткие клиновидные, по 1–2 с каждой стороны тела, но могут отсутствовать (рис. 1д, 1е). Стебелек короткий.

Длина головки от 2.7 до 24.4 мм.

Основным видом субстрата, на котором селится *L. pectinata*, служит пластик, хотя иногда эти морские уточки встречаются на бамбуке и полипропиленовых канатах.

Морская уточка *L. pectinata* – один из основных представителей пелагического обрастания в субтропических бореальных и нотальных водах Мирового океана (Зевина, 1982). Встречается от 57° ю.ш. (у мыса Горн, Южный океан) до Берингова моря в Тихом океане и до 61° с.ш. (Берген, Норвегия) в Атлантике (Weisbord, 1979), но в основном обитает в районах с температурой воды на поверхности от 14.6 до 25.7°C (Зевина, 1971). В Японском море вид отмечен у о-ва Садо (Utinomi, 1970), в центральной части моря и к западу от прол. Лаперуза (Зевина, 1971). В Дальневосточном морском заповеднике в сборах обрастания морского мусора вид *L. pectinata* впервые был обнаружен в 2015 г. и регулярно встречался в последующие годы.

Скорость морских течений в Японском море колеблется от 50–80 см/с в области Цусимского течения до 12–20 см/с у побережья Кореи и Приморья, не превышая 10 см/с в остальной части моря (Юрасов, Яричин, 1991). Заносимый в Японское море из-за его пределов морской мусор должен преодолеть около 1100 км (без учета мандрирования течений), чтобы достичь зал. Петра Великого; при самых благоприятных обстоятельствах для этого потребуется не менее 2–3 мес.

У особей *L. pectinata*, обнаруженных в Дальневосточном морском заповеднике, минимальный размер головки составлял 2.7 мм. При темпе роста 0.37 мм/сут (Цихон-Луканина и др., 2001) морские уточки достигают такого размера через неделю после оседания на субстрат. Следовательно, можно с уверенностью говорить, что их оседание произошло в Японском море. Кроме того, в наших сборах присутствуют особи (МІМВ № 42274, собраны 23 сентября 2016 г. у о-ва Большой Пелис при температуре воды 18°C), в мантийной полости которых находятся науплиусы. Известно, что при температуре воды на поверхности выше 18°C продолжительность эмбрионального развития тепловодных усоножек раков составляет от нескольких суток до 2 нед. (Patel, 1959; Patel, Crisp, 1960; Inatsuchi et al., 2010), а личиночное развитие длится 1–3 нед. (Тарасов, Зевина, 1957). Следовательно, с момента оплодотворения данных осо-

бей прошло не более месяца и оплодотворение произошло в Японском море. На основании этого можно заключить, что в настоящее время *L. pectinata* стал обычным видом морских уточек в Японском море и успешно здесь размножается. Распространению этого вида способствует возрастающее количество дрейфующего в море пластикового мусора, который служит субстратом для прикрепления усоножек.

Встречаемость *L. pectinata* в зал. Петра Великого определяется особенностями гидрологии района. Летом затоки теплых субтропических вод (Никитин и др., 2002) способствуют заносу морских уточек в воды залива. Однако в течение полугодия температура поверхностного слоя воды в заливе ниже 10°C (Ластовецкий, Якунин, 1981), что препятствует выживанию *L. pectinata*. В результате к настоящему времени вид *L. pectinata* стал сезонным заносным видом в составе фауны зал. Петра Великого.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает свою признательность коллективу Дальневосточного морского заповедника, способствовавшему успешному проведению полевых работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зевина Г.Б. Распределение усоножек раков рода *Lepas* в Тихом океане // Комплексные исследования природы океана. 1971. Вып. 2. С. 162–176.
- Зевина Г.Б. Усоножие раки подотряда *Lepadomorpha* (*Cirripedia*, *Thoracica*) Мирового океана. Ч. II. Определители по фауне СССР. Вып. 133. Л.: Наука. 1982. 223 с.
- Ластовецкий Е.И., Якунин Л.П. Гидрометеорологическая характеристика Дальневосточного государственного морского заповедника // Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1981. С. 18–33.
- Никитин А.А., Лобанов В.Б., Данченков М.А. Возможные пути переноса теплых субтропических вод в район Дальневосточного морского заповедника // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 131. С. 41–53.
- Полтаруха О.П., Корн О.М., Пономаренко Е.А. Свободноживущие усоножие ракообразные и фасетотекты // Биота российских вод Японского моря. Владивосток: Дальнаука. 2006. Т. 5. 154 с.

- Тарасов Н.И., Зевина Г.Б. Усоногие раки (Cirripedia Thoracica) морей СССР. Фауна СССР. Ракообразные. Т. 6 (1). М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1957. 268 с.
- Цихон-Луканина Е.А., Резниченко О.Г., Николаева Г.Г. Экология беспозвоночных на плавнике в северо-западной части Тихого океана // Океанология. 2001. Т. 41. № 4. С. 550–555.
- Юрасов Г.И., Яричин В.Г. Течения Японского моря. Владивосток: ДВО АН СССР. 1991. 176 с.
- Inatsuchi A., Yamato S., Yusa Y. Effects of temperature and food availability on growth and reproduction in the neustonic pedunculate barnacle *Lepas anserifera* // Mar. Biol. 2010. V. 157. P. 899–905.
- Patel B. The influence of temperature on the reproduction and moulting of *Lepas anatifera* L. under laboratory conditions // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1959. V. 38. P. 589–597.
- Patel B., Crisp D.J. Rates of development of the embryos of several species of barnacles // Physiol. Zool. 1960. V. 33. № 2. P. 104–119.
- Utinomi H. Studies on the cirripedian fauna of Japan. IX. Distributional survey of thoracic cirripeds in the south-eastern part of the Japan Sea // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 1970. V. 17. № 5. P. 339–372.
- Weisbord N.E. Lepadomorph and verrucosomorph barnacles (Cirripedia) of Florida and adjacent waters, with an addendum on the Rhizocephala // Bull. Am. Paleontol. 1979. V. 76. № 306. P. 5–156.

The Goose Barnacle *Lepas pectinata* Spengler, 1793 (Scalpellomorpha: Lepadidae), a New Adventive Species in the Fauna of Peter the Great Bay, Sea of Japan

A. A. Kepel'

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

Lepas (Anatifa) pectinata Spengler, 1793 is a common member of marine fouling in subtropical and tropical waters of the world's oceans. This article is the first record of this species from Peter the Great Bay, Sea of Japan. A total of 117 specimens collected from the southwestern coast and the islands of the bay in 2015–2020 have been examined. The finding of small individuals and the presence of nauplii in mantle cavities indicate that *L. pectinata* reproduces successfully in the Sea of Japan. Due to the increasing amount of man-made marine litter, as well as climatic and hydrological conditions, *L. pectinata* has become a seasonal adventive species in the fauna of Peter the Great Bay.

Keywords: Peter the Great Bay, Far Eastern Marine Reserve, *Lepas*, adventive species, marine litter

Информация

DOI: 10.31857/S0134347522030111

В статье В.С. Кузьмина, Е.В. Волковой, Г.С. Су-
ховой “Холинергическая регуляция сократитель-
ной активности мышц стенки тела асцидии *Styela*
rustica (Linnaeus, 1767)”, опубликованной в журнале
“Биология моря”, 2012, том 38, № 3, с. 210–218, в от-
чете второго автора допущена ошибка. Следует
читать: Е.П. Волкова (Евгения Павловна Волкова).

В следующих ресурсах указаны неверные ини-
циалы:

<https://naukarus.com/holinergicheskaya-regulyatsiya-sokratitelnoy-aktivnosti-myshts-stenki-tela-astidii-styela-rustica-linnaeus-1767>

https://www.researchgate.net/publication/257852624_Cholinergic_regulation_of_body-wall_muscle_contraction_of_the_ascidian_Styela_rustica_Linnaeus_1767