



БИОЛОГИЯ МОРЯ



НАУКА
— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 50, номер 4, 2024

Оригинальные статьи

Гематологические особенности тресковых рыб (Gadidae) Северо-Западной Пацифики <i>Г. И. Пронина, А. М. Орлов, Д. В. Артеменков, С. П. Бомко, Е. В. Грицай, А. А. Матвеев</i>	257
Морфологическая изменчивость двурогих бычков рода <i>Enophrys</i> Swainson, 1839 (Cottidae) <i>Е. А. Поезжалова-Чегодаева</i>	266
Рационы и динамика массы тела ларги <i>Phoca largha</i> (Pallas, 1811) при содержании в морских вольерах открытого типа <i>А. Д. Басараба, П. В. Есипова, Е. А. Щербакова, И. О. Катин</i>	280
Использование батареи биотестов для оценки загрязнения морских донных осадков на примере залива Восток (зал. Петра Великого, Японское море) <i>Е. В. Журавель, М. А. Мазур, О. Т. Абдрахманова, М. А. Тюнина</i>	290
Изменение метаболизма двустворчатого моллюска <i>Anadara kagoshimensis</i> Tokunaga, 1906 (Bivalvia: Arcidae) в условиях апвеллинга в Черном море (экспериментальные данные) <i>О. Ю. Вялова</i>	301
Макроводоросли Унской губы Белого моря <i>Т. А. Михайлова, В. В. Халаман, П. А. Футоран, Н. В. Усов, Д. А. Аристов, В. С. Вишняков, Р. Е. Романов</i>	311

Краткие сообщения

Динамика численности клеток, интенсивность флуоресценции хлорофилла <i>a</i> и содержание фотосинтетических пигментов у <i>Thalassiosira nordenskioldii</i> Cleve 1873 (Bacillariophyta) при загрязнении среды медью <i>Ж. В. Маркина, А. В. Подоба, Т. Ю. Орлова</i>	320
--	-----

Хроника

К юбилею Нины Александровны Айздайчер — основателя коллекции культур морских одноклеточных водорослей в Национальном научном центре морской биологии ДВО РАН <i>Ж. В. Маркина</i>	325
--	-----

Contents

Volume 50, No 4, 2024

Original papers

Hematological Features of Codfishes (Gadidae) from the Northwest Pacific <i>G. I. Pronina, A. M. Orlov, D. V. Artemenkov, S. P. Bomko, E. V. Gritsai, A. A. Matveev</i>	257
Morphological Variation in Antlered Sculpins of the Genus <i>Enophrys</i> Swainson, 1839 (Cottidae) <i>E. A. Poezhalova-Chegodaveva</i>	266
Diet and Body Weight Dynamics in the Spotted Seal, <i>Phoca largha</i> (Pallas, 1811), Kept in Sea Pens <i>A. D. Basaraba, P. V. Esipova, E. A. Scherbakova, I. O. Katin</i>	280
Application of Test Battery for Assessing the Toxicity of Marine Sediments in Vostok Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan) <i>E. V. Zhuravel, M. A. Mazur, O. T. Abdrakhmanova, M. A. Tunina</i>	290
Metabolism Variations in the Bivalve Mollusk <i>Anadara Kagoshimensis</i> Tokunaga, 1906 (Bivalvia: Arcidae) under Upwelling Conditions in the Black Sea (Experimental Data) <i>O. Yu. Vialova</i>	301
A Checklist of Macroalgae from Unskaya Inlet, White Sea <i>T. A. Mikhaylova, V. V. Khalaman, P. A. Futoran, N. V. Usov, D. A. Aristov, V. S. Vishnyakov, R. E. Romanov</i>	311

Brief notes

Cell Number Dynamics, Chlorophyll a Fluorescence Intensity, and Photosynthetic Pigment Content in <i>Thalassiosira nordenskiöldii</i> Cleve 1873 (Bacillariophyta) Exposed to Environmental Copper Pollution <i>Zh. V. Markina, A. V. Podoba, T. Yu. Orlova</i>	320
---	-----

Chronicles

The anniversary of the birth of Nina Alexandrovna Aizdaicher, the founder of a collection of marine unicellular algae cultures at the Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences <i>Zh. V. Markina</i>	325
---	-----

УДК 591.111.1.597.555.5

ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ТРЕСКОВЫХ РЫБ (GADIDAE) СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ПАЦИФИКИ

© 2024 г. Г. И. Пронина¹ (ORCID: 0000-0002-0805-6784),
А. М. Орлов^{2, 3, 4, 5, 6} (ORCID: 0000-0002-0877-2553),
Д. В. Артеменков^{7, *} (ORCID: 0000-0002-9051-697X), С. П. Бомко⁸, Е. В. Грицай⁸,
А. А. Матвеев⁹ (ORCID: 0000-0003-2101-6207)

¹Российский государственный аграрный университет — Московская сельскохозяйственная академия им. К.А. Тимирязева (РГАУ-МСХА), Москва, 127550 Россия

²Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН (ИО РАН), Москва, 117218 Россия

³Дагестанский государственный университет (ДГУ), Махачкала, 367000 Россия

⁴Прикаспийский институт биологических ресурсов ДФИЦ РАН (ПИБР ДФИЦ РАН), Махачкала, 450077 Россия

⁵Томский государственный университет, Томск, 634050 Россия

⁶Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

⁷Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Москва, 105187 Россия

⁸Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО), Владивосток, 690091 Россия

⁹Камчатский филиал ВНИРО (КамчатНИРО), Петропавловск-Камчатский, 683000 Россия

*e-mail: dmitriy.artemenkov@gmail.com

Поступила в редакцию 20.10.2023 г.

После доработки 12.02.2024 г.

Принята к публикации 20.03.2024 г.

Исследованы гематологические параметры периферической крови тихоокеанского минтая *Gadus chalcogrammus* Pallas, 1814, тихоокеанской наваги *Eleginus gracilis* (Tilesius, 1810) и тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* Tilesius, 1810 из Охотского моря. Анализ лейкоцитарной формулы исследованных видов позволил выявить большую долю сегментоядерных нейтрофилов и миелоцитов у минтая, что свидетельствует о значительном потенциале их клеточного фактора врожденного иммунитета и большей активности кортикостероидных гормонов. Наиболее активный эритропоэз отмечен у *G. chalcogrammus*, вероятно, это связано с характерными для вида существенными вертикальными миграциями, сопряженными с резким изменением давления и необходимостью обеспечения организма кислородом. Высокий уровень лейкопоэза, выявленный у тихоокеанской наваги, возможно, определяется экологическими адаптациями вида к обитанию как в пресной, так и в морской воде.

Ключевые слова: минтай тихоокеанский *Gadus chalcogrammus*, навага тихоокеанская *Eleginus gracilis*, треска тихоокеанская *Gadus macrocephalus*, эритропоэз, лейкограмма, Охотское море

DOI: 10.31857/S0134347524040011

Семейство тресковых Gadidae — весьма разнообразная группа костистых рыб, насчитывающая 21 валидный вид в составе 11 родов (Fricke et al., 2023). В настоящее время вылов тресковых составляет 9–11% от мирового улова, уступая по объемам только рыбам семейств скумбриевые Scombridae, сельдевые Clupeidae и анчоусовые Engraulidae (FAO Fisheries ..., 2023).

Большинство тресковых населяют северную часть Атлантического океана (12 видов в составе 9 родов), некоторые виды — преимущественно центральную часть Атлантики (4 вида 2 родов). В Северном Ледовитом океане встречаются 2 вида родов *Arctogadus* и *Boreogadus* (последний отмечен также в северной части Берингова моря). В Южном полушарии обитает

лишь один представитель семейства — южная путассу *Micromesistius australis* Norman, 1937. В Северной Пацифике наиболее обычны три вида тресковых: тихоокеанская навага *Eleginus gracilis*, которая встречается и в прилегающей Арктике, тихоокеанская треска *Gadus macrocephalus* и тихоокеанский минтай *G. chalcogrammus*, последний также встречается в Арктике (Световидов, 1948; Андрияшев, 1954; Линдберг, 1971; Hart, 1973; Dunn, Matarese, 1984; Mecklenburg et al., 2018).

Такому широкому распространению рыб семейства Gadidae в районах с разными условиями обитания способствовало формирование у них ряда физиологических адаптаций, в связи с чем исследование физиологических особенностей тресковых приобретает особую актуальность.

Клетки эритроидного и лейкоцитарного рядов выполняют разнообразные физиологические и иммунологические функции. Эритроциты рыб — это эллипсоидальные ядросодержащие клетки разного размера (102–800 мкм) и продолжительности жизни (13–500 дней). Эритроциты рыб не теряют ядра в процессе дифференцировки эритроидных клеток и экспрессируют гены паттерн-распознающих рецепторов (PRR), включая представителей семейства Toll-подобных рецепторов (TLR) и белков распознавания пептидогликана (PGRP), которые играют важную роль во врожденном иммунитете, так как способны к распознаванию специфических патоген-ассоциированных молекулярных паттернов (PAMP). Показано, что эритроциты рыб реагируют на лиганды TLR, активируя синтез интерферона (ИФН) типа I и цитокинов ИЛ-8 и CCL-4, а также продукцию нитритов. Известно, что продукция ИФН типа I представляет собой четко выраженный индикатор, который связывает врожденный и адаптивный иммунные ответы у животных, эритроциты которых не утратили ядра в процессе дифференцировки (Заводский и др., 2022).

Головная почка является основным местом эритропоэза у костистых рыб. Процесс эритропоэза у них аналогичен процессу образования красных кровяных клеток у других позвоночных и включает те же предшественники. У рыб наблюдается слабый барьер между кроветворной тканью и циркулирующей кровью, в которой присутствуют многочисленные незрелые

клетки, часто составляющие более 10% всех эритроцитов (Witeska, 2013). Установлено, что в норме эритроциты не представляют собой однородную массу клеток, выявляемую при микроскопировании мазка или препарата нативных эритроцитов, а образуют систему, в которой закономерно сочетаются клетки разных возрастов, морфологии и функционального состояния (Липунова, Скоркина, 2004).

Рыбы — это тип животных, обладающих как врожденной, так и адаптивной иммунной системой. Врожденная клеточная защита рыб включает в себя, прежде всего, фагоциты: гранулоциты (в большей степени нейтрофилы) и моноциты/макрофаги. У рыб присутствуют обладающие противоопухолевой активностью неспецифические цитотоксические клетки, которые считаются аналогами естественных киллерных клеток млекопитающих (Микряков, Балабанова, 1979; Ellis, 2001; Fischer et al., 2006).

Лимфоциты (В- и Т-клетки) отвечают за распознавание специфических патогенов и инициирование адаптивного иммунного ответа. В-клетки участвуют в гуморальном ответе, Т-клетки отвечают за клеточно-опосредованный ответ. После активации специфическим антигеном в растворимой форме или в ассоциации с маркером МНС (главного комплекса гистосовместимости) на антигенпрезентирующих клетках (APC) В-клетки пролиферируют и дифференцируются в клетки долговременной памяти и плазматические клетки, секретирующие антитела (Галактионов, 2005; Sarantseva et al., 2016).

Особенности биологии и поведения рыб, а также специфика среды их обитания отражаются на составе эритроцитов и лейкоцитов. По соотношению отдельных типов клеток можно судить о физиологическом состоянии рыб, наличии или отсутствии биотических и абиотических стресс-факторов (Иванова, 1983; Головина, Тромбицкий, 1989; Житенева и др., 1989; Точилина, 1994; Микряков и др., 2001; Parish et al., 1986). Количество эритроцитов демонстрирует значительную сезонную изменчивость и зависит от активности рыб, температуры воды и концентрации растворенного кислорода, а также от других факторов окружающей среды. Оно также зависит от возраста, пола, питания и репродуктивного статуса

Таблица 1. Информация о пробах тресковых рыб семейства Gadidae

№	Вид	Длина общая, см	Масса, г	Дата поимки	№ траления	Широта, с. ш.	Долгота, в. д.	Глубина, м
1	<i>Gadus chalcogrammus</i>	43.5	468	19.06.2019	64	52°52.0′	155°31.2′	61.3
2		54.5	892	21.06.2019	81	53°21.9′	155°34.5′	59.8
3		50.9	799	21.06.2019	81	53°21.9′	155°34.5′	59.8
4	<i>Eleginus gracilis</i>	39.2	518	19.06.2019	64	52°52.0′	155°31.2′	61.3
5		25.9	108	20.06.2019	71	50°02.0′	155°43.4′	50.4
6	<i>Gadus macrocephalus</i>	34.6	424	21.06.2019	82	53°22.0′	155°48.0′	40.1
7		35.2	430	21.06.2019	82	53°22.0′	155°48.0′	40.1

и может отличаться в разных популяциях одного и того же вида. Как и у других позвоночных, эритроциты рыб содержат тетрамерные гемоглобины с разным сродством к кислороду, оно ниже у видов, живущих в хорошо насыщенной кислородом воде, и выше у испытывающих гипоксию. Часто в крови присутствуют несколько изоформ гемоглобина с разным сродством к кислороду, что считается адаптацией к переменной концентрации кислорода в воде. Эритроциты рыб чувствительны к загрязнению окружающей среды, и могут быть использованы в качестве биоиндикатора токсичности (Witeska, 2013).

Выявлено, что гранулярные лейкоциты — нейтрофилы, эозинофилы и базофилы — могут отражать тенденции в кратковременных, но интенсивных изменениях внутренней среды под влиянием внешних условий. Тогда как агранулоциты — лимфоциты и моноциты — являются маркерами хронического воздействия на организм. Это обусловлено длительными сроками циркуляции агранулярных клеток белой крови (Колесник и др., 2019). Анализ крови может быть информативным для выявления патологических процессов у рыб, хотя надежной интерпретации гемограмм рыб часто препятствует отсутствие эталонных значений (Clauss et al., 2008).

Цель работы — исследование гематологических параметров периферической крови у трех североатлантических видов рыб семейства Gadidae (*G. chalcogrammus*, *E. gracilis* и *G. macrocephalus*) и выявление их физиологических особенностей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала для изучения клинических показателей крови рыб семейства Gadidae проводили в июне—июле 2019 г. в ходе научно-исследовательских работ на борту НИС “Профессор Кагановский” в Охотском море (50°2′А—57°39.8′А с. ш., 154°17.2′А—156°40.8′А в. д.). При проведении траловых работ использовали донный трал ДТ 27.1/33.7 м (27.1 м — длина верхней подборы и 33.7 м — периметр устья) со стандартным горизонтальным раскрытием 16.26 м и мелкой ячейной вставкой 10 мм в кутце.

Для проведения клинических исследований из уловов четырех тралений взяты 7 проб: минтай тихоокеанский — 3 экз., навага — 2 экз., треска тихоокеанская — 2 экз. (табл. 1). Пробы крови брали из хвостовой артерии свежесловленных рыб. Сразу изготавливали препараты мазков крови на предметных стеклах в двух повторностях на одну пробу. Затем мазки крови высушивали в темном проветриваемом месте до исчезновения влажного блеска. Высушенные препараты, обернув в бумагу, хранили при комнатной температуре и транспортировали в лабораторию для анализа (Иванов и др., 2013).

Состав эритроцитов и лейкоцитов определяли в препаратах периферической крови, окрашенных по Паппенгейму (Иванов и др., 2013). В каждом препарате определяли содержание основных типов клеток и относительное их количество под цифровым микроскопом Optika DM-15 (Польша) с увеличением 10×60. Идентификацию форменных элементов крови проводили по классификации Н.Т. Ивановой (1983). Результаты исследований обработаны стандартным пакетом программ (Statistica v. 12)

Таблица 2. Параметры периферической крови трех видов рыб семейства Gadidae

Показатели	Вид		
	<i>Gadus chalcogrammus</i>	<i>Eleginus gracilis</i>	<i>Gadus macrocephalus</i>
Эритрограмма, %			
Гемоцитобласты, эритробласты	0.3±0.3	—	—
Нормобласты	2.5±1.8	1.1±0.2	1.0±0.3
Базофильные эритроциты	9.3±1.4^{МТ}	5.1±1.3	2.3±0.7^{МТ}
Сумма зрелых и полихроматофильных эритроцитов	87.9±1.6^{МТ}	93.8±3.9	96.7±1.2^{МТ}
Лейкоцитарная формула, %			
Миелобласты	—	0.4±0.3	—
Промиелоциты	1.4±0.1	—	0.3±0.3
Миелоциты	4.0±0.7^{МТ, МН}	1.0±0.2	0.7±0.2
Метамиелоциты	3.9±2.1	2.8±0.3	2.3±0.9
Палочкоядерные нейтрофилы	1.7±0.9	5.1±2.5	—
Сегментоядерные	4.3±0.3	4.5±0.3	1.3±0.7^{МТ, НТ}
Эозинофилы	—	—	—
Базофилы	1.0±0.5	0.5±0.5	0.7±0.3
Моноциты	2.0±1.5	1.0±0.3	1.3±0.9
Лимфоциты	81.7±1.7^{МТ}	84.7±3.8	93.4±1.8^{МТ}

Примечание. “—” — клетки не обнаружены; разность достоверна при $p \leq 0.05$ по сравнению с относительным количеством типов клеток (выделено жирным шрифтом): МТ — между минтаем и треской; МН — между минтаем и навагой; НТ — между навагой и треской.

с использованием t-теста при уровне достоверности $p < 0.05$, поскольку выборки прошли тест Колмогорова—Смирнова на нормальность распределения.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В эритрограмме доля созревающих клеток составила 3.3–12.1% (табл. 2), на базофильные эритроциты пришлось от 2.3±0.7% у трески до 9.3±1.4% у минтая, на нормобласты — от 1.0±0.3 до 2.5±1.8% соответственно. Самой многочисленной группой были зрелые эритроциты, которые составляли от 87.9±1.6% у минтая до 96.7±1.2% у трески.

Состав лейкоцитов у минтая, наваги и трески представлен теми же типами клеток (табл. 2), что и у пресноводных видов рыб: лимфоциты (диаметр 5.0 мкм), бластные клетки (диаметр 8.5–11.0 мкм), моноциты и нейтрофилы (диаметр 10.0–12.5 мкм). Основную долю в лейкоцитарной формуле составляют лимфоциты

(от 81.7±1.7% у минтая до 93.4±1.8% у трески). Далее в порядке убывания следуют сегментоядерные и палочкоядерные нейтрофилы (в сумме), все миелоцитные формы клеток (в сумме) и моноциты.

Метамиелоциты — это стадия гранулоцитов (микрофагов), участвующих в реакциях фагоцитоза. Доля миелоцитов у минтая значимо выше в сравнении с навагой ($t = 4.12$ при $p < 0.054$) и треской ($t = 4.37$ при $p < 0.049$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Рассматриваемые виды тресковых рыб (Gadidae) были представлены особями средних и крупных размеров. Минтай тихоокеанский *Gadus chalcogrammus* — планктонофаг, навага тихоокеанская *Eleginus gracilis* — бентофаг и треска тихоокеанская *Gadus macrocephalus* — некто-бентофаг. Первый вид ведет бенто-пелагический образ жизни, встречается на глубинах от 0 до 1280 м с оптимальным диапазоном

30590 м, но более обычен в батиметрическом диапазоне от 50 до 250 м (Orlov, Tokranov, 2019). Ареал минтая в Пацифике простирается от вод Кореи, Японии и центральной Калифорнии на юге до Берингова пролива на севере; в Арктике и смежной Северной Атлантике *G. chalcogrammus* встречается до моря Бофорта на востоке и до вод Норвегии на западе (Orlov et al., 2021). Навага — типичный донный вид, широко распространенный на шельфе Северной Пацифики от берегов Кореи в Желтом море и зал. Пьюджет Саунд (США) на юге до Берингова пролива на севере; в Северном Ледовитом океане встречается от устья Лены в Восточно-Сибирском море до прол. Диз (Dease Strait) в Канадской Арктике (Chikurova et al., 2023). На большей части ареала обычно не опускается глубже 60 м, но в Японском море поимки *E. gracilis* зарегистрированы на глубине 200 м; может заходить довольно высоко вверх по течению рек и ручьев (Дубровская, 1954; Devries, 1982; Wolotira, 1985). Характер распространения тихоокеанской трески напоминает таковой наваги, но в Арктике *G. macrocephalus* встречается лишь в южной части Чукотского моря, прилегающей к Берингову проливу (Cooper et al., 2023). Тихоокеанская треска в Северной Пацифике зарегистрирована на тех же глубинах, что и минтай — от 0 до 1280 м, но оптимальными для этого вида являются глубины от 10 до 390 м (Orlov, Tokranov, 2019). Адаптационные особенности рассматриваемых видов к обитанию в пределах пространственных ареалов с разными термическими условиями и в широких батиметрических диапазонах отражаются на составе их эритроцитов и лейкоцитов, а соотношение отдельных типов клеток может характеризовать их физиологическое состояние.

Размеры и морфология клеток эритроидного ряда у минтая, наваги и трески (рис. 1) аналогичны этим характеристикам у других видов костистых рыб (Иванова, 1983; Головина, Тромбицкий, 1989). Среди клеток крови отмечены эритробласты (за исключением наваги и трески), нормобласты, базофильные эритроциты и зрелые полихроматофильные эритроциты (табл. 2).

Высокая доля молодых эритроцитов в периферической крови минтая свидетельствует о достаточно активном эритропоэзе, что оказалось не типичным для наваги и трески

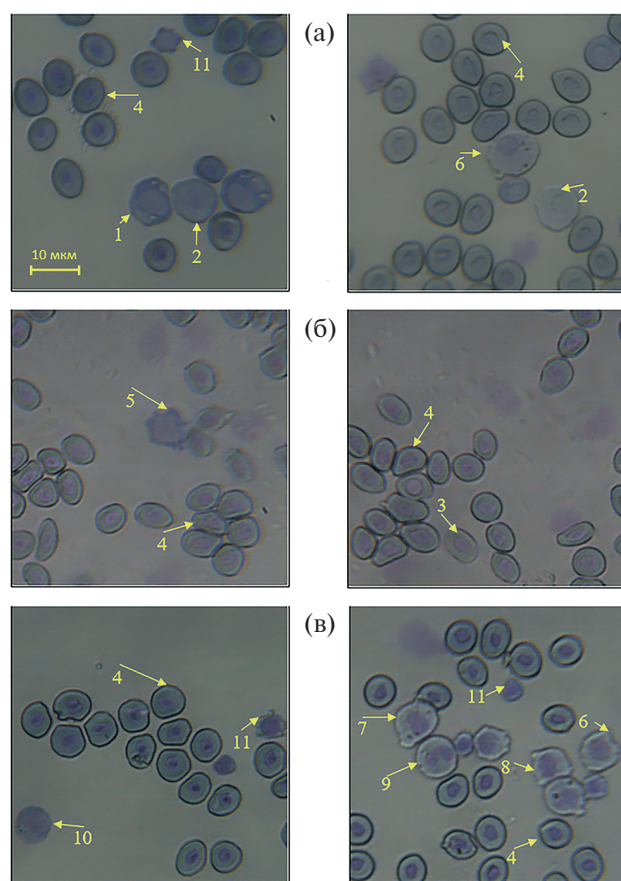


Рис. 1. Клетки крови минтая *Gadus chalcogrammus* (а), наваги *Eleginus gracilis* (б) и трески *Gadus macrocephalus* (в). Масштаб: 10 мкм. Условные обозначения: 1 — эритробласты, 2 — нормобласты, 3 — базофильные эритроциты, 4 — зрелые и полихроматофильные эритроциты, 5 — миелобласты, 6 — миелоциты, 7 — метамиелоциты, 8 — палочкоядерные нейтрофилы, 9 — сегментоядерные нейтрофилы, 10 — моноциты и 11 — лимфоциты.

(Головина, 1996). После периодов массового нереста, происходящего с февраля по начало марта у наваги и с марта по конец апреля у трески и минтая, в течение месяца длится физиологическое состояние покоя и восстановления, а затем период интенсивного нагула и кормления (Фадеев, 2005). Известно, что минтай совершает суточные кормовые вертикальные миграции от дна к поверхности моря в ночное время и в обратном направлении днем (Cohen et al., 1990); активный эритропоэз, вероятно, характеризует необходимую для этого физиологическую адаптацию. Такой же особенностью обладают многие другие планктонофаги, например, представители семейств Berycidae и Paralepididae. У них вертикальные миграции сопровождаются существенным изменением

давления и уровня обеспеченности организма кислородом (Пронина и др., 2021; Никитенко и др., 2022). Большое число незрелых клеток эритроидного ряда крови у минтая, вероятно, связано с необходимостью поддержания требуемого уровня кислорода в организме во время пищевых вертикальных миграций. У наваги и трески такого высокого содержания незрелых клеток эритроидного ряда не наблюдалось.

Следует заметить, что контроль количества эритроцитов в периферической крови осуществляется выделяемыми в кровь эритропоэтинами и ингибиторами эритропоэза, уровень которых определяется, прежде всего, обеспеченностью организма кислородом и интенсивностью обменных процессов (Федоров, 1976). Вероятно, повышенный уровень эритропоэтинов у минтая стимулирует эритропоэз и долю созревающих клеток.

Более высокая чем у трески доля зрелых сегментоядерных нейтрофилов в лейкограмме у минтая свидетельствует о большей фагоцитарной активности и о значительном потенциале клеточного фактора врожденного иммунитета. На эту же особенность указывают миелоидные формы клеток минтая. Ранее отмечалось, что пониженная температура воды и ее загрязненность органическими веществами стимулируют лейкопоэз за счет фагоцитирующих форм (Иванов и др., 2018). По нашим данным, увеличение доли бластных форм лейкоцитов наблюдается и у наваги, которая способна обитать в пресной воде (табл. 2).

Регуляция числа лейкоцитов осуществляется посредством гормонов, главным образом кортикостероидов, интенсивность секреции которых регулируется адренокортикотропным гормоном (Barton, 2002). Следовательно, можно предположить, что у минтая более активный, чем у наваги и трески лейкопоэз на фоне существенной доли незрелых лейкоцитов, обусловлен повышенным содержанием кортикостероидных гормонов.

Отсутствие эозинофилов у всех изучаемых видов рыб характеризует чистый паразитарный фон среды обитания исследованных особей. Известно, что эозинофилы появляются в крови как ответ на гельминтные инвазии или при аллергических реакциях (Иванов и др., 2018).

На физиологическую норму рассматриваемых видов тресковых указывает также присутствие

небольшой доли базофилов (от 0.5% у наваги и до 1.0% у минтая). Функцией базофилов является участие в иммунных реакциях за счет медиаторов воспаления, содержащихся в специфических гранулах (Иванов и др., 2013; Пронина, Корягина, 2015).

Таким образом, результаты изучения состава клеток эритроидного ряда показывают более активный эритропоэз у минтая, что, вероятно, является адаптацией вида к существенным вертикальным миграциям, сопряженным с резким изменением давления и необходимостью обеспечения организма кислородом. Состав лейкоцитов указывает на лимфоидный характер периферической крови минтая, наваги и трески. Большие доли зрелых сегментоядерных нейтрофилов и миелоцитов в лейкограмме минтая свидетельствуют о значительном потенциале его клеточного фактора врожденного иммунитета.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность капитану и экипажу НИС “Профессор Кагановский” за помощь и активное содействие в сборе научной информации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджетов институтов. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Комиссия по биоэтике ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (Протокол № 19 от 16.03.2024 г.) констатирует, что исследования проведены в соответствии с требованиями Европейской конвенции по защите позвоночных животных, используемых в экспериментальных и других научных целях (ETS № 123, Страсбург, 1986).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андрияшев А.П. Рыбы северных морей СССР. Л.: АН СССР, 1954. 566 с.

- Галактионов В.Г. Эволюционная иммунология: учебное пособие. М.: Академкнига, 2005. 408 с.
- Головина Н.А., Тромбицкий И.Д. Гематология прудовых рыб. Кишинев: Штиинца, 1989. 156 с.
- Головина Н.А. Морфофункциональная характеристика крови рыб – объектов аквакультуры: автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1996. 53 с.
- Дубровская Н.В. Биология и промысел дальневосточной наваги: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Мосрыбвуз, 1954. 15 с.
- Житенева Л.Д., Полтавцева Т.Г., Рудницкая О.А. Атлас нормальных и патологически измененных клеток крови рыб. Ростов н/Д.: Ростов, 1989. 111 с.
- Заводский Р.Ю., Шевченко Ю.А., Конева О.Ю. и др. Иммунорегуляторная роль эритроидных ядро-содержащих клеток // Иммунология. 2022. № 1. С. 103.
- Иванов А.А., Пронина Г.И., Корягина Н.Ю., Петрушин А.Б. Клиническая лабораторная диагностика в аквакультуре. Методические указания. М.: ТСХА, 2013. 50 с.
- Иванов А.А., Пронина Г.И., Корягина Н.Ю. Гематология пойкилотермных гидробионтов. Иркутск: Мегапринт, 2018. 133 с.
- Иванова Н.Т. Атлас клеток крови рыб. М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1983. 184 с.
- Колесник Е.А., Нохрин Д.Ю., Грибовский Ю.Г. и др. Оценка лейкоцитарного профиля промысловой рыбы из озер Челябинской области // Аграрный вестн. Урала. 2019. № 8 (187). С. 39–44. https://doi.org/10.32417/article_5d908b85dcb853.25473638
- Линдберг Г.У. Определитель и характеристика семейств рыб мировой фауны. Л.: Наука, 1971. 472 с.
- Липунова Е.А., Скоркина М.Ю. Система красной крови. Сравнительная физиология: Монография. Белгород: Изд-во БелГУ, 2004. 216 с.
- Микряков В.Р., Балабанова Л.В. Клеточные основы иммунитета у рыб. Физиология и паразитология пресноводных животных. Л.: Наука, 1979. С. 57–64.
- Микряков В.Р., Балабанова Л.В., Заботкина Е.А. и др. Реакция иммунной системы рыб на загрязнение воды токсикантами и закисление среды. М.: Наука, 2001. 126 с.
- Никитенко А.И., Пронина Г.И., Орлов А.М. и др. О периферической крови у трех видов рыб с разной экологией (Scombridae и Berycidae) // Изв. РАН. Сер. биол. 2022. № 6. С. 1–6. doi 10.31857/S1026347022060117
- Пронина Г.И., Корягина Н.Ю. Референсные значения физиолого-иммунологических показателей гидробионтов разных видов // Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. 2015. № 4. С. 103–108.
- Пронина Г.И., Орлов А.М., Артеменков Д.В. Параметры периферической крови двух видов глубоководных рыб семейства Веретенниковых (Paralepididae) // Изв. РАН. Сер. биол. 2021. № 4. С. 444–448. doi 10.31857/S1026347021030139
- Световидов А.Н. Трескообразные. Фауна СССР. Рыбы. Т. 9. Вып. 4. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1948. 221 с.
- Точилина Л.В. Лейкоцитарная формула морских рыб // Гидробиол. журн. 1994. Т. 30. № 3. С. 50–57.
- Фадеев Н.С. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2005. 366 с.
- Федоров Н.А. Нормальное кроветворение и его регуляция. М.: Медицина, 1976. 544 с.
- Barton B.A. Stress in fishes: a diversity of responses with particular reference to changes in circulating corticosteroids // Integr. Comp. Biol. 2002. V. 42. № 3. P. 517–525.
- Chikurova E.A., Orlov A.M., Shchepetov D.M., Orlova S.Y. Separated by space and time but united by kinship: Phylogeographical and phylogenetic history of two species of *Eleginus* (Gadidae) based on the polymorphism of *Cyt b* mitochondrial DNA gene // J. Ichthyol. 2023. V. 63. № 2. P. 216241. <https://doi.org/10.1134/s0032945223020042>
- Clauss T.M., Dove A.D.M., Arnold J.E. Hematologic disorders of fish // Vet. Clin. North Am.: Exot. Anim. Pract. 2008. V. 11. № 3. P. 445–462.
- Cohen D.M., Inada T., Iwamoto T., Scialabba N. FAO Species Catalogue. V. 10. Gadiform Fishes of the World (Order Gadiformes): an Annotated and Illustrated Catalogue of Cods, Hakes, Grenadiers and Other Gadiform Fishes Known to Date // FAO Fisheries Synopsis. № 125. V. 10. Rome: FAO, 1990.
- Cooper D.W., Cieciel K., Copeman L. et al. Pacific cod or tikhookeanskaya treska (*Gadus macrocephalus*) in the Chukchi Sea during recent warm years: Distribution by life stage and age-0 diet and condition // Deep Sea Res. Part II. 2023. V. 208. Art. ID 105241. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2022.105241>
- Devries A.L. Biological antifreeze agents in coldwater fishes // Comp. Biochem. Physiol. Part A: Physiol. 1982. V. 73. № 4. P. 627–640.

- Dunn J.R., Matarese A.C. Gadidae: Development and Relationships. New York: Am. Soc. Ichthyologists Herpetologists, 1984. P. 283–299.
- Ellis A.E. Innate host defense mechanisms of fish against viruses and bacteria // Dev. Comp. Immunol. 2001. V. 25. P. 827–839.
- FAO Fisheries and Aquaculture: FishStatJ – Software for Fishery and Aquaculture Statistical Time Series. <https://www.fao.org/fishery/en/statistics/software/fishstatj>. Accessed September 19, 2023.
- Fischer U., Utke K., Somamoto T. et al. Cytotoxic activities of fish leucocytes // Fish Shellfish Immunol. 2006. V. 20. P. 209–226. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2005.03.013>
- Fricke R., Eschmeyer W.N., Fong J.D. Eschmeyer's catalog of fishes: genera/species by family/subfamily. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp> Accessed September 28, 2023.
- Hart J.L. Pacific Fishes of Canada // Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada. V. 180. Ottawa: Fish. Res. Board Can., 1973.
- Mecklenburg C.W., Lynghammar A., Johannesen E. et al. Marine fishes of the Arctic Region. V. 1. CAFF Monitoring Series Report 28. Akureyri, Iceland: Conservation of Arctic Flora and Fauna, 2018.
- Orlov A.M., Rybakov M.O., Vedishcheva E.V. et al. Walleye pollock *Gadus chalcogrammus*, a species with continuous range from the Norwegian Sea to Korea, Japan, and California: new records from the Siberian Arctic // J. Mar. Sci. Eng. 2021. V. 9. Art. ID 1141. <https://doi.org/10.3390/jmse9101141>
- Orlov A.M., Tokranov A.M. Checklist of deep-sea fishes of the Russian northwestern Pacific Ocean found at depths below 1000 m // Prog. Oceanogr. 2019. V. 176. Art. ID 102143. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102143>
- Parish N., Wrathmell A., Hart S., Harris J.E. The leucocytes of the elasmobranch *Scyliorhinus vanicula* L. – a morphological study // J. Fish. Biol. 1986. V. 28. № 5. P. 545–561. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1986.tb05192.x>
- Sarantseva K.A., Laktionova L.V., Reutova E.V. et al. Immunology: immune response as leading protection factor against cancer // Zlokach. Opukholi. 2016. V. 2. P. 5–14. <https://doi.org/10.18027/2224-5057-2016-2-5-14>
- Witeska M. Erythrocytes in teleost fishes: a review // Zool. Ecol. 2013. V. 23. № 4. P. 275–281. <https://doi.org/10.1080/21658005.2013.846963>
- Wolotira R.J. Saffron Cod (*Eleginus gracilis*) in Western Alaska: The Resource and Its Potential // NOAA Technical Memorandum NMFS F/NWC-79, Seattle, Wash.: U.S. Department of Commerce, 1985.

Hematological Features of Codfishes (Gadidae) from the Northwest Pacific

G. I. Pronina^a, A. M. Orlov^{b, c, d, e, f}, D. V. Artemenkov^g, S. P. Bomko^h,
E. V. Gritsai^h, and A. A. Matveevⁱ

^aRussian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (RSAU-MTAA),
Moscow, 127550 Russia

^bShirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117218 Russia

^cDagestan State University, Makhachkala, 367000 Russia

^dCaspian Institute of Biological Resources, Dagestan Federal Research Center, Russian Academy of Sciences,
Makhachkala, 367000 Russia

^eTomsk State University, Tomsk, 634050 Russia

^fSevertsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

^gRussian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Moscow, 105187 Russia

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

ⁱKamchatka Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (KamchatNIRO),
Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000 Russia

Hematological parameters of the peripheral blood of the walleye pollock *Gadus chalcogrammus* Pallas, 1814, saffron cod *Eleginus gracilis* Tilesius, 1810, and Pacific cod *Gadus macrocephalus* Tilesius, 1810 from the Sea of Okhotsk were studied. An analysis of the leukogram of the studied species revealed a large portion of segmented neutrophils and myelocytes in walleye pollock, which indicates a significant potential of the cellular factor of its innate immunity and a greater activity of corticosteroid hormones. The most active erythropoiesis observed in *G. chalcogrammus* is probably related to substantial vertical migrations, specific for the species, associated with sharp pressure variations and the necessity to provide the body with oxygen. The high level of leukopoiesis revealed in saffron cod is assumed to be caused by ecological adaptations of the species to inhabit both fresh and sea water.

Keywords: walleye pollock *Gadus chalcogrammus*, saffron cod *Eleginus gracilis*, Pacific cod *Gadus macrocephalus*, erythropoiesis, leukogram, Sea of Okhotsk

УДК 597.58.591.4

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДВУРОГИХ БЫЧКОВ РОДА *ENOPHRYS* SWAINSON, 1839 (COTTIDAE)

© 2024 г. Е. А. Поезжалова-Чегодаева (ORCID: 0000-0002-6529-1916)

Институт биологических проблем Севера (ИБПС) ДВО РАН, Магадан, 685000 Россия

e-mail: zoarces@mail.ru

Поступила в редакцию 28.12.2023 г.

После доработки 15.02.2024 г.

Принята к публикации 20.03.2024 г.

Приведен сравнительный морфологический анализ бычков рода *Enophrus* из трех удаленных районов: Японского, Охотского и Берингова морей. Изучена изменчивость окраски, меристических и пластических признаков. Исследование показало, что бычки из выборки Японского моря значительно отличаются от двух других выборок окраской тела, некоторыми пропорциями головы, размерами и расположением плавников *D1*, *D2*, *A*, *V* и *P*. По пяти признакам обнаружены различия подвидового уровня ($CD > 1.28$), по одному из признаков (высота *D1*) обнаружен хиатус (различие видового уровня). Полученные данные подтверждают ранее опубликованное предположение о возможной принадлежности рыб из Японского моря к виду *E. namiyei*.

Ключевые слова: двурогий бычок *Enophrus diceraus*, пластические признаки, меристические признаки, морфологическая изменчивость, Берингово море, Охотское море, Японское море

DOI: 10.31857/S0134347524040022

Двурогие бычки рода *Enophrus* Swainson, 1839 характеризуются высокой степенью морфологической изменчивости (Неелов, 1979; Поезжалова-Чегодаева, 2023; Mecklenburg et al., 2016). Однако морфология представителей рода в южной части ареала недостаточно изучена (Таранец, 1937; Rendahl, 1931a, 1931b; Nakabo, 2002), в связи с чем не существует общепринятого мнения относительно систематики этой группы рыб (Шмидт, 1950; Андрияшев, 1954; Неелов, 1979; Назаркин, 2017; Sandercock, Wilimovsky, 1968; Mecklenburg et al., 2002, 2011). Ряд авторов в состав рода включают только два вида: *E. diceraus* (Pallas, 1787) и *E. lucasi* (Jordan, Gilbert, 1898) (Шмидт, 1950; Андрияшев, 1954; Неелов, 1979). Первый вид обитает в водах Берингова, Охотского и Японского морей, у тихоокеанского побережья Курильских, Алеутских о-вов и Камчатки, а также у берегов Северной Америки (в зал. Аляска, на юг до порта Макнейл в Британской Колумбии). Известен из Чукотского моря (до мыса Барроу) (Андрияшев, 1954;

Неелов, 1979; Линдберг, Красюкова, 1987; Федоров и др., 2003). Второй вид населяет воды северо-восточной части Тихого океана от Берингова пролива до Британской Колумбии (Таранец, 1937; Парин и др., 2014; Sandercock, Wilimovsky, 1968; McAllister, 1990; Mecklenburg et al., 2002, 2011, 2016; Nelson et al., 2004). В ходе недавних молекулярно-генетических исследований были обнаружены существенные различия *E. diceraus* из Японского и Охотского морей, соответствующие уровню межвидовой генетической изменчивости (Морева и др., 2017). Авторы предположили, что *E. diceraus* из Японского моря, вероятнее всего, относится к виду, описанному как *Ceratocottus namiyei* Jordan, Starks 1904, который в последующих работах рассматривался как *E. namiyei* (Rendahl, 1931a). На основании некоторых морфологических данных вид был понижен до подвида, а затем сведен в синонимию *E. diceraus* (Морева и др., 2017). Однако подробного морфологического исследования рыб из Японского моря не проводили.

Цель работы — исследовать морфологические особенности (пластические и меристические признаки, а также особенности окраски) представителей этого вида для уточнения таксономического положения *E. diceraus* из Японского моря и сравнить полученные данные с характеристиками вида из Охотского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Были исследованы 25 особей *Enophrys diceraus* (17 самцов и 8 самок; *SL* 167.0–203.1 мм), выловленных в октябре 2017 г. в районе б. Аякс (зал. Петра Великого, Японское море). Для сравнительного анализа изучены 38 экз. *E. diceraus* (28 самцов и 10 самок; *SL* 93.6–186.6 мм) из Тайской губы (северная часть Охотского моря) и 7 экз. (5 самцов и 2 самки; *SL* 78.0–145.3 мм), отловленных в районе б. Провидения (Берингово море). Рыб фиксировали 4%-м раствором формальдегида и после вымачивания в воде переводили в 70%-й этиловый спирт для хранения. Измерения проводили по схеме Талиева (1955).

Для подсчета числа позвонков (в состав которых включен уростилярный), лучей в плавниках, а также для изучения зубов на челюстях и некоторых особенностей скелета по методике Якубовского (1970) были изготовлены ализариновые препараты: 15 экз. *E. diceraus* из Охотского моря (*SL* 124.2–178.6, в среднем 155.2 мм), 7 экз. из Японского моря (*SL* 170.0–198.0, в среднем 186.5 мм) и 3 экз. из Берингова моря (*SL* 111.6–145.3, в среднем 125.3 мм).

В работе использовали следующие обозначения: *D1* и *D2* — первый и второй спинные плавники, *A* — анальный, *P* — грудной, *V* — брюшной и *C* — хвостовой плавники; *c* — длина головы; *L. l.* — боковая линия; *vert.* — число позвонков. Римскими цифрами обозначены колючие (нечленистые) лучи плавников, арабскими — членистые лучи. Длину верхнего предкрышечного шипа измеряли по методике Сандеркок и Вилимовски (Sandercock, Wilimovsky, 1968). Результаты обработаны статистически с использованием стандартного пакета программ Microsoft Excel 2007 и Statistica 10.0. Достоверность различий пластических признаков у соразмерных самцов оценивали с применением непараметрического *U*-критерия Манна–Уитни,

а их величину — по коэффициенту различия *CD*, рассчитанному по формуле (Майр, 1971):

$$CD = \frac{Mb - Ma}{SDa + SDb},$$

где *M* — среднее значение признака для популяций *a* и *b*; *SD* — среднее квадратическое отклонение.

Сравнение выборок по пластическим и меристическим признакам проводили отдельно с помощью метода главных компонент (РСА).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Данные по пластическим и меристическим признакам исследованных выборок представлены в табл. 1.

Описание двурогого бычка *Enophrys diceraus* из Японского моря

Межглазничное расстояние широкое (6.7–10.9% *SL*); перед затылочными гребнями всегда имеются дополнительные небольшие бугры; передний край рыла заостренный, нетупой; *D1* высокий (наибольшая высота 13.9–30.9% *SL*), расстояние между *D1* и *D2* сопоставимо с межглазничным расстоянием, свободные концы лучей *V* отсутствуют; в окраске тела и плавников преобладают темные оттенки, пространство над *A* светлое.

Голова высокая, ее высота у основания затылочных бугров содержится 4.0 раза в *SL*, что в 1.4 раза больше длины основания *D1*. К своему переднему краю голова сужается (рис. 1а, 1в), ширина головы на уровне переднего края глаз почти в 2 раза меньше наибольшей ее ширины. У 69% исследованных особей по заднему краю глаза имеется небольшой выступ, перед затылочными гребнями у всех рыб присутствуют дополнительные костные выступы, высота которых в 2.5 раза меньше наибольшей высоты затылочного гребня. Основания затылочных гребней соединены поперечным гребнем. Межглазничное расстояние широкое, его длина 4.5 раза укладывается в длину *c*, что сопоставимо с диаметром орбиты глаза. Межглазничное расстояние всегда больше или равно расстоянию между затылочными гребнями. Отростки *lacrimale* короткие, их нижние края опущены, прилегают к верхней губе (рис. 1а, 1в). У 70.1% особей нижняя челюсть заметно выдается

Таблица 1. Пределы варьирования значений морфологических признаков двурогих бычков группы <i>Euphrus diceratus</i> из разных районов исследования			
Признак	Японское море (n = 25)	Охотское море (n = 38)	Берингово море (n = 7)
Пластические признаки, % от SL			
Длина головы	36.2–40.5 (38.6)	32.9–42.3 (37.4)	37.7–39.7 (38.8)
Длина рыла	8.8–11.0 (9.8)	8.4–13.0 (10.3)	9.0–11.9 (10.8)
Диаметр орбиты глаза	6.6–10.5 (9.0)	7.7–10.5 (9.2)	7.8–10.3 (9.0)
Межглазничное расстояние	6.7–10.9 (8.5)	5.4–9.3 (6.9)	6.9–9.2 (7.3)
Длина верхней челюсти	14.2–17.6 (16.7)	14.1–18.1 (15.7)	14.3–16.5 (15.2)
Длина верхнего предкрышечного шипа	13.2–19.0 (16.5)	15.0–25.7 (20.2)	17.3–19.2 (18.8)
Расстояние от заднего края орбиты глаза до заднего края затылочного гребня	14.4–18.0 (15.7)	13.2–20.9 (18.0)	17.8–19.1 (18.3)
Предорсальное расстояние	34.6–40.3 (37.2)	33.5–42.0 (38.0)	37.7–42.7 (39.1)
Длина основания D1	15.8–20.1 (18.2)	15.9–24.7 (21.0)	17.5–20.4 (19.9)
Длина основания D2	25.1–30.7 (28.0)	23.0–33.4 (29.6)	28.7–33.5 (30.7)
Длина основания A	20.5–28.4 (24.2)	19.1–27.4 (23.0)	24.0–27.5 (24.8)
Наибольшая высота D1	13.9–30.9 (23.5)	11.2–21.3 (15.3)	12.8–14.4 (13.0)
Наибольшая высота D2	13.5–21.6 (17.5)	10.6–21.2 (15.7)	15.3–17.3 (16.0)
Наибольшая высота A	10.0–26.0 (17.8)	11.3–27.6 (18.1)	16.2–23.0 (20.0)
Длина P	22.4–32.1 (28.0)	27.1–39.2 (32.7)	28.7–31.4 (29.7)
Длина V	11.7–20.0 (16.3)	14.1–23.3 (18.8)	15.3–19.8 (17.7)
Длина основания P	15.3–19.2 (17.5)	15.7–20.6 (18.2)	17.9–19.2 (18.5)
Длина C	17.3–21.7 (19.4)	17.5–23.8 (20.7)	20.0–21.7 (20.8)
Высота тела у начала D1	20.1–29.0 (25.3)	20.0–28.6 (23.3)	22.7–28.2 (24.7)
Высота тела у начала A	14.3–19.0 (17.0)	13.5–19.8 (15.8)	14.5–18.9 (16.1)
Длина хвостового стебля	15.3–20.3 (17.4)	14.8–22.8 (18.3)	16.0–18.5 (17.8)
Длина папиллы у самцов	11.1–19.3 (16.7)	11.2–20.1 (16.4)	13.3–21.2 (17.1)
Наибольшая высота затылочного гребня	1.4–3.2 (2.3)	1.3–3.5 (2.5)	1.3–2.7 (2.0)
Меристические признаки			
Число лучей D1	VII–IX (7.8)	VII–VIII (7.7)	VII–VIII (7.8)
Число лучей D2	12–14 (13.0)	13–15 (14.0)	14–15 (14.4)
Число лучей A	11–12 (11.5)	12–13 (12.2)	12–12 (12.0)
Число лучей P	17–18 (17.8)	16–17 (16.9)	16–18 (17.0)
Число отростков предкрышечного шипа	4–9 (6.8)	1–9 (4.8)	3–5 (3.5)
Число пластинок L.l.	33–36 (34.5)	34–37 (35.6)	32–34 (33.6)
vert.	33–34 (33.6)	33–34 (33.7)	32–34 (33.5)

Примечание. В скобках приведено среднее значение, n – количество рыб, экз.

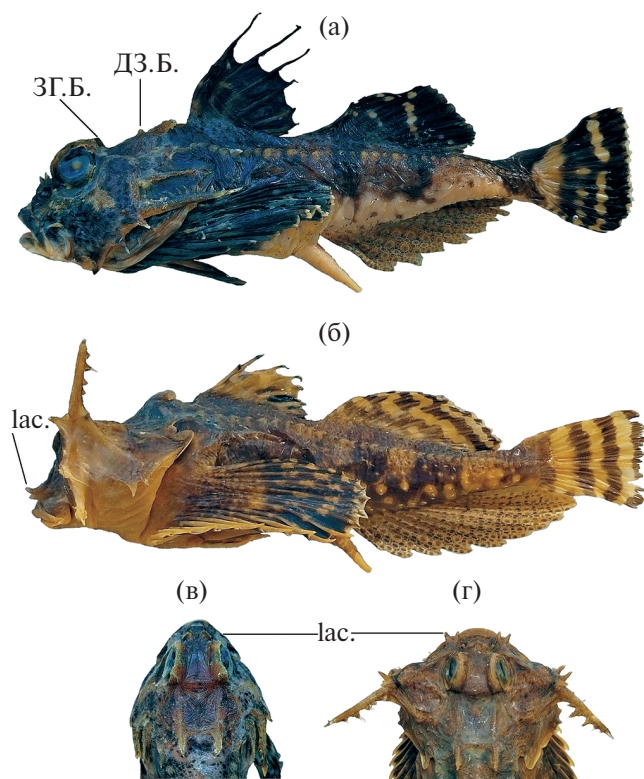


Рис. 1. Двурогие бычки группы *Enophrys diceraus*: а, в — самец *SL* 182.4 мм, зал. Аякс, Японское море (а — вид сбоку, в — вид головы сверху); б, г — самец *SL* 180.0 мм, Тайская губа, Охотское море, (б — вид сбоку, г — вид головы сверху). Условные обозначения: ДЗ.Б. — дополнительный затылочный бугор, ЗГ.Б. — заглазничный бугор, lac. — lacrimale.

вперед, у остальных челюсти примерно равные. Верхний шип предкрышечной кости у большинства особей идет параллельно телу, лишь слегка наклонен вверх и несет от 4 до 9 зубовидных отростков. Длина шипа значительно варьирует: у 34.8% просмотренных особей она меньше расстояния от заднего края орбиты глаза до заднего края затылочного гребня, у 47.3% эти значения совпадают, и лишь 17.9% рыб имеют более длинный шип. Расположение зубов на верхней и нижней челюстях такое же, как и у *E. diceraus* из Охотского моря (Поезжалова-Чегодаева, 2023). На головке сошника в 2 ряда расположены 15–30 заостренных зубов, которые слегка наклонены внутрь ротовой полости (1 ряд отмечен только у 7% экз.).

Тело высокое, массивное, его высота у основания *D1* укладывается 3.9 раза в *SL*. Хвостовой стебель сравнительно длинный (5.7 раза в *SL*) и узкий, его высота в 2 раза меньше длины. Под *P* имеются шипики с узким передним основанием и расширяющейся задней частью с 3–5

мелкими зубчиками. Папилла самцов крупная и широкая у основания, ее длина в среднем укладывается 5.7 раза в *SL*.

D1 удлинённый, его высота у самцов содержится в среднем 3.8 раза в *SL* и в 1.5 раза больше длины его основания, у самок его высота содержится 5.6 раза в *SL* и примерно равна длине основания плавника. У обоих полов 2–3-й лучи самые высокие, у самцов длина 1-го луча составляет в среднем 53.0% от длины самого высокого луча, у самок — 62.0%. Верхний профиль *D1* крутой за счет резко опущенной задней части. У самцов кожные складки между 2-м, 3-м и 4-м лучами идут лишь до середины луча, у самок складка доходит до 83.4% длины луча. Основание *D2* длиннее такового *D1* в 1.5 раза, а высота *D2* укладывается 5.7 раза в *SL*, что сопоставимо с длиной основания *P*. Спинные плавники разделены между собой промежутком, длина которого примерно равна межглазничному расстоянию. Первый луч анального плавника расположен на вертикали 2–3-го лучей *D2*, его основание укладывается 4.1 раза в *SL*. Наибольшая высота *A* у самцов укладывается 5 раз в *SL*, у самок этот плавник значительно ниже, его высота 8 раз содержится в *SL*. Последние лучи *A* короткие, у всех самок не доходят до середины хвостового стебля, у самцов они длиннее и у большинства доходят до основания хвостового плавника, за исключением 38.4% особей, у которых эти лучи слегка не доходят до основания *C*.

Брюшные плавники мясистые и короткие, в среднем их длина содержится 6 раз в *SL*, у обоих полов края плавников не доходят до анального отверстия: у самцов на расстояние равное диаметру орбиты глаза, у самок это расстояние в 2 раза больше. 1-й и 2-й внутренние лучи *V* примерно равной длины. Свободные концы лучей *V* отсутствуют. Грудные плавники короткие, их длина укладывается в среднем 3.5 раза в *SL*; у 50% самцов края *P* доходят до первого луча *A*, у остальных немного не доходят до него; у большинства самок доходят лишь до анального отверстия.

Осевой скелет

Число позвонков 33–34, из них туловищных 11–12 и хвостовых 21–22. Туловищные позвонки более высокие, массивные, со слабовозметной перетяжкой. Отростки передних

Таблица 2. Пределы варьирования пластических признаков близких по размеру самцов двурогих бычков группы *Enophrus diceraus* из Охотского и Японского морей

Признак	Японское море (n = 8)	Охотское море (n = 9)	U-критерий ($p < 0.05$)	CD
<i>SL</i> , мм	<u>167.0–177.2</u> 171.9	<u>162.0–171.3</u> 165.3		
Пластические признаки, % от <i>SL</i>				
Длина головы	<u>37.5–40.5</u> 39.7 (0.89)	<u>34.7–39.6</u> 36.4 (1.79)	+	1.23
Длина рыла	<u>9.4–11.0</u> 10.4 (0.56)	<u>10.0–11.3</u> 10.3 (0.43)		0.10
Диаметр орбиты глаза	<u>8.8–10.4</u> 9.3 (0.62)	<u>7.7–9.3</u> 8.4 (0.62)	+	0.72
Межглазничное расстояние	<u>7.9–10.9</u> 9.4 (0.67)	<u>5.8–8.1</u> 6.9 (0.70)	+	1.82
Длина верхней челюсти	<u>15.2–16.9</u> 16.3 (0.75)	<u>14.1–18.1</u> 16.3 (1.33)		0
Длина верхнего предкрышечного шипа	<u>13.8–19.0</u> 16.9 (2.10)	<u>15.0–18.3</u> 17.3 (1.13)		0.12
Расстояние от заднего края орбиты до заднего края затылочного гребня	<u>15.0–18.0</u> 17.0 (1.13)	<u>13.2–17.5</u> 16.2 (1.17)		0.34
Предорсальное расстояние	<u>36.0–40.3</u> 38.9 (1.63)	<u>33.7–38.4</u> 36.3 (1.73)	+	0.77
Длина основания <i>D1</i>	<u>16.7–18.7</u> 17.2 (0.56)	<u>15.9–23.9</u> 21.7 (2.73)	+	1.36
Длина основания <i>D2</i>	<u>25.1–29.1</u> 28.0 (1.17)	<u>29.1–31.3</u> 30.2 (0.51)	+	1.30
Длина основания <i>A</i>	<u>22.9–26.4</u> 24.0 (1.34)	<u>20.5–25.9</u> 24.4 (1.64)		0.13
Наибольшая высота <i>D1</i>	<u>22.0–24.7</u> 23.9 (0.97)	<u>15.1–21.3</u> 18.9 (2.42)	+	1.47
Наибольшая высота <i>D2</i>	<u>14.6–20.1</u> 16.6 (1.56)	<u>14.1–18.9</u> 17.3 (1.53)		0.22
Наибольшая высота <i>A</i>	<u>18.0–22.4</u> 19.6 (1.08)	<u>20.1–24.6</u> 22.5 (1.14)	+	1.30
Длина <i>P</i>	<u>23.5–32.1</u> 28.6 (2.88)	<u>28.5–35.6</u> 33.2 (2.27)	+	0.89
Длина <i>V</i>	<u>14.9–18.8</u> 16.6 (1.41)	<u>15.7–22.3</u> 18.2 (2.18)	+	0.44
Длина основания <i>P</i>	<u>16.6–19.2</u> 18.4 (0.87)	<u>17.8–20.4</u> 18.7 (0.88)		0.17
Длина <i>C</i>	<u>18.2–20.4</u> 19.6 (0.64)	<u>18.5–21.1</u> 20.0 (0.81)		0.27
Высота тела у начала <i>D1</i>	<u>20.1–23.9</u> 22.9 (1.07)	<u>20.3–23.7</u> 20.8 (1.94)	+	0.69
Высота тела у начала <i>A</i>	<u>16.2–18.1</u> 16.8 (0.66)	<u>15.9–18.6</u> 16.6 (0.85)		0.13
Длина хвостового стебля	<u>15.3–19.0</u> 17.2 (0.97)	<u>16.6–19.8</u> 18.2 (1.42)		0.41
Длина папиллы	<u>11.1–19.0</u> 17.4 (2.64)	<u>11.6–20.1</u> 15.3 (2.40)	+	0.41
Наибольшая высота затылочного гребня	<u>1.8–3.2</u> 2.6 (0.58)	<u>1.3–3.5</u> 2.3 (0.89)		0.20

Примечание. Над чертой приведены пределы варьирования признака, под чертой — среднее значение, в скобках — среднее квадратическое отклонение; полужирным шрифтом выделены межпопуляционные различия, достигающие таксономически значимого уровня $CD > 1.28$.

трех—шести туловищных позвонков крупнее и длиннее остальных, с более широким основанием. Два первых луча $D1$ сближены и крепятся к переднему птериigioфору, значительно более крупному, чем следующий. Задние птериigioфоры $D1$ и $D2$ тоньше и короче передних птериigioфоров. Несколько последних позвонков хвостового стебля видоизменены: их остистые отростки расширены, а отростки нескольких преуральных позвонков существенно сближены между собой.

Окраска (после фиксации в формалине и хранения в спирте)

Общий фон тела темный (рис. 1а). Голова сверху и с боков серая с темными, почти черными пятнами разных размеров. У самок голова светлее, пятен меньше, но они темнее, чем у самцов. Верхняя челюсть серовато-коричневая, со светлыми краями, нижняя — светлая. У обоих полов спина и бока до линии чуть ниже L . I . темно-серые, со светлыми вертикальными полосами, которые чередуются с четырьмя черными, ширина которых в 1.5–2 раза меньше светлых полос. Низ головы, брюхо и основание A у самок и самцов белые. Расположенные на теле кожные выросты светлые, часто белые, у самцов с черными краями. У 73% самцов пространство от нижнего края P до задних концов V темно-серое, у крупных особей почти черное. У самок какие-либо пятна или полосы на брюхе отсутствуют. Окраска $D1$ у самцов варьирует: у одних рыб (48.8%) этот плавник полностью черный, у остальных — темно-серый, с черными пятнами по заднему краю. У самок $D1$ темно-серый с более светлыми пятнами, расположенными хаотично. Плавники P , C и $D2$ черные, с редкими светлыми вертикальными полосами. У самцов V полностью серые, у самок серые только задние края этих плавников. На A у самцов присутствует ряд черных пятен как на лучах, так и на перепонках между ними; каждое пятнышко окружено более мелкими крапинами, которые ближе к основанию A находятся так близко друг к другу, что создают общий черный фон плавника. У самок пятна на плавнике расположены более рассеянно, крапины между ними менее заметны или отсутствуют вообще, что в целом создает светлый тон плавника.

Сравнение одноразмерных особей

Сравнение близких по размеру самцов из Японского и Охотского морей (SL 167.0–177.2 и

162.0–171.3 мм соответственно) показало наличие достоверных различий по большинству исследованных признаков (табл. 2, рис. 1). У рыб из Японского моря значения следующих характеристик были больше: длина головы, диаметр орбиты глаза, ширина межглазничного расстояния, предорсальное расстояние, наибольшая высота $D1$, высота тела у начала $D1$, длина папиллы. Длины оснований $D1$ и $D2$, наибольшая высота A , а также длины P и V у рыб из Японского моря, наоборот, оказались меньше. Кончики брюшных лучей у япономорских рыб не доходили до анального отверстия на расстояние, равное в среднем 7.6% SL , у большинства охотоморских бычков V доходили до анального отверстия, но в среднем расстояние от края лучей до анального отверстия составило 1.5% SL . Бычки из япономорской выборки отличались от охотоморских бóльшим расстоянием между $D1$ и $D2$ (6.4–10.8 против 3.6–7.0% SL), более выраженной грануляцией костей головы, бóльшими размерами усиковидных придатков по краю верхней челюсти, но меньшим развитием гребня на боковых пластинах. Кaudальные лучи A у самцов из Японского моря доходили лишь до основания C , а у рыб из Охотского моря они значительно заходили за передний край C . В результате подсчета коэффициента различия (CD) выявлены превышения подвидового уровня ($CD > 1.28$) по ширине межглазничного расстояния, длине оснований $D1$ и $D2$, а также по высоте $D1$ и A (табл. 2). У близких по размеру самцов значительно различались пределы варьирования наибольшей высоты $D1$: у самцов япономорской выборки они составили 22.0–24.7% SL , а у самцов из Охотского моря и 15.1–21.3% SL .

Половой диморфизм

Рыбы обеих выборок демонстрировали сравнительно высокий уровень полового диморфизма (табл. 3). У самок из Охотского и Японского морей длина верхней челюсти, длина основания A , наибольшая высота $D1$ и A , а также длина V были заметно меньше, чем у самцов. Кроме того, самки япономорских бычков отличались от самцов меньшими значениями наибольшей высоты $D2$ и длины C , а также бóльшей высотой тела у начала $D1$ и длиной хвостового стебля. У самок бычков из Охотского моря предорсальное расстояние и расстояние от заднего края орбиты глаза до края затылочного гребня

Таблица 3. Половой диморфизм пластических признаков двурогих бычков группы *Enophrys diceraus* из Охотского и Японского морей

Признак	Японское море		U- критерий ($p < 0.05$)	Охотское море		U- критерий ($p < 0.05$)
	Самки n = 8	Самцы n = 17		Самки n = 10	Самцы n = 28	
<i>SL</i> , мм	<u>179.0–192.1</u> 187.8	<u>167.0–203.1</u> 186.0		<u>101.0–186.6</u> 125.9	<u>93.6–171.3</u> 141.2	
Пластические признаки, % от <i>SL</i>						
Длина головы	<u>36.4–39.8</u> 38.9±0.36	<u>36.2–40.5</u> 38.4 ±0.30		<u>32.9–42.3</u> 37.9±0.17	<u>34.7–39.9</u> 36.6±0.25	
Длина рыла	<u>8.8–10.1</u> 9.6±0.16	<u>8.8–11.0</u> 10.0±0.14		<u>9.0–11.2</u> 10.2±0.22	<u>8.4–13.0</u> 10.4±0.17	
Диаметр орбиты глаза	<u>8.7–9.5</u> 9.0±0.09	<u>6.6–10.5</u> 9.0±0.19		<u>8.5–10.1</u> 9.3±0.18	<u>7.7–10.5</u> 8.9±0.15	
Межглазничное расстояние	<u>6.7–9.4</u> 8.3±0.27	<u>7.6–10.9</u> 9.0±0.15		<u>5.6–8.4</u> 6.8±0.28	<u>5.4–9.3</u> 7.0±0.20	
Длина верхней челюсти	<u>14.2–16.2</u> 15.4±0.23	<u>14.5–17.6</u> 16.9±0.21	+	<u>14.1–15.6</u> 14.9±0.17	<u>14.7–18.1</u> 16.8±0.18	+
Длина верхнего предкрышечного шипа	<u>15.3–17.8</u> 16.3±0.42	<u>13.2–19.0</u> 16.6±0.48		<u>15.4–22.7</u> 20.4±0.72	<u>15.0–25.7</u> 19.8±0.35	
Расстояние от заднего края орбиты до заднего края затылочного гребня	<u>15.2–16.3</u> 15.9±0.12	<u>14.4–18.0</u> 15.5±0.18		<u>16.8–20.9</u> 18.9±0.35	<u>13.2–19.3</u> 17.6±0.23	+
Предорсальное расстояние	<u>35.1–39.4</u> 37.9±0.42	<u>34.6–40.3</u> 36.8±0.35		<u>34.6–42.0</u> 39.1±0.60	<u>33.5–41.0</u> 37.5±0.35	+
Длина основания <i>D1</i>	<u>17.0–20.1</u> 18.5±0.35	<u>15.8–19.8</u> 18.1±0.29		<u>17.4–22.7</u> 19.9±0.56	<u>15.9–24.7</u> 21.2±0.33	
Длина основания <i>D2</i>	<u>25.7–29.5</u> 27.5±0.38	<u>25.1–30.7</u> 28.3±0.34		<u>27.6–29.8</u> 29.0±0.27	<u>23.0–33.4</u> 29.9±0.30	
Длина основания <i>A</i>	<u>20.5–23.2</u> 22.1±0.29	<u>20.6–28.4</u> 25.1±0.44	+	<u>19.9–24.7</u> 21.9±0.48	<u>19.1–27.4</u> 23.6±0.46	+
Наибольшая высота <i>D1</i>	<u>13.9–18.7</u> 17.4±0.52	<u>22.0–30.9</u> 26.3±0.64	+	<u>11.2–16.2</u> 14.0±0.42	<u>12.1–21.3</u> 17.2±0.51	+
Наибольшая высота <i>D2</i>	<u>13.5–20.1</u> 15.7±0.71	<u>14.6–21.6</u> 18.3±0.38	+	<u>10.6–20.4</u> 14.8±1.05	<u>12.7–21.2</u> 15.9±0.39	
Наибольшая высота <i>A</i>	<u>10.0–13.7</u> 12.4±0.39	<u>18.0–26.0</u> 20.3±0.52	+	<u>11.3–15.6</u> 13.0±0.62	<u>13.3–27.6</u> 20.0±0.50	+
Длина <i>P</i>	<u>26.2–29.0</u> 27.3±0.36	<u>22.4–32.1</u> 28.3±0.62		<u>27.1–36.7</u> 32.4±0.80	<u>28.5–39.2</u> 33.7±0.41	
Длина <i>V</i>	<u>11.7–16.8</u> 13.8±0.50	<u>14.9–20.0</u> 17.4±0.39	+	<u>14.1–21.7</u> 17.9±0.58	<u>14.3–23.3</u> 19.5±0.40	+
Длина основания <i>P</i>	<u>15.3–18.3</u> 16.9±0.30	<u>16.5–19.2</u> 17.7±0.17		<u>16.4–18.7</u> 17.8±0.25	<u>15.7–20.6</u> 18.5±0.22	
Длина <i>C</i>	<u>17.3–19.6</u> 18.4±0.24	<u>17.7–21.7</u> 19.9±0.27	+	<u>17.5–22.3</u> 20.8±0.43	<u>18.4–23.8</u> 21.0±0.27	
Высота тела у начала <i>D1</i>	<u>23.4–29.0</u> 26.6±0.70	<u>20.1–27.6</u> 24.6±0.30	+	<u>20.0–28.6</u> 23.1±0.76	<u>20.3–27.7</u> 23.5±0.50	
Высота тела у начала <i>A</i>	<u>16.1–18.4</u> 17.0±0.26	<u>14.3–19.0</u> 17.0±0.31		<u>14.3–17.4</u> 15.7±0.39	<u>13.5–19.8</u> 16.0±0.23	
Длина хвостового стебля	<u>16.8–20.3</u> 18.4±0.41	<u>15.3–19.7</u> 16.9±0.24	+	<u>15.1–21.2</u> 18.0±0.59	<u>14.8–22.8</u> 18.5±0.41	
Наибольшая высота затылочного гребня	<u>1.9–2.7</u> 2.3±0.09	<u>1.4–3.2</u> 2.3±0.09		<u>1.3–2.5</u> 2.0±0.13	<u>1.3–3.5</u> 2.8±0.09	+

Примечание. Над чертой приведены пределы варьирования признака, под чертой – среднее значение и его ошибка.

Таблица 4. Значения нагрузок собственных векторов на первые две главные компоненты для пластических и меристических признаков трех популяций двурогих бычков группы *Enophrys diceraus*

Признаки	Главные компоненты	
	1	2
Пластические признаки, % от <i>SL</i>		
Длина головы	−0.003	−0.103
Длина рыла	0.009	0.078
Диаметр орбиты глаза	−0.012	0.007
Межглазничное расстояние	0.112	−0.004
Длина верхней челюсти	0.009	0.037
Длина верхнего предкрышечного шипа	−0.232	0.191
Расстояние от заднего края орбиты до заднего края затылочного гребня	−0.150	0.143
Предорсальное расстояние	−0.102	0.036
Длина основания <i>D1</i>	−0.045	0.246
Длина основания <i>D2</i>	0.020	0.171
Длина основания <i>A</i>	0.107	0.036
Наибольшая высота <i>D1</i>	0.759	−0.191
Наибольшая высота <i>D2</i>	0.247	0.094
Наибольшая высота <i>A</i>	0.280	0.586
Длина <i>P</i>	−0.130	0.486
Длина <i>V</i>	−0.028	0.380
Длина основания <i>P</i>	−0.009	0.043
Длина <i>C</i>	−0.005	0.177
Высота тела у начала <i>D1</i>	0.091	−0.036
Высота тела у начала <i>A</i>	0.085	−0.023
Длина хвостового стебля	−0.079	0.066
Длина папиллы у самцов	−0.038	−0.137
Наибольшая высота затылочного гребня	−0.004	0.010
Меристические признаки		
Число лучей <i>D1</i>	−0.022	−0.009
Число лучей <i>D2</i>	0.172	0.767
Число лучей <i>A</i>	0.142	0.358
Число лучей <i>P</i>	−0.347	−0.368
Число пластинок <i>L. l.</i>	0.910	−0.340
<i>vert.</i>	0.023	−0.147

были больше, чем у самцов, а наибольшая высота затылочного гребня — меньше. В целом, в выборке из Японского моря рыбы разных полов достоверно отличались друг от друга по девяти из 22 исследованных признаков, в выборке из Охотского моря — по восьми.

Статистический анализ

С помощью главных компонент проанализированы 6 меристических и 23 пластических признака трех выборок (рис. 2, табл. 4). Исследование показало, что первая и вторая компоненты обуславливают 67.0% общей дисперсии

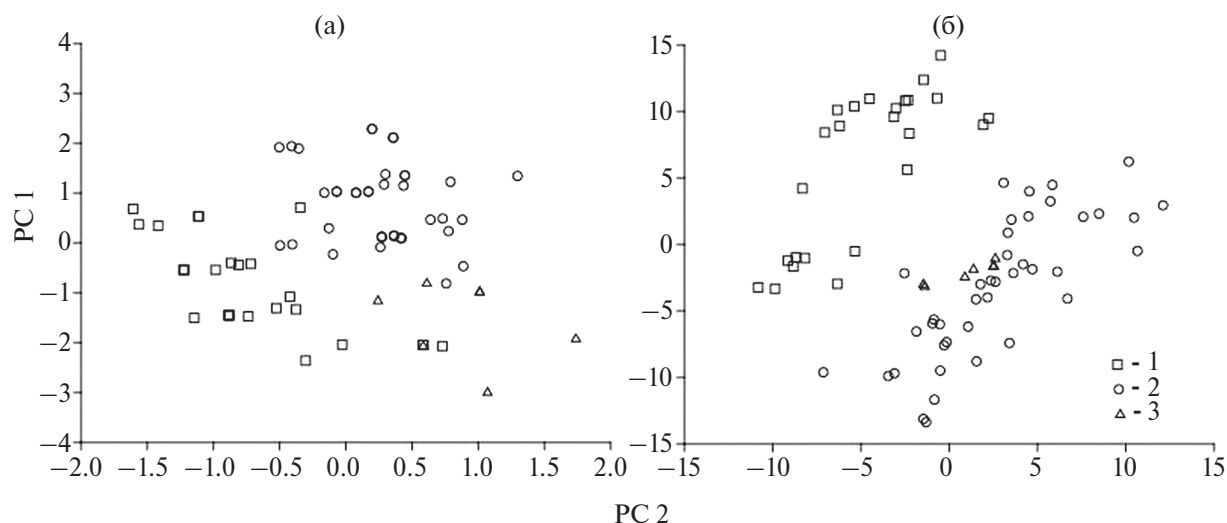


Рис. 2. Расположение выборок двурогих бычков группы *Enophrys diceraus* из разных районов исследования в пространстве первых двух главных компонент по меристическим (а) и пластическим (б) признакам. Условные обозначения: 1 – Японское море, 2 – Охотское море, 3 – Берингово море.

меристических и 55.9% пластических признаков (табл. 4). Среди меристических признаков наибольшую положительную нагрузку на первую главную компоненту имеет количество костных пластинок, на вторую — число лучей *D2* и *A*. В пределах диаграммы рассеивания все выборки по меристическим признакам (рис. 2а) показывают уровень распределения ниже, чем по пластическим (рис. 2б), что указывает на более низкий уровень различий по этому набору признаков.

Среди пластических признаков наибольшую положительную нагрузку на первую главную компоненту имеет высота *D1*. На вторую компоненту самую большую нагрузку оказывает наибольшая высота *A* и длина *P*. Распределение рассматриваемых экземпляров из трех районов на диаграмме (рис. 2б) показало, что выборки из Охотского и Берингова морей, несмотря на большое удаление друг от друга, значительно перекрываются по пластическим признакам, тогда как выборка из Японского моря располагается дискретно относительно этих двух выборок.

Сравнительные замечания

Сравнительный морфологический анализ рыб из трех локаций показал наличие

значительных различий по ряду признаков между особями из Японского моря и рыбами из Охотского и Берингова морей (табл. 1, 5). Бычки из Японского моря выделялись более темной окраской тела и плавников, голова и верхняя часть туловища у них темные, почти черные, *D1* (особенно у самцов) черный, участок тела над *A*, наоборот, светлый, без каких-либо пятен. У рыб из двух других выборок окраска тела и плавников контрастная, пятнистая, *D1*, как правило, светлый, с темными пятнами; пространство над *A*, наоборот, темное со светлыми пятнами (рис. 1, табл. 5).

У всех рыб из Японского моря перед затылочными буграми присутствовали хорошо заметные дополнительные бугры меньшего размера, у рыб из Охотского моря похожие образования отмечены лишь у нескольких неполовозрелых самцов, у рыб из Берингова моря они не обнаружены. Бычки из Японского моря также отличались формой и пропорциями головы. Рыло у них сужается к переднему краю, у большинства особей вперед выступает нижняя челюсть, тогда как у рыб из Охотского и Берингова морей передняя часть рыла более широкая и уплощенная; вперед выдается верхняя челюсть (рис. 1).

Таблица 5. Морфологические признаки, дифференцирующие особей двурогих бычков группы *Enophrys diceraus* из Охотского и Японского морей

Признак	Японское море	Охотское море
Заглазничные бугры	Имеются у 69.0% особей	Встречаются редко, только у неполовозрелых особей
Дополнительные затылочные бугры	Имеются всегда, хорошо развиты	Имеются у 20% особей, развиты слабо
Соотношение верхней и нижней челюсти	Нижняя челюсть выступает вперед	Верхняя челюсть выступает вперед
Крайние лучи <i>A</i> у самцов	Не доходят до основания <i>C</i> у 38.4%, у остальных доходят лишь до основания <i>C</i>	Далеко заходят за основание <i>C</i>
Отростки <i>lacrimale</i>	Короткие, нижние края опущены, прилегают к верхней губе	Удлиненные, расположены параллельно рту, не прилегают к верхней губе
Передний край рыла	Выпуклый	Сплюснутый
Длина внутреннего луча <i>V</i>	Равна длине среднего луча	Короче длины среднего луча
Свободные концы лучей <i>V</i>	Толстые, короткие	Тонкие, удлиненные
Расстояние между последним лучом <i>D1</i> и первым лучом <i>D2</i> , % <i>SL</i>	6.0–11.0 (8.0)	3.1–7.7 (4.4)
Наибольшая высота <i>D1</i> , % <i>SL</i>	13.9–30.9 (23.5)	11.2–21.3 (15.3)
Ширина межглазничного расстояния	Укладывается в среднем 4.5 раза в длине <i>c</i>	Укладывается в среднем 5.4 раза в длине <i>c</i>
Длина <i>V</i> у самцов	У всех самцов не доходят до анального отверстия на расстояние равное диаметру орбиты глаза	У 50% самцов не достигают анального отверстия на расстояние равное ½ диаметра орбиты глаза, у остальных доходят до анального отверстия
Окраска тела над <i>A</i> <i>D1</i> у самцов	Светлая Черный	Темная со светлыми пятнами Светлый с темными пятнами

Группа бычков из Японского моря заметно отличается от двух других и целым комплексом пластических признаков (табл. 1). Популяции бычков из Охотского и Берингова морей также различаются по ряду пластических признаков, но уровень этих различий укладывается в диапазон внутривидовой изменчивости (табл. 1, рис. 2). Наиболее важным признаком, хорошо дифференцирующим япономорских бычков от остальных, на наш взгляд, является размер и форма *D1* у самцов. У рыб из Японского моря *D1* имеет характерную форму – длина 1-го луча составляет в среднем 53% от длины самого высокого луча, далее профиль плавника резко опускается, у самцов кожные складки между лучами идут лишь до середины луча. У рыб из двух других выборок профиль плавника плавный, длина 1-го луча от длины самого высокого луча составляет в среднем 66.9% у охотоморских и 67.9% у берингоморских особей;

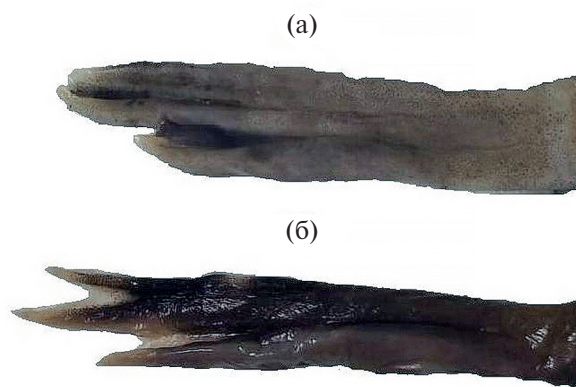


Рис. 3. Концы лучей брюшных плавников двурогих бычков группы *Enophrys diceraus* из Японского (а) и Охотского (б) морей.

у самцов длины свободных концов самых длинных лучей составляют лишь 22% от длины луча. Наибольшая высота *D1* у самцов из первой группы варьирует от 22.0 до 30.9% *SL*, а

Таблица 6. Морфологические признаки видов рода *Enophrys* по собственным и литературным данным

Признаки	Виды			
	<i>Enophrys diceraus</i> (Японское море, наши данные)	<i>Enophrys namiyei</i> (по: Jordan, Starks, 1904)	<i>Enophrys diceraus</i> (Охотское море, наши данные)	<i>Enophrys lucasi</i> (по: Sandercock, Wili- movsky, 1968)
Длина головы	2.5 раза в <i>SL</i>	2.5 раза в <i>SL</i>	2.6 раза в <i>SL</i>	2.3 раза в <i>SL</i>
Высота головы	4.0 раза в <i>SL</i>	3.7 раза в <i>SL</i>	4.7 раза в <i>SL</i>	—
Диаметр орбиты глаза	4.3 раза в <i>c</i>	5.0 раза в <i>c</i>	4.0 раза в <i>c</i>	4.1 раза в <i>c</i>
Межглазничное расстояние	4.5 раза в <i>c</i>	4 раза в <i>c</i>	5.4 раза в <i>c</i>	7.6 раза в <i>c</i>
Длина верхней челюсти	2.3 раза в <i>c</i>	2.3 раза в <i>c</i>	2.3 раза в <i>c</i>	2.3 раза в <i>c</i>
Длина рыла	3.9 раза в <i>c</i>	4.0 раза в <i>c</i>	3.6 раз в <i>c</i>	3.7 раз в <i>c</i>
Длина верхнего предкрышечного шипа	2.3 раза в <i>c</i>	2.5 раза в <i>c</i>	1.8 раза в <i>c</i>	2.8 раза в <i>c</i>
Длина <i>P</i>	1.4 раза в <i>c</i>	1.4 раза в <i>c</i>	1.1 раза в <i>c</i>	1.2 раза в <i>c</i>
Соотношение верхней и нижней челюсти	Нижняя челюсть выступает вперед	Нижняя челюсть выступает вперед	Верхняя челюсть выступает вперед	—
Окраска нижней части тела, над <i>A</i>	Белая	Белая	Темная, с белыми пятнами	—
Самые высокие лучи <i>D1</i>	Длинные, тонкие, выходят далеко за пределы мембраны	Длинные, тонкие, выходят далеко за пределы мембраны	Умеренной длины, незначительно выходят за пределы мембраны	Умеренной длины
Отростки <i>lacrimale</i>	Отростки короткие, нижние края опущены, прилегают к верхней губе	Отростки тупые	Имеют хорошо развитые отростки, не прилегающие к верхней губе	Отростки укороченные, их края закруглены, лишь частично выходят за края верхней челюсти
Форма головы	Приостренная	—	Тупая	Тупая
Меристические признаки				
Число лучей <i>D1</i>	VII–IX (7.8)	VII	VII–VIII (7.7)	VII–VIII
Число лучей <i>D2</i>	12–14 (13.0)	13	13–15 (14.0)	13–14 (13.2)
Число лучей <i>A</i>	11–12 (11.5)	11	12–13 (12.2)	10–11 (10.9)
Число лучей <i>P</i>	17–18 (17.8)	19	16–17 (16.9)	17–18 (17.5)
Число пластинок <i>L.l.</i>	33–36 (34.5)	32	34–37 (35.6)	34–37 (35.7)

Примечание. В скобках указаны средние значения, “—” — нет данных.

у самцов из второй и третьей групп — 12.1–21.3 и 13.0–14.4% *SL* соответственно, что указывает на различие видового уровня (хиатус) между бычками из Японского моря и из двух других локаций.

Стоит также отметить, что выборки демонстрировали значительные различия по такому

важному диагностическому признаку, как форма и положение выростов *lacrimale*: в первой выборке отростки этой кости более короткие и примыкают к верхней губе. У рыб двух других выборок они длиннее и не прилегают к губе (рис. 1).

Ко всем выше перечисленным различиям стоит добавить форму и размер *V*: у рыб из

Японского моря длина внутреннего луча совпадает с длиной следующего луча, а свободные концы лучей почти полностью отсутствуют. У охотоморских особей и рыб из Берингова моря внутренний луч V более короткий, чем следующий, свободные концы лучей тонкие и удлинённые (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты сравнительно-морфологического и статистического анализов показали, что группы рыб из Охотского и Берингова морей по рассматриваемому комплексу признаков мало различимы и представляют собой один вид — *Enophrys diceraus* (Андряшев, 1954; Поезжалова-Чегодаева, 2023). Экземпляры из Японского моря заметно отличаются по ряду признаков и, возможно, принадлежат к другому виду того же рода. По ряду признаков (более короткие предкрышечные шипы, менее развитые отростки *lacrimale*, меньшее количество лучей A) исследуемые особи схожи с обитающим в северо-восточном районе Тихого океана *E. lucasi*, однако отличаются от него большим межглазничным расстоянием, большей высотой $D1$, меньшим расстоянием от заднего края орбиты до заднего края затылочного гребня, наличием темных пятен как на лучах, так и на кожаных складках анального плавника (Назаркин, 2017; Sandercock, Wilimovsky, 1968) (табл. 6).

Проведенный ранее генетический анализ показал, что двурогие бычки рода *Enophrys* из Охотского и Японского морей значительно дифференцированы по гену *COI* (в среднем на 4.5%), по гену 16S рРНК (на 0.78%) и на 2.89% по объединённым ДНК-последовательностям (Морева и др., 2017). Эти данные, дополненные проведенным нами детальным сравнительным анализом морфологии бычков из Охотского и Японского морей, дают основание полагать, что рыб из исследованных выборок стоит отнести к разным видам. По своим морфологическим признакам, особенностям окраски и некоторым пропорциям головы и тела бычки из Японского моря более всего соответствуют описанию *Enophrys namiyei* (см.: Jordan, Starks, 1904; Rendahl, 1931b; Bolin, 1947), для которого характерна более темная, чем у *E. diceraus* окраска, а также большее межглазничное расстояние и меньшая длина P и первого предкрышечного

шипа (Jordan, Starks, 1904). На рисунке, приведенном в первоописании, хорошо заметен еще один важный отличительный признак — форма и размеры $D1$, также характерные для бычков из Японского моря.

Таким образом, обнаруженные в результате исследования морфологические различия, дифференцирующие япономорских бычков от ранее описанных видов рода *Enophrys*, согласуются с выводами молекулярно-генетических исследований (Морева и др., 2017) о вероятной принадлежности бычков из Японского моря к *E. namiyei*. Однако окончательное решение вопроса о составе рода *Enophrys* станет возможным после серьезной ревизии рода в целом с одновременным привлечением сравнительных морфологических и генетических данных для всех входящих в род *Enophrys* видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность коллегам из лаборатории ихтиологии ИБПС ДВО РАН за предоставление коллекционных материалов, использованных в настоящей статье. Особая благодарность И.Н. Моревой (ННЦМБ ДВО РАН), предоставившей рыб из Японского моря.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института биологических проблем Севера ДВО РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данном исследовании использовали рыб из коллекций лаборатории ихтиологии ИБПС ДВО РАН, хранящихся в 70% этиловом спирте.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у нее нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андряшев А.П. Рыбы северных морей СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 566 с.

- Линдберг Г.У., Красюкова З.В. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука, 1987. 526 с.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Морева И.Н., Радченко О.А., Петровская А.В., Борисенко С.А. Молекулярно-генетический и каринологический анализ двурогих бычков группы *Enophrus diceraus* (Cottidae) // Генетика. 2017. Т. 53. № 9. С. 1086–1097.
<https://doi.org/10.7868/S0016675817090119>
- Назаркин М.В. Новый бычок-рогатка (Pisces: Cottidae) из миоцена острова Сахалин, Россия // Палеонтол. журн. 2017. № 1. С. 73–82.
<https://doi.org/10.7868/S0031031X1701010X>
- Неелов А.В. Сейсмодатированная система и классификация керчаковых рыб (Cottidae: Muchocephalinae, Artediellinae). Л.: Наука, 1979. 208 с.
- Парин Н.В., Евсеев С.А., Васильева Е.Д. Рыбы морей России: аннотированный каталог. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2014. 733 с.
- Поезжалова-Чегодаева Е.А. Некоторые данные о морфологии двурогого бычка *Enophrus diceraus* (Cottidae) из Тауйской губы Охотского моря // Вopr. ихтиологии. 2023. Т. 63. № 6. С. 626–633.
<https://doi.org/10.31857/S0042875223050090>
- Талиев Д.Н. Бычки-подкаменщики Байкала (Cottoidei). М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 603 с.
- Таранец А.Я. Краткий определитель рыб Советского Дальнего Востока и прилежащих вод // Изв. ТИНРО. 1937. Т. 11. С. 112–115.
- Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 2003. 206 с.
- Шмидт П.Ю. Рыбы Охотского моря // Труды Тихоокеанского комитета Академии наук СССР. М.–Л., 1950. № 6. 370 с.
- Якубовский М. Методы выявления и окраски системы каналов боковой линии и костных образований у рыб *in toto* // Зоол. журн. 1970. Т. 49. № 9. С. 1398–1402.
- Bolin R.L. The evolution of the marine Cottidae of California with a discussion of the genus as a systematic category // Stanford Ichthyol. Bull. 1947. V. 3. № 3. P. 153–168.
- Jordan D.S., Starks E.C. A review of the Japanese fishes of the family of Agonidae // Proc. U. S. Natl. Mus. 1904. 27. № 1365. P. 575–599.
- McAllister D.E. A list of the fishes of Canada // Syllogeus. 1990. V. 64. P. 1–310.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. Fishes of Alaska. Bethesda, Md.: Am. Fish. Soc., 2002.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Sheiko B.A., Steinke D. Pacific Arctic Marine Fishes. Akureyri, Iceland: CAFF, 2016.
- Mecklenburg C.W., Møller P.R., Steinke D. Biodiversity of arctic marine fishes: taxonomy and zoogeography // Mar. Biodiversity. 2011. V. 41. P. 109–140.
<https://doi.org/10.1007/s12526-010-0070-z>
- Nelson J.S., Crossman E.J., Espinosa-Pérez H. et al. Common and Scientific Names of Fishes from the United States, Canada, and Mexico // American Fisheries Society Special Publication 29. 6th ed. Bethesda, Md.: Am. Fish Soc., 2004.
- Nakabo T. Cottidae // Fishes of Japan with Pictorial Keys to the species: English ed. Nakabo T. Tokyo: Tokai Univ. Press, 2002. P. 628–650, 1525–1528.
- Rendahl H. Fische aus dem Östlichen Sibirischen Eismeer und dem Nordpazifik // Ark. Zool. Stockholm. 1931a. V. 22A. Part 2. № 10. P. 1–81.
- Rendahl H. Ichthyologische Ergebnisse der Schwedischen Kamtschatka-Expedition 1920–1922 // Ark. Zool., Stockholm. 1931b. V. 22A. Part 4. № 18. P. 176.
- Sandercock F.K., Wilimovsky N.J. Revision of the cottid genus *Enophrus* // Copeia. 1968. V. 4. P. 832–853.

Morphological Variation in Antlered Sculpins of the Genus *Enophrys* Swainson, 1839 (Cottidae)

E. A. Poezzhalova-Chegodaveva

*Institute of Biological Problems of the North, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences,
Magadan, 685000 Russia*

A comparative morphological analysis has been conducted for antlered sculpins of the genus *Enophrys* from three remote regions: the Sea of Japan, the Sea of Okhotsk, and the Bering Sea. Variations in their body color pattern and also meristic and measurable characters have been analyzed. As the analysis has shown, antlered sculpins from the Sea of Japan differ significantly from the two other samples in the body color, some head proportions, and size and location of the fins *D1*, *D2*, *A*, *V*, and *P*. Differences on the subspecies level ($CD > 1.28$) have been found for five of the characters studied and a hiatus (differences on the species level) for one character (depth of *D1*). The data obtained confirm the previously published assumption that the fish from the Sea of Japan possibly belong to the species *E. namiyei*.

Keywords: antlered sculpin *Enophrys diceraus*, measurable characters, meristic characters, morphological variation, Bering Sea, Sea of Okhotsk, Sea of Japan

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 612.39+599.745.31

РАЦИОНЫ И ДИНАМИКА МАССЫ ТЕЛА ЛАРГИ *PHOCA LARGHA* (PALLAS, 1811) ПРИ СОДЕРЖАНИИ В МОРСКИХ ВОЛЬЕРАХ ОТКРЫТОГО ТИПА

© 2024 г. А. Д. Басараба¹ (ORCID: 0009-0003-8309-9367),
П. В. Есипова^{1,2} (ORCID: 0000-0001-7610-1826), Е. А. Щербакова¹ (ORCID: 0009-0007-9222-216X),
И. О. Катин^{1,2} (ORCID: 0000-0002-9601-7100)

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

²НОК “Приморский океанариум” – филиал ННЦМБ ДВО РАН, Владивосток, 690922 Россия
*e-mail: xpolli@mail.ru

Поступила в редакцию 01.12.2023 г.

После доработки 01.04.2024 г.

Принята к публикации 10.04.2024 г.

Полноценное питание — один из главных факторов успешного содержания животных в неволе. В литературе описаны основные методы подбора рационов для морских млекопитающих, однако проработанные методики для отдельных видов, содержащихся в определенных условиях довольно редки. В работе обсуждаются рационы для трех самцов и двух самок ларги или пятнистого тюленя *Phoca largha* (Pallas, 1811), содержащихся в морских вольерах открытого типа филиала ННЦМБ ДВО РАН “Приморский океанариум” (Владивосток, Россия). Планы питания разработаны на основе естественных биологических процессов, характерных для этих животных в природе, сведения о которых получены в результате собственных наблюдений и из литературных источников. Корректировку планов питания животных, в том числе беременных и кормящих самок, проводили с учетом индивидуальных потребностей особей. Основными кормовыми объектами ларги были сельдь *Clupea pallasii*, северный одноперый терпуг *Pleurogrammus monopterygius*, командорский кальмар *Berryteuthis magister*, горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, кета *Oncorhynchus keta*, голец *Salvelinus* sp., мойва *Mallotus villosus* и креветка *Pandalus* sp. *borealis*. Установлено, что качественные и количественные показатели потребления кормовых объектов напрямую зависят от физиологического состояния животных (линька, репродуктивный статус, пол и возраст). Существенное влияние на рационы и массу тела ларги оказывало влияние смены времен года (температура воды и воздуха, естественные биологические ритмы). Полученные данные могут быть использованы для подбора схем оптимального кормления *P. largha*.

Ключевые слова: ларга, рацион, кормление, условия содержания, кормовые объекты, морские вольеры

DOI: 10.31857/S0134347524040035

Ларга или пятнистый тюлень *Phoca largha* (Pallas, 1811) — вид настоящих тюленей (Phocidae), широко распространенный в Северо-Западной Пацифике. В ареале этого вида выделяют 8 географических группировок, определяемых как репродуктивные концентрации (Podlesnykh, Katin, 2022). Одна из таких группировок, генетически отличная от других, обитает в зал. Петра Великого (ЗПВ) Японского моря и имеет

ряд существенных особенностей в экологии и поведении (Podlesnykh, Katin, 2022).

Летом условия обитания ларги в ЗПВ характеризуются высокими температурами воды и воздуха. В это время года в жизнедеятельности особей нет процессов с высокими энергозатратами, поэтому уровень активности по добыче пищи низкий (Нестеренко, Катин, 2014). Зимой в ледовый период происходят наиболее

энергозатратные процессы годового биологического цикла — спаривание, рождение и выкармливание детенышей и линька. На поддержание жизнедеятельности требуется дополнительная энергия, которую животные получают, расходуя накопленный жировой запас (Нестеренко, Катин, 2014).

Питание является одним из важнейших факторов, опосредующих связь организма с внешней средой и оказывающих влияние на здоровье, рост и развитие животного, а также на его устойчивость к воздействию различных факторов среды (Gili et al., 2018). Состав природного рациона разных видов ластоногих варьирует в зависимости от времени года, географического положения и кормовой базы (Jurczynski et al., 2011).

Питание настоящих тюленей, в том числе ларги, изучали в разные годы (Фрейман, 1935; Гольцев, 1971; Николаев, Скалкин, 1975; Федосеев, 1984; Бурканов, 1990; Трухин, 2005; Светочев, Светочева, 2015; Корнев, 2019). Основу рациона этих животных составляют рыбы (навага *Eleginus gracilis*, морские лисички (Agonidae), минтай *Gadus chalcogrammus*, песчанка *Ammodytes* sp., сельдь тихоокеанская *Clupea pallasii*, голец *Salvelinus* sp., горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, кета *Oncorhynchus keta*), а также каридные креветки (Caridea) и головоногие моллюски (Cephalopoda). Рацион ларги достаточно предсказуемо может меняться в зависимости от мест обитания (Трухин, 2005).

Большая часть информации о питании *P. largha* собрана для весенне-летнего и осеннего периодов, данные о питании в зимний период отсутствуют. Пищевые привычки этого вида ластоногих были установлены в результате прямых наблюдений, а также анализа экскрементов или содержимого желудков (Косыгин, Тихомиров, 1970; Бухтияров, 1990; Трухин 1999; Нестеренко, Катин, 2014). В ходе наблюдений, проводившихся в естественных условиях, невозможно установить точные временные данные о питании животных, а в изоляционных условиях океанариумов на изучаемых животных климат и сезонные изменения не воздействуют напрямую — разнообразие кормовых объектов подбирает человек (Трухин 1999; Журдид, Верижникова, 2000; Алексеев, Андриевская 2010; Березина, 2012; Корнев и др., 2016). К тому же в рацион животных, содержащихся

в неволе, зачастую входят размороженные морепродукты и комплекс витаминно-минеральных добавок (Гладких, 2010; Березина, 2012; Катин, Быкова, 2017; Стародубцев и др., 2019; Гоерц, Сочина, 2021).

В открытых морских вольерах ластоногих содержат нечасто (Литвинов, Пахомов, 2019; Fahlman et al., 2020). Однако именно в условиях наиболее приближенных к естественным можно оценить влияние сезонных изменений и смены биологических ритмов, проследить различия в питании у животных разных половозрастных категорий и динамику массы тела в течение года. Поэтому цель работы заключалась в изучении влияния условий содержания в открытых морских вольерах на питание ларги, оценке разработанных рационов и анализе изменений массы тела исследуемых особей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования послужили ларги одного возраста — три самца (№ 1, № 2 и № 3) и две самки (№ 1 и № 2), рожденные в 2015 г. на островных лежбищах в ЗПВ. Животных содержали в двух расположенных на о-ве Русском в б. Парис (ЗПВ) прибрежных вольерах открытого типа, каждый размером 12×12 м с деревянным настилом площадью 112 м². Вольеры ограничены капроновой сетью с ячейей 60 мм, средняя глубина составляет 3 метра.

Условия содержания животных в филиале ННЦМБ ДВО РАН “Приморский океанариум” соответствовали внутреннему регламенту организации, основанному на положениях и нормах, указанных в постановлении Правительства Российской Федерации от 30 декабря 2019 г. № 1937 “Об утверждении требований к использованию животных в культурно-зрелищных целях и их содержанию”, а также руководстве EAZA по оптимальным методам содержания животных из семейств ушастых тюленей (Otariidae) и настоящих тюленей (Phocidae) (Gili et al., 2018).

По результатам предварительных исследований с помощью копрологического анализа и прямого наблюдения за пищевым поведением в природе были выяснены основные кормовые объекты, а также сезонные трофические предпочтения тюленей, обитающих в ЗПВ

(Нестеренко, Катин, 2014; Катин, Быкова, 2017). Проведен анализ архивных данных по рационам животных, содержащихся в “Приморском океанариуме” с 2015 по 2020 гг. Рационы для исследуемых особей ларги составляли на основе этих данных, учитывая особенности поведения и показатели массы тела каждого животного.

Пищевую адаптацию детенышей к кормлению размороженными морепродуктами проводили с соблюдением соответствия природным рационам по составу кормовых объектов, их пищевой ценности и микроэлементному составу (Катин, Быкова, 2017).

Детеныши ларги поступили на содержание в “Приморский океанариум” в возрасте 1.5 месяцев. В природе на этом этапе они переходят к самостоятельному образу жизни, поэтому тренеры начали раскорм молодых животных. Кормление проводили 3 раза в сутки в 9:00, 12:00 и 15:00 ч. Для расчета средней калорийности кормовых объектов на 100 г использовали данные из литературных источников (Журид, Верижникова, 2000; Березина, 2012; Горбатенко и др., 2018) или показатели калорийности, указанные поставщиком. Ежедневно для каждой особи взвешивали размороженные кормовые объекты и рассчитывали энергетическую ценность. В рацион добавляли необходимые витамины (А, В1, В2, В3, В5, В6, В7, В9, В12, С, D3, Е, РР и К1, а также омега 3, лецитин и таурин) и минеральные вещества (кальций, магний, цинк, йод, железо, фосфор, медь, марганец, селен, хром, молибден, ванадий). Ежедневное количество потребляемого животными корма корректировали так, чтобы тренеры могли использовать корм в качестве поощрения при различных процедурах, проводимых на суше, в том числе при ветеринарном обслуживании. Данные заносили в индивидуальные дневники.

Самка № 1 в 2020 г. с июня по декабрь отсутствовала в вольерном комплексе, поэтому данные за этот период не приводятся.

Для отслеживания динамики массы тела животных каждые 5 сут взвешивали на весах Dahongying TCS Electronic Platform Scale (минимальный вес 4 кг, максимальный — 500 кг).

Животные находились в вольерах открытого типа и, вероятно, могли добывать некоторые морские объекты (рыбу, моллюсков и др.)

естественным путем, что невозможно учесть в общей массе корма и количестве потребляемых калорий.

Сезонную корректировку рационов проводили ежемесячно, учитывая биологические ритмы и физиологические особенности каждого животного, а также климатические изменения в течение года, состав и энергетическую ценность кормовых объектов.

При обработке архивных материалов проводили расчет общей массы кормовых объектов и калорий по каждому виду морепродуктов для особей за день/месяц/год, а также рассчитывали процент суточного количества корма (кг) от массы тела животного (кг). Для построения графиков динамики массы тела особей использовали результаты взвешивания в конце каждого месяца.

Данные обрабатывали с помощью программ Microsoft Excel, Graph Pad 4.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В постоянный рацион живущих в открытых вольерах “Приморского океанариума” *Phoca largha* преимущественно входили сельдь *Clupea pallasii* (165–246 ккал), кета *Oncorhynchus keta* (150 ккал), голец *Salvelinus* sp. (160 ккал), мойва *Mallotus villosus* (116–217 ккал), северный одноперый терпуг *Pleurogrammus monopterygius* (102 ккал) и горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (140 ккал). Из беспозвоночных в рационе присутствовали кальмар *Berryteuthis magister* (87 ккал) и креветка *Pandalus* (89 ккал).

С апреля по октябрь 2015 г. количество корма, потребляемого животными, и его калорийность постепенно повышались (рис. 1а, 2а, табл. 1). Раскорм всех пяти молодых особей начинали с корюшки *Osmerus* sp., затем в рацион вводили небольшие куски кальмара, сельди, минтая и терпуга. В возрасте 5 мес. животным начали давать гольца и мойву.

С октября по декабрь 2015 г. количество потребляемого корма снизилось на 5–10%. При составлении пищевого рациона учитывали реальную потребность животных в корме, с переходом на более жирную рыбу количество калорий возросло, поэтому количество

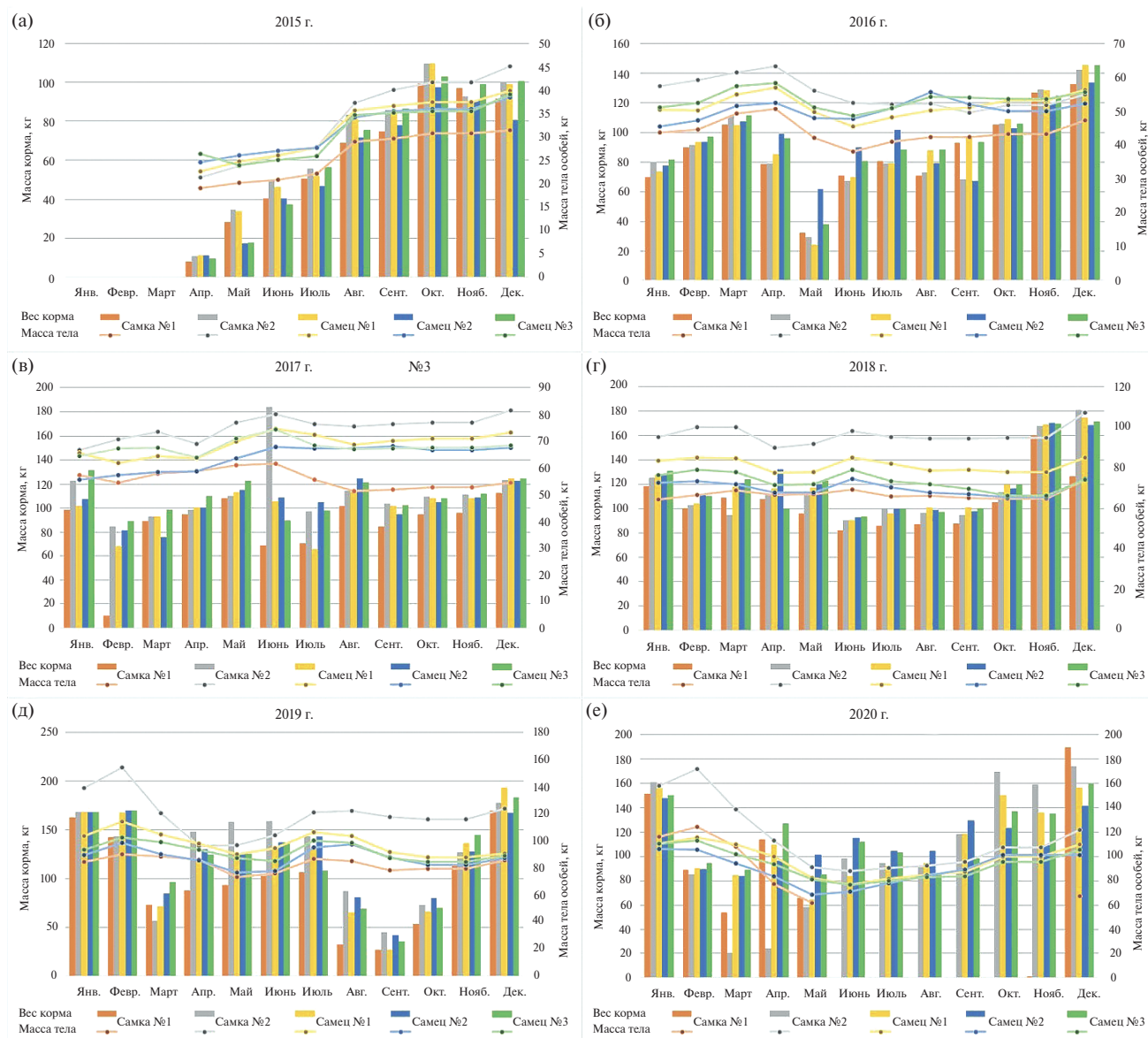


Рис. 1. Ежемесячная суммарная масса корма и динамика массы тела ларги *Phoca largha* в 2015–2020 гг.

предлагаемого, а соответственно, и потребляемого корма снизилось.

В 2015 г. набор массы тела животными был связан с их физиологическим ростом и развитием (рис. 1а, 2а).

В мае 2016 г. пищевая активность животных резко снизилась, они частично или полностью отказывались от корма во время тренировочного процесса, было отмечено снижение массы тела к летнему периоду (рис. 1б, 2б, табл. 1). На тренировках каждой ларге предлагали рассчитанные дневные порции, от которых они

периодически отказывались, не отдавая предпочтения какому-либо определенному кормовому объекту, и зачастую уходили от тренера в воду.

В 2017 г. тренеры, чтобы избежать резких перепадов пищевой активности и отказа от корма, проводили коррективную рацию тюленей, постепенно снижая массу кормовых объектов и ориентируясь на пищевую мотивацию животных на тренировках. В феврале, марте, июне и июле было отмечено небольшое снижение потребляемого корма (рис. 1в, 2в, табл. 1). В сентябре у животных также отмечено снижение

Таблица 1. Суточное соотношение количества потребляемого корма к массе тела ларги (%)

Месяц	Год					
	2015	2016	2017	2018	2019	2020
Январь	—	4.9±0.3	5.8±0.5	5.2±0.6	5.4±0.8	4.1±0.4
Февраль	—	6.6±0.6	4.7±0.9	4.7±0.6	5.2±1.0	2.6±0.4
Март	—	6.3±0.4	4.5±0.3	4.6±0.8	2.5±0.6	2.0±0.9
Апрель	1.4±0.1	5.2±0.7	5.3±0.3	3.9±1.8	4.4±0.6	3.5±1.5
Май	3.6±0.1	2.4±0.9	5.3±0.4	4.9±0.6	4.7±0.4	3.2±0.9
Июнь	5.7±0.7	5.4±0.7	4.3±0.6	3.7±0.4	5.0±0.5	4.4±0.7
Июль	6.4±0.7	5.7±0.6	4.1±0.7	4.0±0.4	4.0±0.4	3.8±0.4
Август	7.2±0.3	5.0±0.4	5.6±0.5	4.1±0.4	2.0±0.5	3.5±0.3
Сентябрь	7.7±0.5	5.6±1.1	4.8±0.3	4.3±0.5	1.2±0.2	4.3±0.3
Октябрь	9.2±0.7	6.8±0.5	5.0±0.4	5.1±0.7	2.4±0.4	4.6±0.4
Ноябрь	8.2±1.2	7.8±0.5	5.2±0.4	6.8±0.9	4.6±0.7	4.0±0.3
Декабрь	6.4±0.5	8.0±0.1	5.3±0.6	5.6±0.8	5.3±0.7	5.0±1.4

пищевой активности, они нуждались в меньшем количестве корма.

В марте 2018 г. в возрасте 3 лет две ларги (самка № 2 и самец № 1) достигли половой зрелости, и у них произошло спаривание. После периода гона у этих животных началась сезонная линька, в течение которой они питались ограничено (рис. 1г, табл. 1).

Весной 2019 г. половой зрелости достигли 4-летние самка № 1 и самцы № 2 и № 3.

Повышение количества потребляемого корма самкой № 2 в апреле 2019 г. вызвано длительным голоданием животного в марте: 6 марта она принесла потомство и в период вскармливания детеныша воздерживалась от пищи. Самка потеряла 20 кг массы тела во время родов и еще 45 кг за 3 недели вскармливания. У остальных особей весовые показатели за этот год были относительно стабильными и соответствовали сезонным циклам (рис. 1д, 2д).

В феврале 2020 г., перед началом периода гона, тренеры начали сокращать количество корма, чтобы добиться плавного снижения массы тела животных и сохранения мотивации тюленей для работы на тренировках.

В 2020 г. обе самки принесли потомство: 22 февраля самка № 2 родила нежизнеспособного детеныша. У самки № 1 детеныш родился 14 марта, и в оставшиеся дни месяца она

практически не питалась. После рождения детеныша самка № 1 потеряла 20 кг массы тела, еще 30 кг были потеряны во время периода лактации (рис. 1е, 2е). В апреле самка № 1 начала активно питаться и восполнять массу тела.

В марте 2020 г. у исследуемых особей происходила сезонная линька, которая привела к снижению количества потребляемого корма и уменьшению его калорийности (рис. 1е, 2е, табл. 1). В апреле у всех особей количество съеденного корма увеличилось.

Уменьшение массы тела самцов с февраля по июнь приходилось на период гона, когда они отказывались от корма и проводили все время в борьбе за внимание самок, а также на период линьки.

Ежегодно с конца сентября по декабрь рацион у всех животных увеличивали, и они активно потребляли предлагаемый корм.

У неполовозрелых особей в первый год после перехода к самостоятельному питанию соотношение массы корма к массе тела начиналось с 1.4±0.1% в апреле и постепенно достигало 9.2±0.7% к осенне-зимним месяцам. У половозрелых особей ларги эти показатели в весенне-летний и осенний период (сентябрь) снижались до 1.2±0.2%, повышаясь к началу зимнего периода до 6.8±0.9% (табл. 1).



Рис. 2. Ежемесячная суммарная калорийность рационов и динамика массы тела ларги *Phoca largha* в 2015–2020 гг.

ОБСУЖДЕНИЕ

Климатические условия содержания ларги в открытых морских вольерах максимально схожи с условиями среды в ЗПВ, поэтому адаптация животных была связана с обитанием в ограниченном пространстве и искусственным вскармливанием.

В условиях открытых вольеров, как и в естественных условиях, в период первой линьки на стадии белька (2015 г.) все неполовозрелые особи 17 сут голодали, после чего тренеры начали вводить прикорм. Известно, что первая постэмбриональная линька у детенышей отличается

от линьки взрослых особей полным голоданием и заменой светлого ювильного меха на взрослую шерсть (Gili et al., 2018).

В естественных условиях на начальном этапе развития в рационе ларги, вероятно, присутствует более доступная добыча. Например, у детенышей гренландского тюленя *Pagophilus groenlandicus* на стадии “серка” в пище обнаруживаются эвфаузииды (Euphausiacea), пелагические амфиподы и декаподы (Светочев, Светочева, 2009). Рыбы в питании молодых особей ларги представлены стайными видами: песчанка, молодь минтая и наваги (Трухин, 1999). Однако в условиях нашего исследования

детеныши на начальной стадии самостоятельного питания получали сельдь, горбушу, кету, терпуга, кальмара, мойву и корюшку. Нами установлено, что 5 неполовозрелых тюленей за год суммарно употребили пищи больше, чем половозрелые особи, у которых наблюдалась низкая пищевая активность и отказ от корма в периоды гона.

После достижения половой зрелости важными факторами, влияющими на пищевую активность тюленей, являются периоды гона, размножения и линьки. Каждый год с начала октября и до конца января тренеры увеличивали количество и калорийность предлагаемого животным корма для накопления подкожного жира, который позволяет ларге сохранять постоянство внутренней среды организма при отрицательной температуре воздуха в зимние месяцы.

В октябре 2015 г. молодых тюленей перевели на более жирные виды рыб, поэтому масса потребляемого животными корма снизилась примерно на 5–10%, однако калорийность возросла (рис. 1а, 2а).

Как в природе, так и в условиях содержания в открытых вольерах, ларги проявляли выраженную сезонную изменчивость пищевой активности, обусловленную экологическими и биологическими процессами (размножение, линька и нагул) (Трухин, 1999).

Половозрелые особи ларги в феврале–марте вступали в период гона и, несмотря на наличие ежедневных тренировок и предлагаемый корм, зачастую воздерживались от кормления, следуя биологическим ритмам, что приводило к снижению массы тела особей. Эта тенденция ранее отмечалась у животных в условиях содержания в неволе (Gili et al., 2018). При изучении ластоногих этого вида в естественных условиях желудки исследуемых особей в этот период практически всегда были пусты (Rae, 1973).

В нашем исследовании самка № 2 и самец № 1 раньше других стали половозрелыми, но в связи с тем, что конкуренция с другими особями отсутствовала, в период гона они практически не голодали, хотя пищевая активность у них снизилась.

В 2019 г. половой зрелости достигли оставшиеся 3 особи, и это сильно повлияло на кормовое

поведение тюленей. В марте у всех исследуемых 4-летних животных начался период гона, в течение которого они часто отказывались работать на тренировках и голодали.

В естественных условиях у тюленей всех популяций ежегодно с начала марта по май происходит линька. По имеющимся литературным данным, в естественных условиях обитания во время линьки пищевая активность ларги снижается (Гольцев, 1971). Исследования питания тюленей в условиях закрытого океанариума показали, что этот период незначительно влияет на снижение количества потребляемой пищи (Березина, 2012).

В проведенном нами исследовании до 2018 г. с началом периода линьки количество потребляемого животными корма было в 1–1.5 раза ниже, чем в другие месяцы, соответственно уменьшалась масса тела особей. Зачастую тюлени отказывались от предлагаемой пищи или употребляли ее ограничено. С 2018 г. тренерский состав начал заранее корректировать рационы и плавно снижать количество предлагаемого животным корма, добившись того, что в последующие годы особи постепенно сбрасывали массу тела и в период линьки практически не голодали.

В естественных условиях с начала лета у тюленей начинается нагульный период, когда животные активно питаются. В течение нескольких предшествующих зимнему сезону месяцев рацион взрослых самцов и самок мало отличается, и именно в этот период оба пола демонстрируют наибольший уровень усилий по сбору пищи и накоплению энергии (Beck et al., 2007). У исследуемых нами особей в осенние месяцы заметно повышалось потребление корма и увеличивалась масса тела в связи с плавным переходом к периоду нагула.

Исследования, проведенные в 2004–2006 гг. на базе Мурманского океанариума, показали, что в неволе потребление корма тюленями зависит не от внешних сезонных условий, которые в океанариуме постоянны, а от физиологического состояния животных (период гона и линька) (Березина, 2012). У животных, содержащихся в условиях, приближенных к естественным, потребление корма, согласно полученным нами данным, в большей степени

определяется сезонными изменениями климата и сменой биологических ритмов.

В естественной среде значимые различия в питании и разнообразии кормовой базы между самками и самцами тюленей незначительны (Dehn et al., 2007). В нашем исследовании у самки № 2 масса тела практически всегда превосходила массу тела самцов; она чаще съедала больше корма, чем некоторые самцы. Масса тела самки № 1 была меньше, и корма она употребляла меньше, чем самцы. Отличительной особенностью самок является периодическое воздержание от пищи во время лактации, в результате чего масса их тела заметно уменьшается.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование рационов ларги в условиях неволи, приближенных к естественным, позволило изучить годовую динамику массы тела и воздействие сезонных изменений и смены биологических ритмов на пищевую мотивацию особей в течение 6-летнего периода содержания. Показано, что животные способны регулировать пищевую активность в течение всего года, несмотря на постоянное наличие корма. Основным фактором, определяющим усиленную добычу корма в осенне-зимний период, является низкая температура окружающей среды, определяющая необходимость накопления подкожных жировых запасов. В весенне-летний сезон тюленям не требуется большого количества пищи, так как температура среды повышается, а у животных проходят периоды гона и линьки. Успешный раскорм молодых особей был осуществлен постепенным введением в рацион разных кормовых объектов (корюшка, кальмар, сельдь, минтай, терпуг, голец и мойва). Первые несколько лет до наступления половой зрелости молодые тюлени постепенно набирали массу тела. Различие в питании между полами у исследованных тюленей обнаружено только в период родов и лактации. Изучение физиологических особенностей и биологических ритмов у ларги, содержащейся в условиях, приближенных к естественным, дает возможность выполнять корректировку рационов животных для сохранения пищевой активности и работоспособности при проведении тренировочных процессов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе Центра коллективного пользования филиала ННЦМБ ДВО РАН “Приморский океанариум” (г. Владивосток). Авторы статьи выражают благодарность ветеринарным врачам и тренерскому составу филиала ННЦМБ ДВО РАН “Приморский океанариум” за подготовку животных к эксперименту и участие в проведении исследований.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Эксперименты с животными проводили в соответствии с Руководством Национального института здравоохранения по уходу за лабораторными животными и их использованию (<http://oacu.od.nih.gov/regs/index.htm>). Представленное в статье экспериментальное исследование проведено с одобрения этического комитета ННЦМБ ДВО РАН от 29 ноября 2023 г.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев В.А., Андриевская Е.М. Опыт проведения работ по реабилитации щенков серого тюленя (*Halichoerus grypus*), балтийской (*Pusa hispida botnica*) и ладожской (*Pusa hispida ladogensis*) нерпы в 2007–2009 гг. // Морские млекопитающие Голарктики: сб. науч. трудов по материалам шестой междунар. конф. Калининград, 2010. С. 30–33.
- Березина И.А. Особенности питания представителей семейства настоящие тюлени в условиях неволи // Вестн. МГТУ. 2012. Т. 1. № 3. С. 505–508.
- Бурканов В.Н. Материалы по питанию ларги (*Phoca largha*, Pall.) в летне-осенний период у западного побережья п-ова Камчатка // Морские млекопитающие. М.: ВНИРО, 1990. С. 49–56.

- Бухтияров Ю.А. Питание тюленей в южной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1990. Т. 112. С. 96–102.
- Гладких А.С. Питание неполовозрелых гренландских тюленей (*Phoca groenlandica*) в неволе // Актуальные вопросы ветеринарной биологии. 2010. № 3. С. 3–5.
- Гоерц Н.А., Сочина В.М. Содержание, тренинги и годовая динамика пищевой активности серого или длинномордого тюленя // ГАУ “Московский зоопарк”. 2021. С. 160–165.
- Гольцев В.Н. Питание ларги // Экология. 1971. № 2. С. 62–70.
- Горбатенко К.М., Мельников И.В., Овсянников Е.Е., Овсянникова С.Л. Биохимический состав и калорийность пелагических рыб и кальмаров Охотского моря // Изв. ТИНРО. 2018. Т. 195. С. 74–91. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-195-74-91>
- Журид Б.А., Верижникова С.А. Кормление морских млекопитающих в океанариуме. Севастополь: Аквармарин, 2000. 368 с.
- Катин И.О., Быкова М.А. Подготовка настоящих тюленей к экспериментальным исследованиям в Приморском океанариуме // Вестн. ДВО РАН. 2017. № 2. С. 64–75.
- Корнев С.И., Генералов А.А., Красков М.А., Галдина А.В. Опыт по реабилитации щенка ларги *Phoca largha* летом 2015 г. в Петропавловске-Камчатском // Материалы XVII междунар. науч. конф. Петропавловск-Камчатский, 2016. С. 207–211.
- Корнев С.И. Ларга (*Phoca largha*) и ее влияние на ресурсы тихоокеанских лососей в устье р. Озерной (охотоморское побережье Камчатки) в 2017–2018 гг. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. 2019. Вып. 54. С. 58–73. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2019.54.58-73>
- Косыгин Г.М., Тихомиров Э.А. Ларга (*Phoca largha* Pallas, 1811) залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. 1970. Т. 70. С. 114–137.
- Литвинов Ю.В., Пахомов М.В. Исследование способности серых тюленей дифференцировать сложносоставные звуковые сигналы // Вестн. МГТУ. 2019. Т. 22. № 2. С. 249–257. <https://doi.org/10.21443/1560-9278-2019-22-2-249-257>
- Нестеренко В.А., Катин И.О. Ларга (*Phoca largha*) в заливе Петра Великого. Владивосток: Дальнаука. 2014. 219 с.
- Николаев А.М., Скалкин В.А. О питании настоящих тюленей у восточных берегов Сахалина // Изв. ТИНРО. 1975. Т. 95. С. 120–125.
- Светочев В.Н., Светочева О.Н. Экология детенышей гренландского тюленя (*Phoca groenlandica*) в ледовый период в Белом море // Докл. РАН. 2009. Т. 425. № 1. С. 131–133.
- Светочев В.Н., Светочева О.Н. Питание и пищевые отношения настоящих тюленей в Белом море // Вестн. Кольского науч. центра РАН. 2015. № 3 (22). С. 93–102.
- Стародубцев Ю.Д., Анпилова В.В., Комарова М.С., Третьяков С.И. Адаптация байкальской нерпы (*Pusa sibirica*) к условиям содержания в океанариуме // Морские млекопитающие Голарктики. 2019. Т. 1. С. 309–317. <https://doi.org/10.35267/978-5-9904294-0-6-2019-1-309-317>
- Трухин А.М. Ларга (*Phoca largha* (Pall. 1811)) дальневосточных морей (распределение, особенности биологии, перспективы промышленного использования): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1999. 22 с.
- Трухин А.М. Ларга. Владивосток: Дальнаука, 2005. 246 с.
- Федосеев Г.А. Популяционная структура, современное состояние и перспективы использования ледовых форм ластоногих в северной части Тихого океана // Морские млекопитающие. М.: Наука, 1984. С. 130–146.
- Фрейман С.Ю. Распределение ластоногих в морях Дальнего Востока // Морские млекопитающие Дальнего Востока. 1935. Т. 3. С. 157–160.
- Beck C.A., Iverson S.J., Bowen W.D., Blanchard W. Sex differences in grey seal diet reflect seasonal variation in foraging behavior and reproductive expenditure: evidence from quantitative fatty acid signature analysis // J. Anim. Ecol. 2007. V. 76. № 3. P. 490–502. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01215.x>
- Dehn L.A., Sheffield G.G., Follmann E.H. et al. Feeding ecology of phocid seals and some walrus in the Alaskan and Canadian Arctic as determined by stomach contents and stable isotope analysis // Polar Biol. 2007. V. 30. № 2. P. 167–181. <https://doi.org/10.1007/s00300-006-0171-0>
- Fahlman A., Borque-Espinosa A., Facchin F. et al. Comparative respiratory physiology in cetaceans // Front. Physiol. 2020. V. 11. Art. ID 142. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.00142>
- Gili C., Meijer G., Lacave G. EAZA and EAAM Best Practice Guidelines for Otariidae and Phocidae. Genova, Italy: Acquario di Genova, 2018.
- Jurczynski K., Scharpegge J., Ley-Zaporozhan J. et al. Computed tomographic examination of South American sea lions (*Otaria flavescens*) with suspected

- Mycobacterium pinnipedii* infection // Vet. Rec. 2011. V. 169. № 23. P. 608.
<https://doi.org/10.1136/vr.100234>
- Podlesnykh A.V., Katin I.O.* Genetic variation in the spotted seal (*Phoca largha* Pallas, 1811) from the Rimsky-Korsakov Archipelago (Peter the Great Bay, western sea of Japan) as inferred from mitochondrial DNA control region sequences // Zool.r Anz. 2022. V. 301. P. 174–178.
<https://doi.org/10.1016/j.jcz.2022.10.005>
- Rae B.B.* Further observations on the food of seals // J. Zool. 1973. V. 169. № 3. P. 287–297.

Diet and Body Weight Dynamics in the Spotted Seal, *Phoca largha* (Pallas, 1811), Kept in Sea Pens

A. D. Basaraba^a, P. V. Esipova^{a, b}, E. A. Scherbakova^a, and I. O. Katin^{a, b}

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

^b*Primorsky Aquarium, Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690922 Russia*

Nutritious diet is one of the most important factors in the successful management of captive animals. Basic methods for selecting diets for marine mammals have been described in the literature, yet methods developed for certain marine mammal species kept under specific conditions are quite rare. The diets of three male and two female spotted seals, *Phoca largha* Pallas, 1811, kept in sea pens at the Primorsky Aquarium, Branch of the NSCMB FEB RAS (Vladivostok, Russia), are discussed in the article. The diets have been formulated based on the natural biological processes of this species in the wild. Information on them has been obtained from our own observations and from literature sources. Based on individual needs, adjustments have been made to the diets of the spotted seals, including pregnant and lactating females. The main food items of the spotted seal were Pacific herring, *Clupea pallasii*, Atka mackerel, *Pleurogrammus monopterygius*, commander squid, *Beryteuthis magister*, pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, chum salmon, *Oncorhynchus keta*, char, *Salvelinus* sp., capelin, *Mallotus villosus*, and shrimp, *Pandalus* sp. It has been found that the physiological condition of the animals (molting, reproductive status, sex, and age) directly influences the qualitative and quantitative parameters of food intake. The diet and body weight of the spotted seals were significantly influenced by seasonal changes (water and air temperature and natural biological rhythms). The obtained data can be used for selection of optimal feeding of *P. largha*.

Keywords: spotted seal, diet, feeding, housing conditions, food items, sea pens

УДК 504.054

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ БАТАРЕИ БИОТЕСТОВ ДЛЯ ОЦЕНКИ ЗАГРЯЗНЕНИЯ МОРСКИХ ДОННЫХ ОСАДКОВ НА ПРИМЕРЕ ЗАЛИВА ВОСТОК (ЗАЛ. ПЕТРА ВЕЛИКОГО, ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

© 2024 г. Е. В. Журавель¹ (ORCID: 0009-0000-9395-330X),
М. А. Мазур^{2,*} (ORCID: 0000-0003-1959-8500),
О. Т. Абдрахманова¹ (ORCID: 0009-0001-7490-5844), М. А. Тюнина¹

¹Дальневосточный федеральный университет (ДВФУ), Владивосток, 690922 Россия

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

*e-mail: proshinamarina94@gmail.com

Поступила в редакцию 16.10.2023 г.

После доработки 14.02.2024 г.

Принята к публикации 20.03.2024 г.

Представлены результаты оценки токсичности морских донных осадков из зал. Восток на основе реакций трех тест-организмов: диатомовой микроводоросли *Phaeodactylum tricornutum* (Bohlin, 1897), науплиусов жаброногого ракообразного *Artemia salina* (Linnaeus, 1758) и эмбрионов и личинок плоского морского ежа *Scaphechinus mirabilis* (Agassiz, 1864). Тест на выживание науплиусов *A. salina* оказался наименее чувствительным, показав слабую реакцию лишь в двух пробах. Результаты экспериментов с использованием клеток микроводоросли и личинок морского ежа соотносились между собой и с данными долговременного экологического мониторинга, подтверждая высокую степень токсичности донных осадков у западного побережья залива (бухты Гайдамак и Средняя).

Ключевые слова: донные осадки, токсичность, батарея биотестов, *Phaeodactylum tricornutum*, *Artemia salina*, *Scaphechinus mirabilis*, зал. Восток, зал. Петра Великого

DOI: 10.31857/S0134347524040049

Анализ загрязнения воды и донных осадков является обязательным для оценки экологического состояния морских акваторий. Результаты биотестирования отражают интегральную характеристику загрязнения и позволяют оценить реальную токсичность исследуемых сред, которая проявляется в действии всех накопленных поллютантов и их метаболитов с учетом синергического и антагонистического взаимодействия между ними (Чуйко и др., 2018). Биотестирование в сравнении с физико-химическими методами анализа обладает такими преимуществами как оперативность, простота и доступность производимых манипуляций (Калинкина и др., 2013).

Прибрежные морские зоны испытывают на себе максимальный уровень антропогенного воздействия. Поступающие в акватории

токсичные вещества и элементы активно аккумулируются донными отложениями. В результате гидрологических процессов, жизнедеятельности бентосных организмов и антропогенной деятельности загрязненные осадки могут стать источником вторичного загрязнения придонных слоев воды (Prato et al., 2015). Необходимость оценки экологического состояния донных осадков, а также их токсичности, обусловлена длительностью их формирования, низкой скоростью трансформации и устойчивостью к кратковременным колебаниям гидролого-гидрохимических показателей (Журавель и др., 2015; Черкашин и др., 2019; Горбачева, 2020).

Из-за избирательной чувствительности организмов к токсическому воздействию поллютантов ни один из видов не может выступать

в качестве универсального тест-объекта (Жмур, 2012). В современных исследованиях зарубежных и отечественных авторов, посвященных анализу токсичности морских донных отложений, основным принципом является использование нескольких тест-объектов (не менее 3-х видов), представленных разными систематическими и трофическими группами (Moreira et al., 2019). Это могут быть различные комбинации бактерий, микроводорослей, ракообразных, личинок двустворчатых моллюсков и морских ежей, икры и мальков рыб (Горбачева, 2020; Davoren et al., 2005; Costa et al., 2016; Picone et al., 2016; Vezzoni et al., 2019; Broccoli et al., 2021; Lee et al., 2023). Российское “Руководство по определению методом биотестирования токсичности вод, донных отложений, загрязняющих веществ и буровых растворов” (2002) рекомендует использовать бактерию *Photobacterium phosphoreum* (Ford, 1927), микроводоросль *Phaeodactylum tricornutum* (Bohlin, 1897), жаброногого ракообразного *Artemia salina* (Linnaeus, 1758) и рыбу *Poecilia reticulata* (Peters, 1859). Видовой и количественный состав тест-организмов в каждом из исследований может различаться, но, чтобы полученные результаты дополняли друг друга, необходимым условием для выбора организмов, помимо разного трофического уровня, является еще и разная чувствительность к токсичным веществам (Manzo et al., 2014).

Диатомовая микроводоросль *P. tricornutum* применяется как в моновидовом биотестировании морской среды, так и в составе батареи биотестов (Горбачева, 2020; Markina, Aizdaicher, 2014; Stelmakh et al., 2021). Использование *P. tricornutum* регламентировано международными нормативными документами и российским руководством (Руководство ..., 2002; ISO 10253:2016 ..., 2016). Личинки (науплиусы) жаброногого ракообразного *A. salina* являются стандартными тест-организмами (ISO 14669:1999..., 1999), рекомендованными для оценки токсичности морских вод и донных отложений (Goncharuk, Kovalenko, 2019; Rabazanov et al., 2019). Преимуществами этого тест-объекта являются его эвригалинность и простота получения науплиусов. Эмбрионы и личинки морских ежей, благодаря их высокой чувствительности к токсическому воздействию различных поллютантов, применяются в качестве

тест-объектов при оценке состояния морских прибрежных акваторий (ASTM ..., 2012, ABNT-NBR ..., 2012). Биотестирование с использованием плоского морского ежа *Scaphechinus mirabilis* (Agassiz, 1864) неоднократно проводили для оценки токсичности воды и донных отложений дальневосточных морей России (Журавель, Подгурская, 2014; Мазур, Журавель, 2022; Lukyanova et al., 2017).

Залив Восток (зал. Петра Великого, Японское море) в течение долгого времени являлся эталонной акваторией при оценке уровней загрязнения Амурского и Уссурийского заливов, а также зал. Находка. В настоящее время зал. Восток приравнивают к акваториям, испытывающим среднюю антропогенную нагрузку, что связано с развитием сельскохозяйственной и рекреационной деятельности, а также с активным функционированием промышленных предприятий в западной части залива на побережье бухт Гайдамак (в поселках Южно-Морской и Ливадия) и Восток (пос. Волчанец). В зал. Восток на протяжении нескольких десятилетий ведутся мониторинговые исследования (Галышева, Христофорова, 2007; Барышева и др., 2019; Григорьева и др., 2020, Христофорова и др., 2020, 2023), в том числе и работы по биотестированию. Однако ранее основное внимание уделялось анализу качества воды (Маркина, 2008; Маркина, Айздайчер, 2011; Журавель и др., 2012; Журавель, Подгурская, 2014), и результаты оценки основывались на реакции одного тест-организма.

Цель данной работы – провести экотоксикологический анализ донных осадков зал. Восток, используя батарею биотестов, представленную тремя тест-организмами: диатомовой микроводорослью *P. tricornutum*, науплиусами жаброногого ракообразного *A. salina*, а также эмбрионами и личинками плоского морского ежа *S. mirabilis*; сравнить полученные результаты с данными долговременного экологического мониторинга этой акватории.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Характеристика района исследований

Отбор проб донных осадков проводили в зал. Восток (зал. Петра Великого, Японское море).

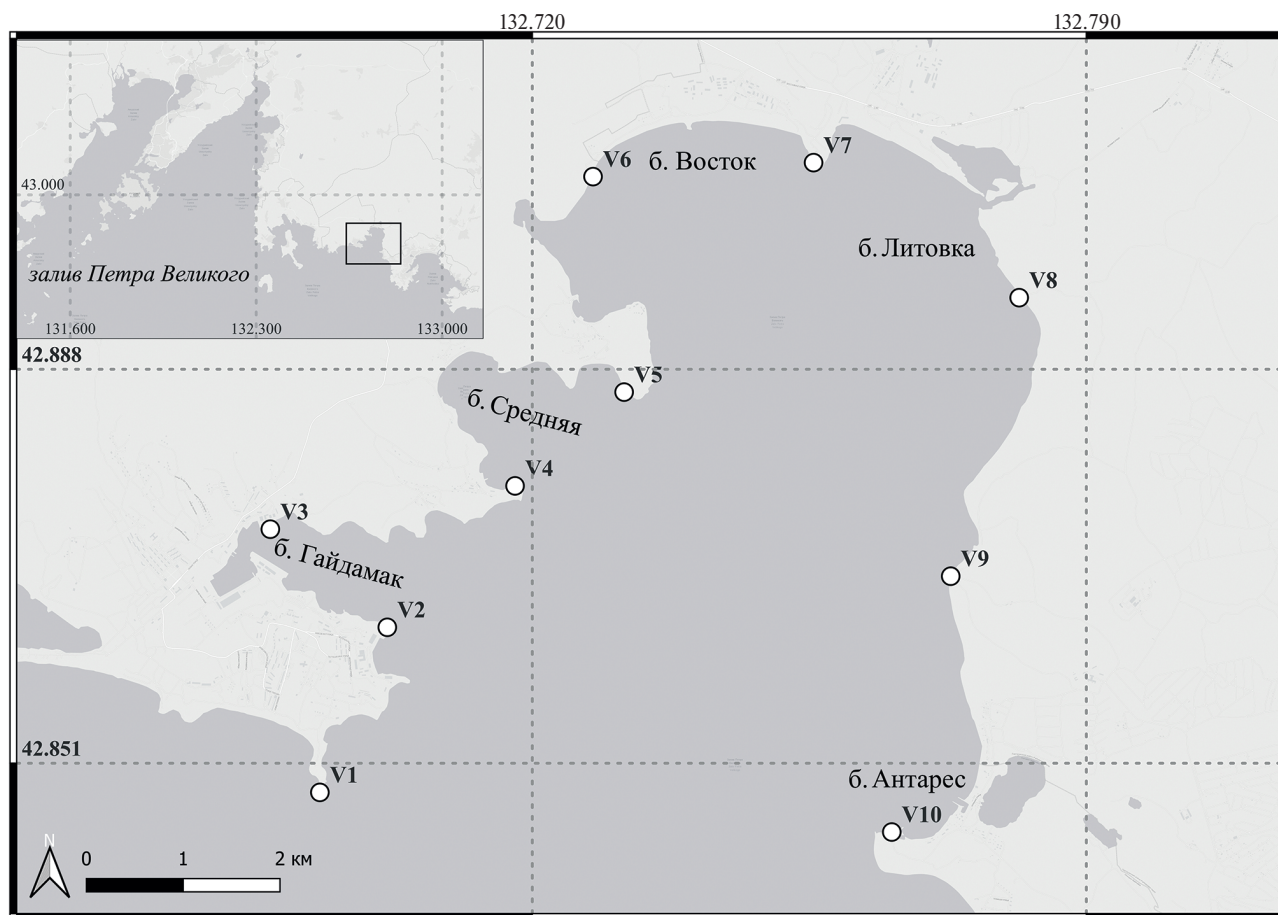


Рис. 1. Карта-схема района отбора проб донных осадков для биотестирования: 1 – мыс Пешурова; 2 – мыс Чайковского; 3 – кут б. Гайдамак; 4 – мыс Пушина; 5 – мыс Пашинникова; 6 – устье р. Волчанка; 7 – мыс у Волчанецкой протоки; 8 – устье р. Литовка; 9 – мыс Елизарова; 10 – мыс Подосенова.

Места отбора проб (рис. 1) отличались друг от друга степенью антропогенной нагрузки на прибрежные акватории. Западное побережье зал. Восток (ст. 1–5) испытывает на себе большую антропогенную нагрузку. На побережье бухт Гайдамак и Средняя сосредоточено большое количество рекреационных объектов, расположены крупные активно функционирующие заводы (судоремонтный и рыбоперерабатывающий), пирсы, где ведется прием жидкого топлива для котельной, и круглогодичная стоянка рыболовных судов.

Особенностью кутовой части залива (ст. 6–8) является слабый водообмен с открытыми водами зал. Петра Великого. С начала 2000-х годов экологическая ситуация в данной части залива стала стремительно меняться в связи с увеличением антропогенного воздействия, в особенности в рекреационный период (Христофорова и др., 2020). Летом, в период тайфунов, с водами

р. Волчанка происходит интенсивный вынос загрязняющих веществ. Кроме того, через Волчанецкую протоку в воды б. Восток поступают стоки пос. Волчанец.

Хозяйственная деятельность на восточном побережье зал. Восток не столь интенсивна. В районе мысов Елизарова (ст. 9) и Подосенова (ст. 10) организованы стоянки маломерных судов, здесь же расположены крупные рекреационные зоны и законсервированные объекты строительства Восточного нефтехимического комплекса (ВНХК) “Роснефть”. Несмотря на то что строительство ВНХК в настоящий момент приостановлено, периодически проводится активное обсуждение реализации данного проекта на правительственном уровне (О подготовке документации..., 2020). Станции 5–9 расположены на территории Морского заказника краевого значения “Залив Восток”.

Отбор проб и проведение экспериментов

Для проведения биотестирования пробы донных осадков отбирали с глубины 3–5 м легководолазным методом в июле 2020 г. на 10 станциях (рис. 1). Пробы брали с помощью полиэтиленового стакана с крышкой, собирая верхний 5-сантиметровый слой осадков. С каждой станции отбирали по 3 пробы, которые в дальнейшем объединяли. Биотестирование проводили из смешанной пробы. Пробы замораживали и хранили при температуре -28°C . Биотесты с морским ежом *Scaphechinus mirabilis* проводили на Морской биологической станции “Восток” Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН через 3 сут после отбора проб, эксперименты с *Phaeodactylum tricornutum* и *Artemia salina* – в лабораториях Международной кафедры ЮНЕСКО Института Мирового океана ДВФУ через 14 сут после взятия материала.

Для определения физико-химических показателей пробы донных отложений высушивали до воздушно-сухого состояния, далее растирали в фарфоровой ступке. С помощью ситового метода определяли гранулометрический состав проб (Петелин, 1967). Во фракции осадков с размером частиц менее 0.5 мм методом мокрого сжигания по Тюрину (Потапова и др., 1980) определяли концентрацию органического углерода ($C_{\text{орг}}$).

Для биотестирования готовили водные экстракты: заливали пробы донных осадков фильтрованной и стерилизованной ультрафиолетом морской водой в соотношении 1:4 (Руководство ..., 2002) и интенсивно перемешивали с помощью мультишейкера Biosan PSU-20i (Латвия) в течение 2 ч. Получившуюся суспензию отстаивали, а затем фильтровали. В качестве контроля использовали профильтрованную через трехфракционный гравийный фильтр и обработанную ультрафиолетом морскую воду из системы аквариальной МБС “Восток”.

Биотестирование вытяжек проводили с использованием лабораторной культуры микроводоросли *P. tricornutum*, науплиусов жаброногого ракообразного *A. salina* и личинок плоского морского ежа *S. mirabilis*. Для биотестирования использовали культуру *P. tricornutum*, находящуюся в фазе экспоненциального роста. Культивирование осуществляли на питательной

среде f в климатостате КС-200 при температуре $20\pm 2^{\circ}\text{C}$, освещенности 6000 люкс со сменой дня и ночи 16:8 ч в течение 7 сут. Подсчет клеток микроводоросли проводили через 48, 72, 96 ч (острый опыт) и 7 сут (кратковременный хронический опыт) после начала эксперимента. Численность клеток в каждой пробе выражали в процентах к численности контроля, принимая ее за 100% (Руководство ..., 2002). Вытяжку считали нетоксичной, если численность клеток водоросли по отношению к контролю составляла $\geq 90\%$, слаботоксичной – 65–89%, среднетоксичной – 50–64% и высокотоксичной – 0–49% (Горбачева, 2020).

Для биотеста с *A. salina* использовали науплиусов в возрасте до 24 ч, полученных из цист. Тестируемые вытяжки с науплиусами содержали в климатостате В4 при температуре $20\pm 2^{\circ}\text{C}$. Подсчет выживших личинок проводили через 48 и 72 ч после начала опыта (Руководство ..., 2002). Для оценки острой токсичности пробы рассчитывали процент погибших личинок (A , %) по формуле:

$$A = \frac{X_t}{X_i} \times 100,$$

где X_t – количество погибших особей в тестируемой воде; X_i – количество исходных особей.

Пробу считали нетоксичной, если к окончанию эксперимента выживаемость личинок *A. salina* составляла 90–100%, слаботоксичной – 65–89%, среднетоксичной – 64–50% и высокотоксичной – менее 49% (Горбачева, 2020).

Взрослых особей *S. mirabilis* для эксперимента собирали в б. Средняя, зал. Восток (зал. Петра Великого, Японское море) с глубины 4–4.5 м. Нерест стимулировали введением в перивисцеральную полость 0.2 мл 0.5М раствора KCl. Яйцеклетки получали и подготавливали для эксперимента по стандартной методике (Бузников, Подмарев, 1975). Оплодотворение проводили в чистой морской воде, затем зиготы помещали в тестируемые вытяжки из донных отложений, в них же проходило дальнейшее развитие эмбрионов и личинок (Мазур, Журавель, 2022; Beiras et al., 2003). При подсчете личинок на стадии гастролы и среднего плутеуса I использовали следующие категории: N (normal) – нормально развивающиеся личинки; А – аномально развивающиеся

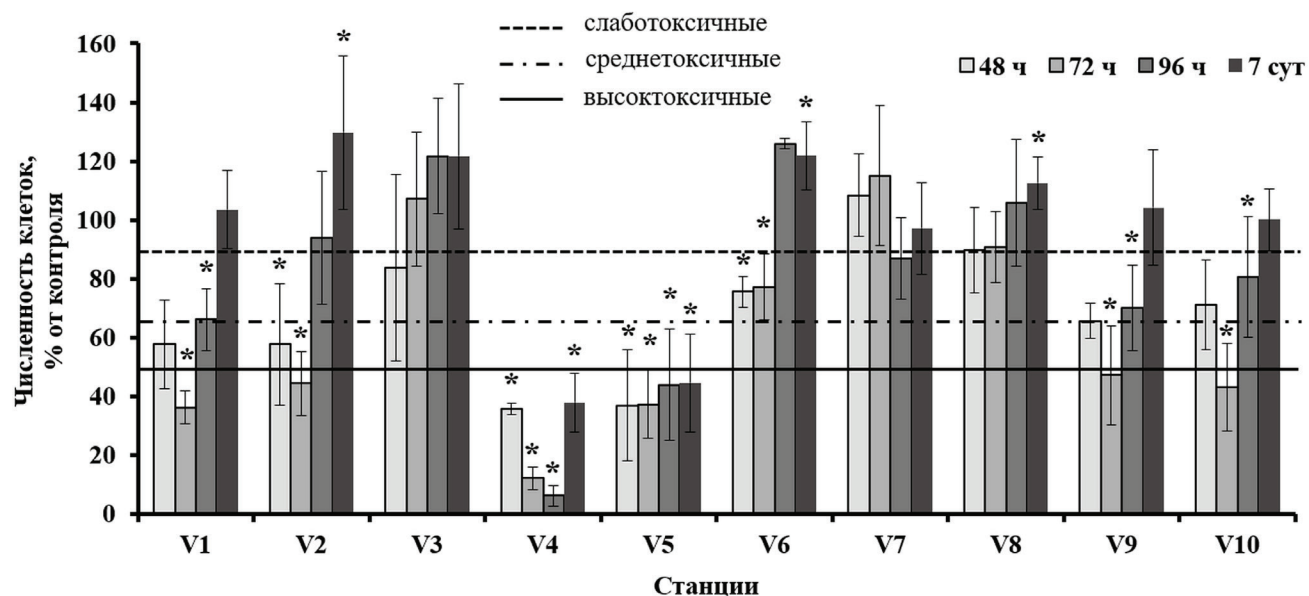


Рис. 2. Рост численности культуры *Phaeodactylum tricornutum* в водных вытяжках из донных осадков зал. Восток (среднее $\pm$ стандартное отклонение, $n = 3$).

* Отличие от контроля достоверно при $p \leq 0.05$.

гастролы; R (retarded) – отстающие в развитии личинки; P1 – уродливые личинки с нарушениями формирования и дифференциации пищеварительной системы или личиночного скелета; P2 – личинки, развитие которых остановилось на ранних стадиях (бластулы, гастролы). Вытяжки считали нетоксичными при доле нормально развитых личинок 96–100%, слаботоксичными – 71–95%, среднетоксичными – 51–70% и высокотоксичными – менее 50% (Кобаяси и др., 1994).

Каждый из биотестов проводили в трех повторностях. С помощью пакетов программ Microsoft Excel и Statistica Advanced 10 вычисляли среднее арифметическое и стандартное отклонение, достоверность различий между выборками оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа по критерию Даннетта.

РЕЗУЛЬТАТЫ

При биотестировании с микроводорослью *Phaeodactylum tricornutum* (рис. 2) спустя 72 ч после начала эксперимента численность клеток во всех образцах осадков, за исключением ст. 3, 7 и 8, была достоверно ниже контрольных значений. В вытяжках из донных осадков из района мыса Пушина (ст. 4) численность клеток составляла 12% от контроля, а вблизи мыса

Пашинникова – 37%. Стимулирующее воздействие на рост культуры (107 и 115% от контроля) отмечено в пробах, взятых в районе кута б. Гайдамак (ст. 3) и мыса у Волчанецкой протоки (ст. 7).

Через 96 ч в большей части тестируемых образцов наблюдался заметный прирост численности микроводорослей, до 122–126% от контроля в пробах со ст. 3 и 6. К 7 сут численность клеток в большинстве проб приблизилась к контрольному уровню, а на ст. 2, 3 и 6 превысила его более чем на 20%. Исключением из общей тенденции к росту численности клеток стали пробы со ст. 3 и 4, вытяжки из которых по-прежнему вызывали ярко выраженное ингибирование культуры микроводорослей.

Достоверное снижение выживаемости науплиусов *Artemia salina* после 72 ч от начала эксперимента (рис. 3) отмечено в вытяжках из донных отложений, взятых у входных мысов (ст. 1, 10), а также из устья р. Волчанка (ст. 6). Пробы с большинства станций для артемий оказались нетоксичными. Меньшее количество выживших личинок, выявленное в образцах со ст. 1 (67%) и ст. 10 (69%) при 100%-й выживаемости в контроле, свидетельствует о слабой токсичности осадков.

Результаты оценки эмбриотоксического воздействия вытяжек из донных отложений на личинок *Scaphechinus mirabilis* после 18 ч от начала

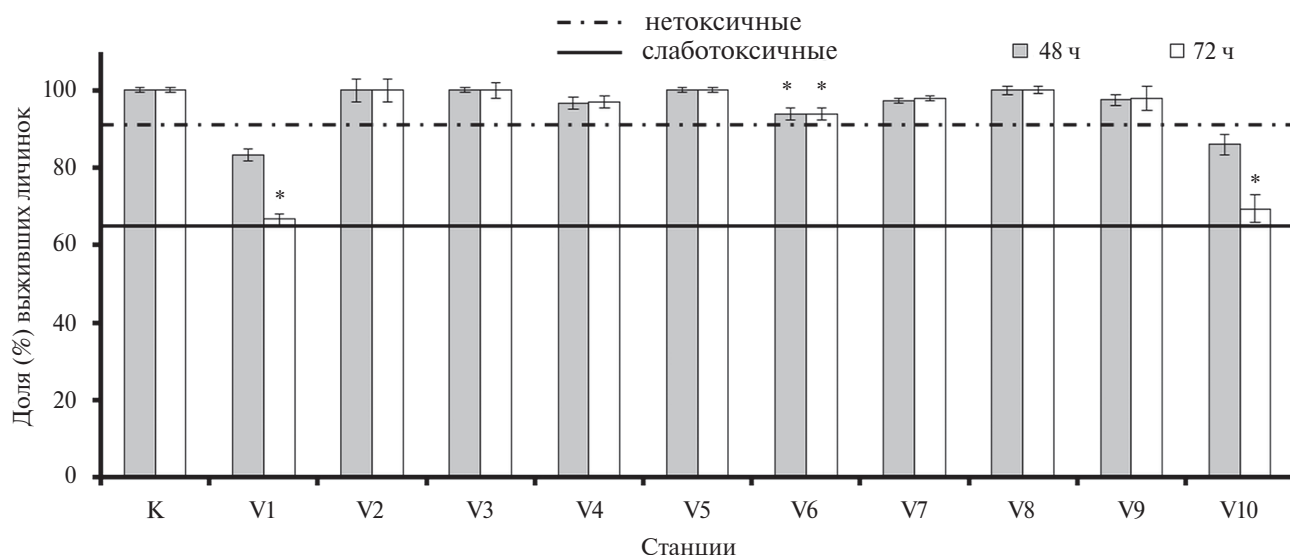


Рис. 3. Выживаемость науплиусов *Artemia salina* в водных вытяжках из донных осадков зал. Восток (среднее $\pm$ стандартное отклонение, $n = 3$).

* Отличие от контроля достоверно при $p \leq 0.05$.

эксперимента показали достоверные отличия от контрольных значений для всех станций, за исключением расположенных у мысов Пещурова (ст. 1) и Подосенова (ст. 10) (рис. 4). В вытяжках из донных осадков ст. 4 отмечена 100%-я гибель личинок на стадии бластулы. После 48 ч экспозиции процент нормально развитых личинок отличался от контроля на ст. 2–7 и 9. Немаловажным является тот факт, что в вытяжке со ст. 5 ни одна личинка не достигла стадии среднего плутеуса. Высокая доля (65%) личинок с аномалиями развития отмечена в вытяжках донных осадков со ст. 3. На основе классификации степени ингибирования развития эмбрионов и личинок морских ежей донные отложения бухт Гайдамак (ст. 3) и Средняя (ст. 4 и 5) относятся к высокотоксичным, а со станций 6, 7 и 9 – к среднетоксичным.

Донные осадки отличаются друг от друга аккумулярующей способностью, которая напрямую зависит от фракционного состава и содержания органического углерода. Высокое содержание C_{org} отмечено на ст. 3–6 (табл. 1), расположенных на западном побережье залива. Минимальное содержание органического углерода выявлено на ст. 8 (0.13%), максимальное – на ст. 6 (2.23%).

Результаты комплексной оценки показали, что наиболее токсичными оказались донные отложения со ст. 4 и 5. При проведении экспериментов с образцами донных осадков

с этих участков у двух объектов из батареи биотестов (*P. tricornutum* и *S. mirabilis*) выявлены сильная или средняя степени ингибирования роста и развития. Вытяжки из донных отложений остальных станций оказывали среднее или низкое токсическое воздействие на тест-организмы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что использованные в нашем исследовании тест-организмы проявляют разную чувствительность как к стандартным токсикантам (солям меди и цинка), так и к тестируемым пробам донных осадков. Например, летальная концентрация $LK_{50}(24)$ ионов цинка для *Artemia salina* при разной солености составляла 134–209 мг/л (Damasceno et al., 2017), а средняя эффективная концентрация $ЭК_{50}(48)$ Zn^{2+} для личинок *Scaphechinus mirabilis* – 67 мкг/л (Мазур и др., 2020). В исследовании донных осадков у побережья Ирландии чувствительность микроводоросли *Skeletonema costatum* (Cleve, 1873) была выше, чем у *A. salina* (Davoren et al., 2005; Manzo et al., 2014; Prato et al., 2015).

В нашем исследовании тест на выживание науплиусов *A. salina* также оказался наименее чувствительным. Лишь в двух пробах личинки артемии проявили слабую реакцию на водные вытяжки осадка. Иные результаты получены в экспериментах с *Phaeodactylum tricornutum* и

Таблица 1. Гранулометрический состав и содержание $C_{орг}$ в донных осадках залива Восток

Станция	Тип грунта	$C_{орг}$, %	Доля фракции, %		
			гравий (> 2 мм)	песок (0.1–2 мм)	ил и глина (< 0.1 мм)
1	Гравий	0.45	68.60	31.28	0.13
2	Средний песок	0.47	14.72	84.45	0.83
3	Мелкий песок	1.00	9.58	78.72	11.71
4	Средний и мелкий песок	1.72	13.33	82.27	4.39
5	Гравий	2.16	82.21	16.94	0.85
6	Ил	2.23	0.00	36.82	63.18
7	Мелкий песок	0.19	1.48	69.18	29.34
8	Мелкий и средний песок	0.13	0.17	98.55	1.28
9	Мелкий и средний песок	0.18	0.00	98.88	1.12
10	Средний песок и гравий	0.26	44.04	54.59	1.37

S. mirabilis. При наблюдении за ростом численности культуры микроводоросли в течение 72 ч в части проб (ст. 1, 2, 9 и 10) выявлено значительное ингибирование по сравнению с контролем, но к 96 ч эксперимента численность микроводорослей приблизилась к контрольным значениям, и биотесты с микроводорослью и личинками морского ежа продемонстрировали сходные результаты.

Западное побережье зал. Восток подвержено наибольшему антропогенному воздействию, связанному с деятельностью крупных промышленных предприятий и портов. Анализ содержания токсичных веществ и соединений в донных отложениях б. Гайдамак в 2015 г. показал превышение допустимых уровней содержания цинка, свинца, меди и нефтяных углеводородов (НУ). В осадках из б. Средняя также отмечено повышенное содержание НУ (Мазур и др., 2017). Наличие органического загрязнения в данном районе подтверждается высоким содержанием $C_{орг}$ в донных осадках (табл. 1). Содержание органического углерода в донных отложениях положительно коррелирует с концентрациями нефтяных и полиароматических углеводородов, а также полихлорированных бифенилов (Ваган et al., 2021). Кроме того, пробы из бухт Гайдамак и Средняя представляли собой грубодисперсные осадки (табл. 1). Известно, что при экстрагировании углеводороды переходят в водные вытяжки из песчаных или илисто-песчаных

грунтов лучше, чем из илистых осадков (Горбачева, 2020).

Высокие уровни загрязняющих веществ — одна из возможных причин, по которой численность культуры микроводоросли не достигла высоких значений в остром эксперименте в водных вытяжках со ст. 1–5. Вероятно, по этой же причине в экстрактах с этих станций отмечено большое количество личинок морских ежей с аномалиями развития.

Известно, что недостатком в определении токсичности сред с помощью микроводорослей является их высокая чувствительность к биогенным элементам, приводящая к стимуляции роста культуры по сравнению с контролем, несмотря на присутствие токсичного вещества (Олькова, 2014). Стимулирование роста культуры *P. tricornutum* (более 100% от контроля) в вытяжках из донных отложений ст. 3 и ст. 7 может быть связано с активным поступлением биогенных веществ (азота и фосфора) (Христофорова и др., 2023) со стоками поселков Южно-Морской и Волчанец. Стоки р. Волчанка, рыбокомбинат пос. Южно-Морской, а также промзона между мысами Подосенова и Елизарова служат источниками поступления фосфатов (Григорьева и др., 2020). При этом биотестирование с личинками плоского морского ежа показало высокую и среднюю токсичность проб со ст. 3 и 7 соответственно, что свидетельствует о наличии поллютантов в донных осадках.

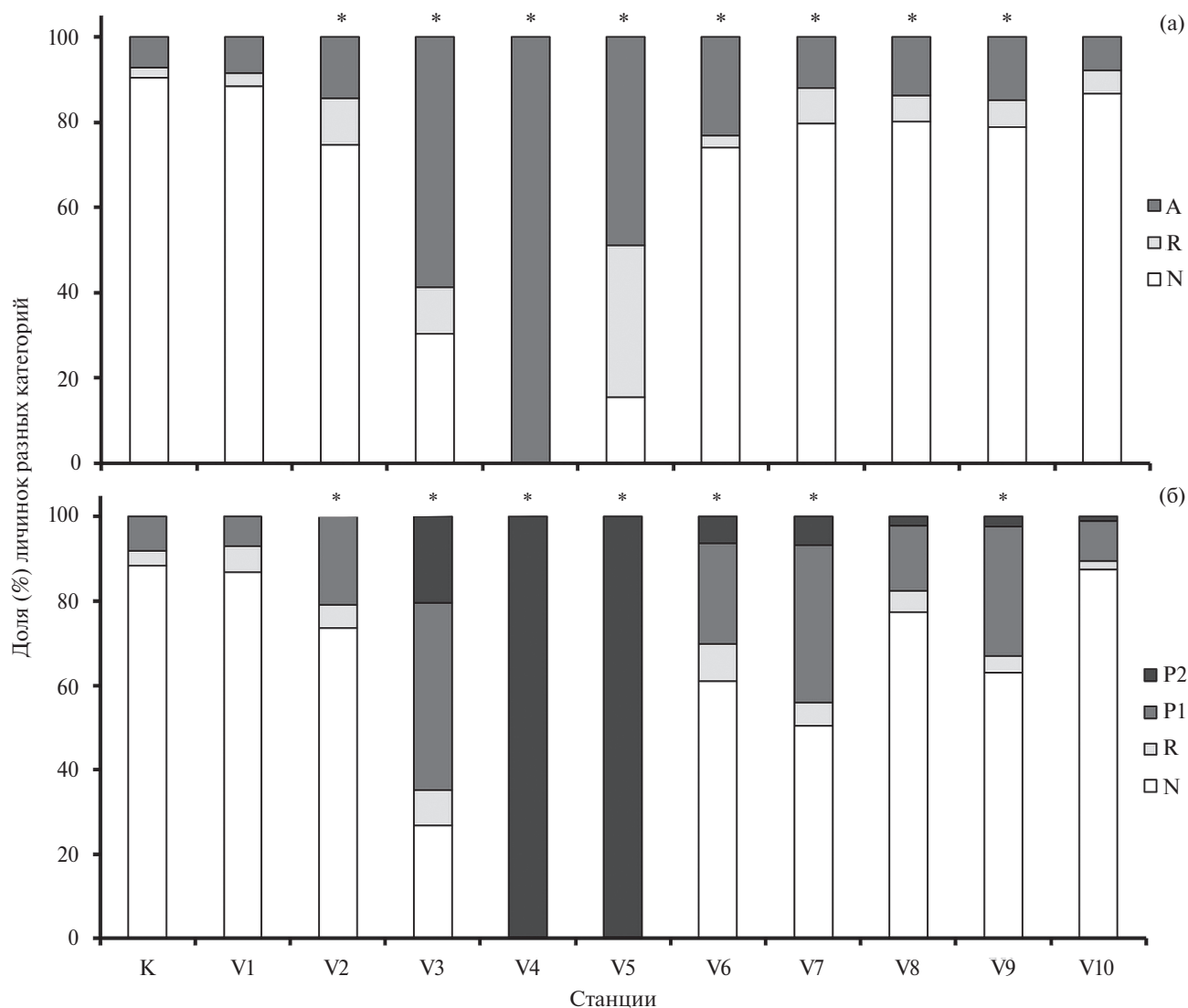


Рис. 4. Эмбриотоксическое воздействие вытяжек донных осадков на личинок плоского морского ежа *Scaphechinus mirabilis*: а – через 18 ч экспозиции; б – через 48 ч экспозиции. Условные обозначения: N – нормально развивающиеся личинки; A – гастролы с аномалиями развития; R – личинки, отстающие в развитии; P1 – уродливые личинки с нарушениями формирования и дифференциации пищеварительной системы или личиночного скелета; P2 – личинки, развитие которых остановилось на стадиях бластулы или гастролы.

* Отличие от контроля достоверно при $p \leq 0.05$.

При проведении биотестирования с личинками *A. salina* выраженный токсический эффект не отмечен. В большинстве случаев гибель науплиусов не превышала 10%, что соответствует естественной убыли для природной популяции. Вероятнее всего, это связано с более высокой токсикорезистентностью личинок артемии по сравнению с микроводорослями и плутеусами морского ежа (Costa et al., 2016). Вытяжки из донных отложений содержат большое количество биогенных и легкоокисляемых органических веществ, способствующих росту биомассы бактерий, простейших и микроводорослей, которые

науплиусы *A. salina* могут использовать в качестве корма. Полученная в ходе питания энергия может быть потрачена ими на процессы детоксикации поллютантов (Горбачева, Лаптева, 2022).

Таким образом, результаты биотестирования донных отложений зал. Восток с использованием батареи биотестов подтверждают результаты долговременного экологического мониторинга в зал. Восток и свидетельствуют о высоком уровне загрязнения и токсичности осадков у западного побережья, в районе бухт Гайдамак и Средняя. По сравнению с тестированием

с помощью одного тест-объекта использование батареи биотестов с целью оценки токсичности морских донных отложений является более предпочтительным методом, так как позволяет предположить реакцию разных компонентов естественных биоценозов на воздействие среды.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование было выполнено при финансовой поддержке ФНТП в области экологического развития Российской Федерации и климатических изменений на 2021–2030 гг. (проект № 123080800009-5).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Для выполнения задач данного исследования с участием личинок морского ежа разрешения Комитета по этике Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН не требовалось.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барышева В.С., Чернова Е.Н., Патрушева О.В. Загрязнение морской среды залива Восток Японского моря органическими веществами (2016–2018 гг.) // Вестн. ДВО РАН. 2019. № 2. С. 87–94.
<https://doi.org/10.25808/08697698.2019.204.2.010>
- Бузников Г.А., Подмарев В.К. Морские ежи *Strongylocentrotus drobachiensis*, *S. nudus*, *S. intermedius* // Объекты биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 188–216.
- Галышева Ю.А., Христофорова Н.К. Среда и макробентос залива Восток Японского моря в условиях рекреационного воздействия // Изв. ТИНРО. 2007. Т. 149. С. 270–309.
- Горбачева Е.А. Экоотоксикологические исследования донных отложений центральных и восточных районов Баренцева моря // Вестн. МГТУ. 2020. Т. 23. № 2. С. 122–130.
<https://doi.org/10.21443/1560-9278-2020-23-2-122-130>
- Горбачева Е.А., Лантева А.М. Экологические исследования донных отложений прибрежных районов Кольского п-ова (химический состав и биотестирование) // Экологическая химия. 2022. Т. 31. № 4. С. 197–208.
- Григорьева Н.И., Журавель Е.В., Мазур А.А. Сезонные изменения качества воды в заливе Восток (залив Петра Великого, Японское море) // Водн. ресурсы. 2020. Т. 47. № 2. С. 162–169.
<https://doi.org/10.31857/S0321059620020066>
- Жмур Н.С. Применение методов биотестирования в России и мире // Методы оценки соответствия. 2012. № 1. С. 10–14.
- Журавель Е.В., Христофорова Н.К., Дроздовская О.А., Токарчук Т.Н. Оценка состояния вод залива Восток (залив Петра Великого, Японское море) по гидрохимическим и микробиологическим показателям // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2012. № 9. С. 2325–2329.
- Журавель Е.В., Черняев А.П., Соколова Л.И. и др. Углеводороды и полихлорированные бифенилы в донных осадках зал. Находка (зал. Петра Великого, Японское море): оценка уровня загрязнения и потенциальной токсичности // Сибирский экол. журн. 2015. Т. 22. № 6. С. 931–940.
<https://doi.org/10.15372/SEJ20150613>
- Журавель Е.В., Подгурская О.В. Раннее развитие плоского морского ежа *Scaphechinus mirabilis* в воде из различных районов залива Петра Великого (Японское море) // Изв. ТИНРО. 2014. Т. 178. С. 206–216.
- Калинкина Н.М., Березина Н.А., Сидорова А.И. и др. Биотестирование токсичности донных отложений крупных водоемов Северо-Запада России с использованием ракообразных // Водн. ресурсы. 2013. Т. 40. № 6. С. 612–622.
<https://doi.org/S0321059613060060>
- Кобаяси Н., Найдено Т.Х., Ващенко М.А. Стандартизация биотеста с использованием зародышей морского ежа // Биол. моря. 1994. Т. 20. № 6. С. 457–464.
- Мазур А.А., Журавель Е.В., Слободскова В.В., Мазур М.А. Оценка токсического воздействия ионов цинка и наночастиц оксида цинка на раннее развитие морского ежа *Scaphechinus mirabilis* (Agassiz, 1864) (Echinodermata: Echinoidea) // Биол. моря. 2020. Т. 46. № 1. С. 53–59.
<https://doi.org/10.31857/S0134347520010064>
- Мазур М.А., Журавель Е.В. Оценка токсичности донных осадков из прибрежных районов залива Петра Великого (Японское море) // Сибирский экол. журн. 2022. № 6. С. 762–773.
<https://doi.org/10.15372/SEJ20220612>
- Мазур М.А., Журавель Е.В., Ковековдова Л.Т., Черняев А.П. Интегральная экологическая оценка загрязнения донных осадков залива Восток (Японское море) // Дальневосточные моря и их бассейны:

- биоразнообразии, ресурсы, экологические проблемы: сб. материалов II Всерос. конф. с междунар. участием, приуроченная к Году экологии в России. Владивосток, 3–4 окт. 2017 г. Владивосток: Изд-во ДВФУ, 2017. С. 59–60.
- Маркина Ж.В. Биотестирование воды из залива Петра Великого (Японское море) с помощью микроводоросли *Dunaliella salina* // Экология. 2008. № 3. С. 196–200.
- Маркина Ж.В., Айздайчер Н.А. Анализ динамики численности клеток и содержания хлорофилла а микроводоросли *Phaeodactylum tricornutum* для оценки качества вод залива Петра Великого (Японское море) // Мир науки, культуры, образования. 2011. Т. 31. № 6. С. 368–390.
- Петелин В.П. Гранулометрический анализ донных осадков. М.: Наука, 1967. 128 с.
- Потапова Л.И., Куприн П.Н., Фролова Л.В. Определение углерода органического вещества в донных осадках // Методы исследования органического вещества в океане. М.: Наука, 1980. С. 50–56.
- О подготовке документации по планировке территории для размещения объекта трубопроводного транспорта федерального значения “Газопровод-отвод и ГРС “ВНХК” Приморского края”: приказ Министерства энергетики РФ от 11 мар. 2020 г. № 178.
- Олькова А.С. Биотестирование в научно-исследовательской и природоохранной практике России // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134. № 6. С. 614–622.
- Руководство по определению методом биотестирования токсичности вод, донных отложений, загрязняющих веществ и буровых растворов. М.: РЭФИА, НИА-Природа, 2002. 118 с.
- Христофорова Н.К., Бойченко Т.В., Кобзарь А.Д. Гидрохимическая и микробиологическая оценка современного состояния вод залива Восток // Вестн. ДВО РАН. 2020. № 2. С. 64–72.
- Христофорова Н.К., Лазарюк А.Ю., Журавель Е.В. и др. Залив Восток: межсезонные изменения гидролого-гидрохимических и микробиологических показателей // Изв. ТИНРО. 2023. Т. 203. № 4. С. 906–924.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2023-203-906-924>
- Черкашин С.А., Симоконов М.В., Пряжевская Т.С. Анализ экотоксикологического состояния Амурского залива (Японское море) на основе химических и токсикологических показателей // Водн. ресурсы. 2019. Т. 46. № 3. С. 308–317.
<https://doi.org/10.31857/S0321-0596463308-317>
- Чуйко Г.М., Томилина И.И., Холмогорова Н.В. Комплексная оценка биоэкологических и химических систем. Ярославль: Изд-во Ярославского гос. ун-та им. П.Г. Демидова, 2018. 139 с.
- ABNT-NBR 15350: Ecotoxicologia Aquática – Toxicidade Decrônica de Curtaduração – Método de Ensaio com Ouriço-do-Mar (Echinodermata: Echinoidea). São Paulo, Brasil: Associação Brasileira de Normas Técnicas, 2012.
- ASTM E1563-98: Standard Guide for Conducting Static Acute Toxicity Tests with Echinoid Embryos. West Conshohocken, PA: ASTM Int., 2012.
- Baran A., Klimkowicz-Pawlas A., Ukalska-Jaruga A. et al. I. Distribution of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in the bottom sediments of a dam reservoir, their interaction with organic matter and risk to benthic fauna // J. Soils Sediments. 2021. V. 21. P. 2418–2431.
<https://doi.org/10.1007/s11368-021-02968-1>
- Beiras R., Bellas J., Fernandez N. et al. Assessment of coastal marine pollution in Galicia (NW Iberian Peninsula); metal concentrations in seawater, sediments and mussels (*Mytilus galloprovincialis*) versus embryonal larval bioassays using *Paracentrotus lividus* and *Ciona intestinalis* // Mar. Environ. Res. 2003. V. 56. № 4. P. 531–553.
[https://doi.org/10.1016/S0141-1136\(03\)00042-4](https://doi.org/10.1016/S0141-1136(03)00042-4)
- Broccoli A., Morroni L., Valentini A. et al. Comparison of different ecotoxicological batteries with WOE approach for the environmental quality evaluation of harbour sediments // Aquat. Toxicol. 2021. V. 237. Art. ID 105905.
<https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2021.105905>
- Costa E., Piazza V., Gambardella C. et al. Ecotoxicological effects of sediments from Mar Piccolo, South Italy: toxicity testing with organisms from different trophic levels // Environ. Sci. Pollut. Res. 2016. V. 23. P. 12755–12769. <https://doi.org/10.1007/s11356-015-5471-x>
- Damasceno E.P., de Figueiredo L.P., Pimentel M.F. et al. Prediction of toxicity of zinc and nickel mixtures to *Artemia* sp. at various salinities: From additivity to antagonism // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2017. V. 142. P. 322–329.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.04.020>
- Davoren M., Ní Shuilleabháin S., O'Halloran J. et al. A test battery approach for the ecotoxicological evaluation of estuarine sediments // Ecotoxicology. 2005. V. 14. № 7. P. 741–755. <https://doi.org/10.1007/s10646-005-0022-8>
- Goncharuk V.V., Kovalenko V.F. Characteristics of Sea Water Self-Purification Processes in the Black Sea Based on the Results of Biotesting // J. Water Chem. Technol. 2019. V. 41. № 6. P. 391–395.
<https://doi.org/10.3103/S1063455X19060080>

- ISO 10253:2016: Water Quality — Marine Algal Growth Inhibition Test with *Skeletonema* sp. and *Phaeodactylum tricornutum*. ISO/TC 147/SC 5 Biological methods. 2016.
- ISO 14669:1999: Water quality — Determination of Acute Lethal Toxicity to Marine Copepods (Copepoda, Crustacea), ISO/TC 147/SC 5 Biological methods. 1999.
- Lee J., Hong S., An S.-A., Khim J.S. Methodological advances and future directions of microalgal bioassays for evaluation of potential toxicity in environmental samples: A review // Environ. Int. 2023. V. 173. Art. ID 107869. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2023.107869>
- Lukyanova O.N., Zhuravel E.V., Chulchekov D.N., Mazur A.A. Sea Urchin Embryogenesis as Bioindicators of Marine Pollution in Impact Areas of the Sea of Japan/ East Sea and the Sea of Okhotsk // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 2017. V. 73. № 2. P. 322–333. <https://doi.org/10.1007/s00244-017-0388-7>
- Manzo S., Schiavo S., Aleksi P. et al. Application of a toxicity test battery integrated index for a first screening of the ecotoxicological threat posed by ports and harbors in the southern Adriatic Sea (Italy) // Environ. Monit. Assess. 2014. V. 186. № 11. P. 7127–7139. <https://doi.org/10.1007/s10661-014-3915-2>
- Markina Zh.V., Aizdaicher N.A. Quality assessment of Nakhodka Bay (the Sea of Japan, Russia) water using the microalgae *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin (Bacillariophyta) // Int. J. Algae. 2014. V. 16. № 4. P. 345–353. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v16.i4.40>
- Moreira L.B., Saes R.V.S.T., Peres T.F. et al. Toxicity of sediments and dredged material from a semi-arid coastal system to marine invertebrates // Ecotoxicol. Environ. Contam. 2019. V. 14. № 1. P. 79–89. <https://doi.org/10.5132/eec.2019.01.10>
- Picone M., Bergamin M., Losso C. et al. Assessment of sediment toxicity in the Lagoon of Venice (Italy) using a multi-species set of bioassays // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2016. V. 123. P. 32–44. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2015.09.002>
- Prato E., Parlapiano I., Biandolino F. Ecotoxicological evaluation of sediments by battery bioassays: application and comparison of two integrated classification systems // Chem. Ecol. 2015. V. 31. № 7. P. 661–678. <https://doi.org/10.1080/02757540.2015.1069278>
- Rabazanov N.I., Sokol'skii A.F., Evseeva S.S., Rabazanov R.N. Integral Diagnostics of Sea Water Quality with the Use of Phyto- and Zooplankton // Arid Ecosyst. 2019. V. 9. № 3. P. 209–213. <https://doi.org/10.1134/S2079096119030090>
- Stelmakh L., Kovrigina N., Gorbunova T. Response of marine microalgae *Phaeodactylum tricornutum*, *Prorocentrum cordatum* and *Gyrodinium fissumto* complex pollution of Sevastopol bays (Black Sea) // Ecol. Montenegrina. 2021. V. 48. P. 109–116.
- Vezone M., Cesar R., Abessa D.M.D.S. et al. Metal pollution in surface sediments from Rodrigo de Freitas Lagoon (Rio de Janeiro, Brazil): Toxic effects on marine organisms // Environ. Pollut. 2019. V. 252. P. 270–280. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.05.094>

Application of Test Battery for Assessing the Toxicity of Marine Sediments in Vostok Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan)

E. V. Zhuravel^a, M. A. Mazur^b, O. T. Abdrakhmanova^a, M. A. Tunina^a

^aInstitute of the World Ocean, Far Eastern Federal University, Vladivostok, 690922 Russia

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

This paper presents the results of a toxicity assessment of marine sediments from Vostok Bay based on responses of three testing organisms: the diatom *Phaeodactylum tricornutum* (Bohlin, 1897), nauplii of the brine shrimp *Artemia salina* (Linnaeus, 1758), and embryos and larvae of the sand dollar *Scaphechinus mirabilis* (Agassiz, 1864). The *A. salina* nauplii survival test has proven to be the least sensitive, showing a weak response in only two samples. The results of the experiments using microalgae cells and sand dollar larvae correlated both with each other and with long-term environmental monitoring data, thus, confirming the high degree of sediment toxicity off the western coast of the bay (Gaydamak and Srednyaya coves).

Keywords: marine sediments, toxicity, test battery, *Phaeodactylum tricornutum*, *Artemia salina*, *Scaphechinus mirabilis*, Vostok Bay, Peter the Great Bay

УДК [594.1:57.017.7]:551.465.46(262.5)

ИЗМЕНЕНИЕ МЕТАБОЛИЗМА ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *ANADARA KAGOSHIMENSIS* TOKUNAGA, 1906 (BIVALVIA: ARCIDAE) В УСЛОВИЯХ АПВЕЛЛИНГА В ЧЕРНОМ МОРЕ (ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ)

© 2024 г. О. Ю. Вялова (ORCID: 0000-0002-8304-0029)

Институт биологии южных морей (ИнБЮМ) им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь, 299011 Россия
e-mail: vyalova07@gmail.com

Поступила в редакцию 07.02.2024 г.

После доработки 01.04.2024 г.

Принята к публикации 10.04.2024 г.

Впервые проведены исследования энергетического метаболизма двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) в условиях эксперимента, моделирующего динамические изменения характеристик морской воды на этапах развития и окончания апвеллинга в Черном море. Показано, что при попадании в зону развития апвеллинга уровень энергетического метаболизма у *A. kagoshimensis* сокращался в среднем на 5% на каждый градус понижения температуры. В течение фазы релаксации апвеллинга (14–26°C) восстановление показателей интенсивности дыхания моллюска происходило медленнее ожидаемого, с температурным коэффициентом $Q_{10} = 1.31$. Закисление морской воды на 1 ед. (до pH 7.2) в сочетании со снижением температуры (26–20°C) усиливало негативный эффект на 25–45%. Установлено, что в условиях апвеллинга (холодового стресса и закисления) двустворчатый моллюск *A. kagoshimensis* сокращает энерготраты примерно на 60%. Последствия негативного влияния резкой смены температуры приводят к запаздыванию восстановления метаболизма до нормальных значений.

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, *Anadara kagoshimensis*, метаболизм, апвеллинг, температура, pH, закисление, Черное море

DOI: 10.31857/S0134347524040055

В Черном море довольно часто происходит явление апвеллинг. Физическую природу этого явления обычно связывают с ветровым воздействием, экмановским переносом поверхностных вод от берега и компенсирующим восходящим движением глубинных вод (Станичная, Станичный, 2021; Goryachkin, 2018; Podymov et al., 2023). Апвеллинг играет важную роль в процессах вертикального и горизонтального обмена физических, химических и биологических компонентов морской экосистемы. Рассматриваемые движения водных масс всегда сопровождаются понижением температуры в верхних слоях моря. Специалисты разделяют апвеллинг на слабый (перепад температуры <5°C и продолжительность менее 3 сут) и

мощный. Чем мощнее апвеллинг, тем дальше он распространяется по поверхности моря. Сумма площадей апвеллингов, одновременно наблюдаемых в Черном море, может достигать 12–14% от всей площади моря (Станичная, Станичный, 2021); время существования среднего апвеллинга составляет 2–15 сут, хотя в 20% случаев процесс длится 16–30 сут и более (Goryachkin, 2018). В районе Южного берега Крыма (п. Качивели) периодически фиксируются очень непродолжительные апвеллинги, относительно устойчивая фаза которых может длиться всего около 2.5 ч (Толстошеев и др., 2020). Скорость изменения температуры во время апвеллинга варьирует от 0.8 до 5.8°C/ч (Толстошеев и др., 2020).

Подъем вод прибрежного апвеллинга происходит, в основном, с нижней границы сезонного термоклина (20–40 м). Эти воды характеризуются не только низкой температурой, но и низкими значениями pH (Полонский, Гребнева, 2019; Elge, 2021; Podymov et al., 2023). Величина pH в Черном море понижается с глубиной, что связано с уменьшением интенсивности вентиляции вод и окислением сероводорода в зоне сосуществования H_2S и O_2 . В поверхностных слоях моря наблюдаются суточные естественные колебания pH, которые могут превышать 1 ед. (Хоружий, Коновалов, 2014).

Возникновение апвеллинга, безусловно, трансформирует окружающую среду и оказывает влияние на биоту шельфовых зон. На оказавшиеся в зоне апвеллинга организмы воздействует не только низкая температура, но и закисление среды. Предсказать сроки и районы возникновения таких явлений крайне сложно. Малоподвижные гидробионты не могут быстро покинуть район негативного воздействия и вынуждены использовать различные защитные механизмы для выживания. Доминирующие в черноморской макрофауне двустворчатые моллюски играют важную роль в экологической структуре биотопов и являются промысловым ресурсом для рыболовства и марикультуры.

Двустворчатый моллюск *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) — вселенец, относящийся к тепловодным видам, в условиях Черного и Азовского морей проявляет высокую степень эвритермности (Солдатов и др., 2018; Dağtekin et al., 2023). Это эвригалинный гидробионт, который выдерживает опреснение до 10–11‰, в Адриатике встречается даже в солоноватоводных лагунах. Благодаря эритроцитарному гемоглобину, который обеспечивает высокую кислородную емкость гемолимфы, моллюск легко переносит гипоксические и аноксические условия (Novitskaya, Soldatov, 2013). Достаточно быстро осваивает новые биотопы и через короткий промежуток времени становится ценообразующим видом (Dağtekin et al., 2023).

Цель данного исследования — изучить энергетический метаболизм анадары *A. kagoshimensis* при “острой” смене температуры в условиях, имитирующих начало и затухание апвеллинга, а также изменение скорости потребления моллюском кислорода при комбинированном

воздействии понижения температуры и закисления воды. Уровень энергетического обмена моллюска характеризуется скоростью потребления кислорода, что позволяет быстро оценить направленность изменений физиологического состояния организма под влиянием внешних факторов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Собранных в б. Ласпи (Черное море, Южный берег Крыма) моллюсков *Anadara kagoshimensis* помещали в термобоксы и доставляли в лабораторию ИнБЮМ (г. Севастополь), где очищали от эпибионтов, взвешивали и измеряли. Для проведения экспериментальных работ брали одноразмерных особей с длиной раковины 21–24 мм, высотой 24.5–30 мм, шириной 31–33 мм и массой 9.3–12.8 г, возраст которых соответствовал 1–1.5 годам (Kasapoğlu, 2018). В течение семи суток моллюсков содержали в проточной морской воде и ежедневно кормили смесью микроводорослей.

Эксперименты проводили в 4-х замкнутых респирометрах объемом 950 мл. Непрерывную циркуляцию морской воды обеспечивали при помощи перистальтического насоса. Продолжительность опытов составляла от 2 до 5 ч. Всего в исследовании использовали 44 моллюска: 20 экз. в первой серии экспериментов и 24 экз. во второй.

В первой серии экспериментов (рис. 1) в каждый из респирометров с фильтрованной морской водой температурой 25.5–26°C, соленостью 18.1‰, pH 8.2 и содержанием кислорода 7.8–8.3 мг O_2 /л (начальные условия эксперимента, контроль) помещали по одному моллюску. Через 1 ч определяли содержание кислорода в каждой ёмкости, после чего проводили замену воды и в течение следующего часа воду охлаждали до 20°C. После достижения заданной температуры снова измеряли содержание кислорода и, заменив воду свежей, заранее профильтрованной и охлажденной до 20°C, продолжали снижать температуру в респирометрах с моллюсками до 14°C в течение еще 1 ч. Таким образом, общее понижение температуры в период развития экспериментального апвеллинга составило 12°C (26→20→14°C). Спустя час снова измеряли содержание кислорода



Рис. 1. Схема проведения эксперимента с изменением температуры морской воды в соответствии с последовательными фазами апвеллинга.

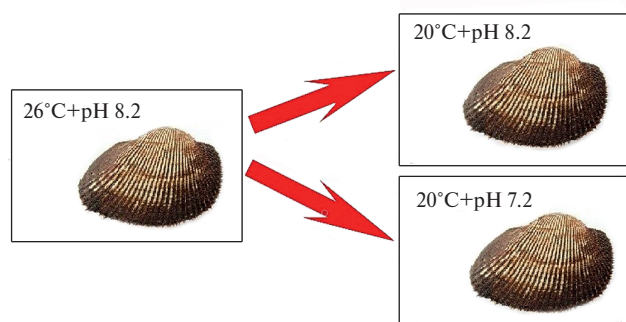


Рис. 2. Схема проведения эксперимента с изменением температуры и pH морской воды.

во всех респирометрах, после чего заменяли воду свежей, охлажденной до 14°C. В течение следующих 2-х часов те же моллюски “проходили” фазу релаксации апвеллинга, созданную постепенным повышением температуры с 14 до 25°C. В конце эксперимента снова определяли содержание кислорода в респирометрах. Эксперименты проводили в пяти повторах, каждый раз используя по 4 особи *A. kagoshimensis*. По завершении эксперимента моллюсков повторно взвешивали и препарировали, после чего мягкие ткани высушивали в термостате при температуре 98°C до постоянной массы.

Температурную подготовку морской воды проводили с помощью охладителей и нагревателей собственной конструкции. Концентрацию кислорода измеряли при помощи анализатора растворенного кислорода МАРК-404.

Во второй серии экспериментов (рис. 2) исследовали комбинированное влияние снижения температуры и величины pH морской воды на энергетический метаболизм *A. kagoshimensis*. Начальные условия были такими же, как и в первой серии. В 4 респирометра помещали

по 1 экз. *A. kagoshimensis*, через 1 ч определяли содержание кислорода в каждом сосуде и проводили замену воды. Воду для следующих этапов эксперимента готовили заранее в двух вариантах: обычная (фильтрованная морская вода с температурой 20°C и pH 8.2) и закисленная (с той же температурой, но с pH 7.2). Респирометры № 1 и 2 заполняли обычной водой, респирометры № 3 и 4 — закисленной и через 1 ч в каждом из них измеряли содержание кислорода. После завершения эксперимента моллюсков повторно взвешивали, препарировали и высушивали мягкие ткани до постоянной массы при температуре 98°C в термостате. Эксперимент проводили в шести повторах.

Воду закисляли препаратом pH/КН Minus (Tetra). Этот сертифицированный препарат используется в морской аквариумистике для снижения pH и карбонатной жесткости, он безопасен для гидробионтов. В каждом респирометре значение pH до и после проведения эксперимента определяли при помощи лабораторного pH-метра Ohaus ST2100.

Потребление кислорода (RR) моллюсками рассчитывали по формуле:

$$RR = (C_2 - C_1) \times \frac{V}{t} / W_{dw},$$

где C_1 и C_2 — содержание O_2 в респирометрах с моллюсками в начале и конце опыта, мг/л; V — объем респирометра, л; t — время, ч; W_{dw} — сухая масса мягких тканей, г. Значение RR выражали в мкг O_2 /г сух./ч (Вялова, 2023а, 2023б).

Для оценки степени ускорения метаболических процессов в организме животного при повышении температуры применяли коэффициент Вант-Гоффа (Q_{10}). Для большинства химических реакций Q_{10} находится в пределах 2–3, в реакциях живых систем колеблется в широких пределах даже для одних и тех же процессов, протекающих в разных диапазонах температуры. Величину коэффициента Вант-Гоффа (Q_{10}) между двумя разными температурами определяли по формуле (Алимов, 1981):

$$Q_{10} = \left(\frac{R_2}{R_1} \right)^{10/(T_2 - T_1)},$$

где R_1 и R_2 — скорости потребления кислорода моллюсками при температуре от T_1 до T_2 .

Таблица 1. Потребление кислорода (мкгO₂/г сух./ч) анадарой *Anadara kagoshimensis* при снижении температуры и pH морской воды

№	Потребление кислорода		
	26°C + pH 8.2 (контроль)	20°C + pH 8.2	20°C + pH 7.2
1	4.7±0.35	2.5±0.17	1.5±0.21
2	4.9±0.37	3.0±0.21	2.3±0.24
3	4.3±0.31	2.8±0.29	1.5±0.12
4	4.1±0.42	2.7±0.23	1.8±0.24
5	4.6±0.33	2.9±0.19	1.8±0.15
6	4.6±0.43	3.0±0.22	1.6±0.17

Статистическую и графическую обработку данных проводили с помощью программ Excel и one-way ANOVA (<https://www.socscistatistics.com/tests/anova/default.aspx>).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В первой серии опытов, имитирующих апвеллинговое явление в море, в контроле (температура воды 25.5–26°C, соленость 18.1‰, pH 8.2) содержание кислорода через 1 ч снизилось с 8.2 мкгO₂/л до 6.39 мкгO₂/л. Таким образом, потребление кислорода в норме составило 4.26±0.78 мкгO₂/г сух./ч. Изменение температуры морской воды приводило к быстрому метаболическому отклику *Anadara kagoshimensis* (рис. 3). Понижение температуры на 6°C (26→20°C) в течение 1 ч достоверно снижало потребление кислорода моллюсками в среднем до 2.75±0.22 мкгO₂/г сух./ч, т.е. на 35% ($p < 0.05$). При дальнейшем снижении температуры до 14°C угнетение дыхания моллюсков продолжалось приблизительно в тех же пределах (30–40%; $p < 0.05$) (рис. 3). Результаты показали, что при снижении температуры с 26 до 14°C потребление кислорода спустя 2 ч снизилось в среднем на 60%. Таким образом, условно уровень энергетического обмена анадары при снижении температуры воды замедлялся в среднем на 5% на каждый градус.

При последующем возвращении условий к первоначальным значениям температуры (14→25°C) скорость дыхания *A. kagoshimensis* увеличивалась, коэффициент $Q_{10} = 1.31$.

Во второй серии экспериментов (рис. 2) в контроле (температура воды 25.5–26°C, соленость 18.1‰, pH 8.2) в течение 1 ч скорость потребления кислорода моллюсками находилась

в пределах 4.1–4.9 мкгO₂/г сух./ч (табл. 1). При понижении температуры воды до 20°C и неизменном pH 8.2 было отмечено снижение потребления кислорода в среднем на 35–40%, т.е. также как и в первой серии экспериментов. Закисление воды до pH 7.2 усилило негативный эффект низкой температуры, потребление кислорода достоверно уменьшилось ($p < 0.05$) (табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Уровень энергетического обмена моллюсков характеризуется скоростью потребления кислорода. Этот показатель позволяет быстро оценить изменения физиологического состояния организма под влиянием внешних факторов. Во время умеренного стресса организм компенсирует повышенные энерготраты за счет увеличения потребления и усвоения энергии (Vialova, Stolbov, 2022). Однако при экстремальных стрессовых воздействиях такая компенсация не всегда возможна, поэтому для сокращения энергозатрат и увеличения длительности выживания организм может войти в метаболически депрессивное состояние.

Моллюски, обладающие эритроцитарным гемоглобином, отличаются низким уровнем потребления кислорода (Vialova, Stolbov, 2022). Среди черноморских двустворчатых моллюсков *Anadara kagoshimensis* демонстрирует минимальную скорость энергетического обмена. Потребление кислорода этим моллюском в 2–3.5 раза ниже значений, установленных для черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) и устрицы *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) при одинаковых температурных условиях

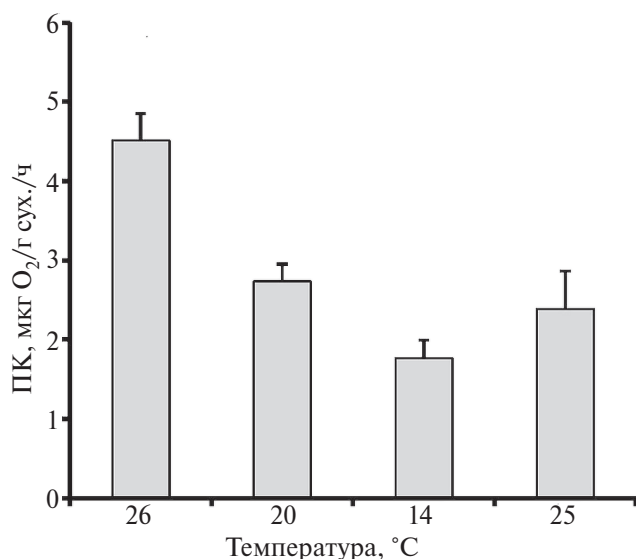


Рис. 3. Динамика потребления кислорода (ПК) двустворчатый моллюском *Anadara kagoshimensis* при изменении температуры морской воды.

(Вялова, 2023a). Сравнение уровней обмена *A. kagoshimensis* (при температуре 26°C, pH 8.2 и солёности 18.1‰) и близкородственного моллюска с красной кровью *Tegillarca granosa* (Linnaeus, 1758) (соответственно при 28.2°C, pH 8.1, 21.58‰) показало, что при почти равных размерах (длина раковины первого 20.03 ± 1.27 мм, второго — 22.75 ± 1.71 мм) интенсивность дыхания у *T. granosa* была в 2 раза ниже (Zhao et al., 2017), чем у *A. kagoshimensis* в нашем исследовании.

В зоне апвеллинга происходит значительное изменение температуры, как в сторону понижения (фаза развития), так и в обратную сторону — возвращение температуры в норму (фаза релаксации) (Толстошеев и др., 2020). Чаще всего это явление наблюдается в весенне-летние месяцы в шельфовой зоне и на мелководье. Коэффициент Вант-Гоффа (Q_{10}) позволяет оценить, во сколько раз возрастает скорость физиологических процессов организма при изменении температуры воды на 10°C, величина $Q_{10} > 1$ свидетельствует о термочувствительности разных физиологических процессов. Ранее показано, что значение Q_{10} дыхания в диапазоне 12–25°C для *A. kagoshimensis* из Керченского пролива составило 2.05 (Жаворонкова, Золотницкий, 2017). Исходя из этого, можно было предположить, что в нашем исследовании при повышении температуры морской воды

с 14 до 25°C уровень потребления кислорода *A. kagoshimensis* составит 3.2–4.3 мкгO₂/г сух./ч. Однако фактически интенсивность метаболизма оказалась в 1.5–1.8 раза ниже, а величина $Q_{10} = 1.31$. В другой работе тех же авторов (Жаворонкова и др., 2017) в экспериментах, проводившихся в разное время года, показано, что при повышении температуры воды с 7 до 12°C Q_{10} был равен 2.38, в интервале 12–20°C его значение резко возрастало, достигая значения 4.17. Однако дальнейшее повышение температуры с 20 до 25°C приводило к уменьшению Q_{10} до 0.89. Авторы объясняют это разным физиологическим состоянием и уровнем энергозатрат анадары на протяжении годового цикла, например, в периоды интенсивного роста раковины и накопления массы мягких тканей, во время созревания гонад и нереста. Низкие значения Q_{10} , полученные в ходе наших экспериментов с *A. kagoshimensis*, вероятно, обусловлены влиянием предыдущего низкотемпературного стресса, поскольку процесс восстановления уровня метаболизма анадары после завершения действия низкотемпературного фактора занимает более 2 ч.

Сталкиваясь с неблагоприятными условиями, донные двустворчатые моллюски выработали поведенческие механизмы выживания: зарывание в грунт, захлопывание створок и вертикальные миграции (Verdelhos et al., 2015). Однако когда температура окружающей среды приближалась к пределам температурной толерантности организма, эти адаптивные реакции оказывались неэффективными, что приводило к физиологическому и биохимическому стрессу (Wang et al., 2018). Наблюдается угнетение физиологических процессов, таких как питание и дыхание (Nie et al., 2018; Czaja et al., 2023), происходит запуск внутриклеточных компенсационных механизмов (ферментативная активность, соотношение белков, биосинтез липидов и изменение энергетических балансов) (Солдатов и др., 2018; Nie et al., 2018). Следовательно, эффект повышения или понижения температуры будет зависеть от акклиматизационных способностей организма (Donelson et al., 2019; Carneiro et al., 2020; Schlegel et al., 2021; Masanja et al., 2023).

Влияние низкой температуры на моллюсков практически не исследовано. Известны несколько

работ, посвященных этой теме (Carneiro et al., 2020; Kang et al., 2020, 2022). Интересные результаты получены при исследовании влияния понижения и повышения температуры на 6°C на интенсивность дыхания субтропического двустворчатого моллюска *Anomalocardia flexuosa* (Linnaeus, 1767) в летний и зимний периоды (Carneiro et al., 2020). Оказалось, что понижение температуры в жаркий сезон вызывало снижение метаболизма, а в зимний увеличивало этот показатель.

В экспериментах с зеленой мидией *Perna viridis* (Linnaeus, 1758) холодовой стресс (25→8°C) приводил к гибели 20% моллюсков уже через 1 ч после начала воздействия (Wang et al., 2018). Смертность моллюсков продолжалась на протяжении суток после завершения эксперимента и достигала 26%. При холодовом стрессе в жабрах отмечали тканевую гипоксию, приводившую к нарушению гомеостаза кислородного обмена, резкое увеличение уровня реактивных кислородных соединений, образующихся при одновалентном восстановлении O₂, и общую митохондриальную дисфункцию жаберных тканей (Wang et al., 2018).

Известно, что явление апвеллинга может сопровождаться не только резким понижением температуры, но и снижением pH воды, связанным с поднятием закисленных глубинных вод. Очевидно, что попадающие в зону апвеллинга морские организмы подвергаются не только температурному стрессу, повышение кислотности окружающей среды также оказывает влияние (Czaja et al., 2023; García-Huidobro et al., 2023).

Организмы, живущие в регионах с высокой частотой апвеллингов, обладают рядом морфологических и физиологических особенностей (Ramajo et al., 2022; García-Huidobro et al., 2023). Длина раковины и ее объем, а также содержание органических веществ в мягких тканях у моллюсков из районов апвеллинга в среднем выше, однако толщина раковинных структур минимальна из-за снижения степени их кальцификации (Mekkes et al., 2021; García-Huidobro et al., 2023). Например, толщина раковины *Limacina helicina* (Phipps, 1774) по градиенту усиления апвеллинга уменьшалась примерно на 37%.

Вторая серия проведенных нами экспериментов с *A. kagoshimensis* показала, что понижение температуры в сочетании со снижением pH на 1 ед. (до 7.2) усиливало негативное воздействие на энергетический обмен моллюсков (табл. 1). У *T. granosa*, также обладающего эритроцитарным гемоглобином, при низких значениях pH (7.8, 7.6 и 7.4) наблюдали значительное угнетение частоты дыхания до 95, 89 и 84% соответственно ($p < 0.01$) (Zhao et al., 2017) и уменьшение уровня pH гемолимфы при pH 7.6 и 7.4 по сравнению с контролем (pH 8.1) ($p < 0.01$). Сокращение интенсивности дыхания в ответ на закисление можно интерпретировать как необходимый “острый компромисс” для сохранения энергии и как краткосрочное решение для измененных метаболических потребностей.

Опубликованные литературные данные не дают однозначного ответа о реакции *Bivalvia* на закисление среды. Для большинства двустворчатых моллюсков показано, что метаболическая активность действительно снижается в ответ на низкий уровень pH, но в некоторых случаях отмечены нейтральная и даже положительная реакции (Gazeau et al., 2013; Kroeker et al., 2013; Clements et al., 2018; Doney et al., 2020; Kelaher et al., 2022; Leung et al., 2022; Townhill et al., 2022; Czaja et al., 2023). В ряде работ показано, что моллюски из районов с мощным апвеллингом сохраняли метаболическую активность, несмотря на низкий уровень pH. Например, при снижении водородного показателя воды на 0.4 ед. (до pH 7.6–7.7) скорости метаболизма, роста и кальцификации чилийского гребешка *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819) сохранялись неизменными на протяжении 11 сут (Ramajo et al., 2019). Предполагается, что это результат локальной адаптации организмов, которые длительное время находятся в естественно закисленных условиях. Низкие значения pH (7.6 и 7.3) на протяжении 8 недель не вызывали заметных изменений индекса состояния и содержания белка и гликогена в тканях *Anadara antiquate* Linnaeus, 1758 (Wanjeri et al., 2023). К концу эксперимента наблюдали лишь небольшое снижение перекисного окисления липидов, что может быть признаком повреждения структуры клеток тканей. Показано, что при закислении среды низкая температура способствует сохранению стабильного уровня обменных процессов более длительное время (Ramajo

et al., 2022; Czaja et al., 2023). Отмечена устойчивость к закислению некоторых видов двустворчатых моллюсков из эстуарных и апвеллинговых зон, например, *Mytilus chilensis* (Hupé, 1854) (см. Duarte et al., 2014), *A. purpuratus* (см. Lagos et al., 2016), *M. edulis* (Linnaeus, 1758) (см. Clements et al., 2018), *M. galloprovincialis* (Вялова, 2023а, 2023б; Gazeau et al., 2014) и *M. coruscus* (Gould, 1861) (см. Hu et al., 2017). В некоторых работах указывается на важную роль обеспечения пищей в адаптации организмов к закислению морской среды (Thomsen et al., 2013).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По мере изменения климата ожидаются экстремальные изменения состояния вод Мирового океана и локальных морских акваторий. Частота и сила апвеллинговых явлений в Черном море увеличиваются, необходимо проводить оценку текущей ситуации и прогнозировать последствия для биоты прибрежных районов. В нашей работе были созданы условия, с которыми реально сталкиваются донные двустворчатые моллюски в черноморских водах. Результаты показали, что при попадании в зону развития мощного апвеллинга, уровень энергетического метаболизма *Anadara kagoshimensis* в среднем сокращался на 5% с понижением температуры воды на 1°C. В фазе развития апвеллинга потребление кислорода снижалось на 60%. В течение фазы релаксации (14–26°C) восстановление интенсивности дыхания анадары происходило заметно медленнее ожидаемых расчетных показателей, с температурным коэффициентом $Q_{10} = 1.31$. Закисление морской воды до pH 7.2 в сочетании со снижением температуры на 6°C усиливало негативный эффект на 25–45%.

Таким образом, установлено, что двустворчатый моллюск *A. kagoshimensis* в условиях апвеллинга под воздействием холодового стресса и закисления выбирает стратегию сокращения энергозатрат. Последствия резкой смены температурных условий выражаются в запаздывании восстановления метаболизма до нормальных значений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность директору Севастопольского аквариума А.Б. Ершову и главному инженеру Севастопольского аквариума А.В. Овсянченко за помощь в проведении экспериментов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках госбюджетной темы №124030100137-6 "Функциональные, метаболические и молекулярно-генетические механизмы адаптации морских организмов к условиям экстремальных экотопов Черного и Азовского морей и других акваторий Мирового океана".

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Эксперименты с животными проводились в соответствии с Руководством Национального института здравоохранения по уходу и использованию лабораторных животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у нее нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981. 248 с.
- Вялова О.Ю. Метаболический отклик культивируемых двустворчатых моллюсков на закисление Черного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2023а. № 4. С. 73–86.
- Вялова О.Ю. Энергетический метаболизм *Mytilus galloprovincialis* в условиях низких pH морской воды // Водные биоресурсы и среда обитания. 2023б. Т. 6. № 3. С. 40–51.
https://doi.org/10.47921/2619-1024_2023_6_3_40
- Жаворонкова А.М., Золотницкий А.П. Интенсивность дыхания анадары – *Anadara inaequalis* (Bruguère, 1789), акклиматизированной в Черном море // Тр. ЮгНИРО. 2017. Т. 54. С. 104–109.
- Жаворонкова А.М., Золотницкий А.П., Сытник Н.А. О влиянии массы тела и температуры воды на интенсивность дыхания анадары – *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) Азово-Черноморского бассейна // Ученые зап. КФУ. Биология. Химия. 2017. Т. 3. № 4. С. 70–81.

- Полонский А.Б., Гребнева Е.А. Пространственно-временная изменчивость водородного показателя вод Черного моря // Докл. Акад. наук. 2019. Т. 486. № 4. С. 494–499.
https://doi.org/10.31857/S0869-56524864494-499
- Солдатов А.А., Ревков Н.К., Петросян В.Г. *Anadara kagoshimensis* – Анадара кагошименсис // Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Т-во науч. изд. КМК. 2018. С. 260–266.
- Станичная Р.Р., Станичный С.В. Апвеллинги Черного моря // Совр. проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2021. Т. 18. № 4. С. 195–207.
https://doi.org/10.21046/2070-7401-2021-18-4-195-207
- Толстошеев А.П., Мотыжев С.В., Лунев Е.Г. Результаты долговременного мониторинга вертикальной термической структуры шельфовых вод на Черноморском гидрофизическом полигоне РАН // Морской гидрофизический журнал. 2020. Т. 36. № 1. С. 75–87.
https://doi.org/10.22449/0233-7584-2020-1-75-87
- Хоружий Д.С., Коновалов С.К. Суточный ход и межсуточные изменения содержания углекислого газа и растворенного неорганического углерода в прибрежных водах Черного моря // Морской гидрофизический журнал. 2014. № 1. С. 28–43.
- Carneiro A.P., Soares C.H.L., Manso P.R.J. et al. Impact of marine heat waves and cold spell events on the bivalve *Anomalocardia flexuosa*: A seasonal comparison // Mar. Environ. Res. 2020. V. 156. Art. ID 104898.
https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.104898
- Clements J.C., Darrow E.S. Eating in an acidifying ocean: a quantitative review of elevated CO₂ effects on the feeding rates of calcifying marine invertebrates // Hydrobiologia. 2018. V. 820. P. 1–21.
https://doi.org/10.1007/s10750-018-3665-1
- Czaja R., Pales-Espinosa E., Cerrato R.M. et al. Using meta-analysis to explore the roles of global upwelling exposure and experimental design in bivalve responses to low pH // Sci. Total Environ. 2023. V. 902. Art. ID 165900. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.165900
- Dağtekin M., Dalgiç G., Erbay M. et al. Population abundance and growth parameters of an exotic bivalve species, *Anadara kagoshimensis*, in the Southwestern Black Sea // Turk. J. Zool. 2023. V. 47. № 1. P. 20–32.
https://doi.org/10.55730/1300-0179.3109
- Donelson J.M., Sunday J.M., Figueira W.F. et al. Understanding interactions between plasticity, adaptation and range shifts in response to marine environmental change // Philos. Trans. R. Soc. B. 2019. V. 374. Art. ID 20180186. https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0186
- Doney S.C., Busch D.S., Cooley S.R. et al. The impacts of ocean acidification on marine ecosystems and reliant human communities // Annu. Rev. Environ. Resour. 2020. V. 45. P. 83–112.
https://doi.org/10.1146/annurev-environ-012320-083019
- Duarte C., Navarro J.M., Acuña K. et al. Combined effects of temperature and ocean acidification on the juvenile individuals of the mussel *Mytilus chilensis* // J. Sea Res. 2014. V. 85. P. 308–314.
https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.06.002
- Elge M. Acidification analysis of Black sea // Int. J. Environ. Geoinformatics. 2021. V. 8. № 4. P. 467–474.
https://doi.org/10.30897/ijegeo.857893
- García-Huidobro M.R., Aldana M., Varela P. et al. The influence of upwelling on key bivalves from the Humboldt and Iberian current systems // Mar. Environ. Res. 2023. V. 189. Art. ID 106031.
https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2023.106031
- Gazeau F., Alliouane S., Bock C. et al. Impact of ocean acidification and warming on the Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis*) // Front. Mar. Sci. 2014. V. 1. Art. ID 62.
https://doi.org/10.3389/fmars.2014.00062
- Gazeau F., Parker L.M., Comeau S. et al. Impacts of ocean acidification on marine shelled molluscs // Mar. Biol. 2013. V. 160. P. 2207–2245.
https://doi.org/10.1007/s00227-013-2219-3
- Goryachkin Yu.N. Upwelling nearby the Crimea Western Coast // Online Phys. Oceanogr. 2018. V. 25. № 5, P. 368–379.
https://doi.org/10.22449/1573-160X-2018-5-368-379
- Hu M., Lin D., Shang Y. et al. CO₂-induced pH reduction increases physiological toxicity of nano-TiO₂ in the mussel *Mytilus coruscus* // Sci. Rep. 2017. V. 7. Art. ID 40015. https://doi.org/10.1038/srep40015
- Kang H.Y., Seong J., Kim C. et al. Seasonal energetic physiology in the ark shell *Anadara kagoshimensis* in response to rising temperature // Front. Mar. Sci. 2022. V. 9. Art. ID 981504.
https://doi.org/10.3389/fmars.2022.981504
- Kang H.Y., Seong J., Lee Y.-J. et al. Thermal effect on energetic physiology in the ark shell *Scapharca subcrenata* // Preprint of Research Square under Creative Commons Attribution 4.0 Int. License. Mountain View, Calif., 2020.
https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-45639/v1
- Kasapoğlu N. Body-shell dimension relations and growth parameters of the invasive ark clam (*Anadara inaequalis*) in Turkish coast of the Black Sea // Turk. J. Marit. Mar. Sci. 2018. V. 4. № 1. P. 46–51.

- Kelaher B.P., Mamo L.T., Provost E. et al. Influence of ocean warming and acidification on habitat-forming coralline algae and their associated molluscan assemblages // *Global Ecol. Conserv.* 2022. V. 35. Art. ID e02081. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02081>
- Kroeker K.J., Kordas R.L., Crim R. et al. Impacts of ocean acidification on marine organisms: quantifying sensitivities and interaction with warming // *Global. Change Biol.* 2013. V. 19. № 6. P. 1884–1896. <https://doi.org/10.1111/gcb.12179>
- Lagos N.A., Benítez S., Duarte C. et al. Effects of temperature and ocean acidification on shell characteristics of *Argopecten purpuratus*: implications for scallop aquaculture in an upwelling-influenced area // *Aquacult. Environ. Interact.* 2016. V. 8. P. 357–370. <https://doi.org/10.3354/aei00183>
- Leung J.Y.S., Zhang S., Connell S.D. Ocean acidification really a threat to marine calcifiers? A systematic review and meta-analysis of 980+ studies spanning two decades // *Small.* 2022. V. 18. № 35. Art. ID 2107407. <https://doi.org/10.1002/sml.202107407>
- Masanja F., Xu Y., Yang K. et al. Surviving the cold: a review of the effects of cold spells on bivalves and mitigation measures // *Front. Mar. Sci.* 2023. V. 10. Art. ID 1158649. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1158649>
- Mekkes L., Renema W., Bednaršek N. et al. Pteropods make thinner shells in the upwelling region of the California Current Ecosystem // *Sci. Rep.* 2021. V. 11. Art. ID 1731. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-81131-9>
- Nie H., Li D., Li L. et al. Physiological and biochemical responses of *Dosinia corrugata* to different thermal and salinity stressors // *J. Exp. Zool. Part A.* 2018. V. 329. № 1. P. 15–22. <https://doi.org/10.1002/jez.2152>
- Novitskaya V.N., Soldatov A.A. Peculiarities of functional morphology of erythroid elements of hemolymph of the bivalve mollusk *Anadara inaequalis*, the Black sea // *Hydrobiol. J.* 2013. V. 49. № 6. P. 64–71. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v49.i6.60>
- Podymov O.I., Ocherednik V.V., Silvestrova K.P. et al. Upwellings and downwellings caused by mesoscale water dynamics in the coastal zone of Northeastern Black Sea // *J. Mar. Sci. Eng.* 2023. V. 11. Art. ID 1628. P. 1–17. <https://doi.org/10.3390/jmse11081628>
- Ramajo L., Sola-Hidalgo C., Valladares M. et al. Size matters: Physiological sensitivity of the scallop *Argopecten purpuratus* to seasonal cooling and deoxygenation upwelling-driven events // *Front. Mar. Sci.* 2022. V. 9. Art. ID 992319. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.992319>
- Ramajo L., Fernández C., Núñez Y. et al. Physiological responses of juvenile Chilean scallops (*Argopecten purpuratus*) to isolated and combined environmental drivers of coastal upwelling // *ICES J. Mar. Sci.* 2019. V. 76. № 6. P. 1836–1849. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsz080>
- Schlegel R.W., Darmaraki S., Benthuyssen J.A. et al. Marine cold-spells // *Prog. Oceanogr.* 2021. V. 198. Art. ID 102684. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102684>
- Thomsen J., Casties I., Pansch C. et al. Food availability outweighs ocean acidification effects in juvenile *Mytilus edulis*: laboratory and field experiments // *Global Change Biol.* 2013. V. 19. № 4. P. 1017–1027. <https://doi.org/10.1111/gcb.12109>
- Townhill B.L., Artioli Y., Pinnegar J.K. et al. Exposure of commercially exploited shellfish to changing pH levels: how to scale-up experimental evidence to regional impacts // *ICES J. Mar. Sci.* 2022. V. 79. № 9. P. 2362–2372. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac177>
- Verdelhos T., Marques J.C., Anastácio P. Behavioral and mortality responses of the bivalves *Scrobicularia plana* and *Cerastoderma edule* to temperature, as indicator of climate change's potential impacts // *Ecol. Indic.* 2015. V. 58. P. 95–103. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.042>
- Vialova O.Yu., Stolbov A.Ya. Respiration of invasive bivalve *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) at the 14-days starvation and different oxygen content in sea water // *J. Shellfish Res.* 2022. V. 41. № 3. P. 349–353. <https://doi.org/10.2983/035.041.0300>
- Wang J., Dong B., Yu Z.-X., Yao C.-L. The impact of acute thermal stress on green mussel *Perna viridis*: oxidative damage and responses // *Comp. Biochem. Physiol., Part A: Mol. Integr. Physiol.* 2018. V. 222. P. 7–15. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2018.04.001>
- Wanjeri V.W.O., Okuku E., Ngila J.C. et al. Effect of seawater acidification on physiological and energy metabolism responses of the common cockle (*Anadara antiquata*) of Gazi Bay, Kenya // *Mar. Pollut. Bull.* 2023. V. 195. Art. ID 115500. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2023.115500>
- Zhao X., Shi W., Han Y. et al. Ocean acidification adversely influences metabolism, extracellular pH and calcification of an economically important marine bivalve, *Tegillarca granosa* // *Mar. Environ. Res.* 2017. V. 125. P. 82–89. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.01.007>

Metabolism Variations in the Bivalve Mollusk *Anadara Kagoshimensis* Tokunaga, 1906 (Bivalvia: Arcidae) under Upwelling Conditions in the Black Sea (Experimental Data)

O. Yu. Vialova

Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol 299011, Russia

Studies of the energy metabolism in a bivalve mollusk, the ark clam *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), were carried out for the first time under experimental conditions simulating dynamic variations in the seawater characteristics at the stages of development and end of upwelling event in the Black Sea. It was shown that the level of energy metabolism of *A. kagoshimensis*, while being in the zone of upwelling formation, reduced, on average, by 5% per degree of temperature decrease. During the upwelling relaxation phase (14→26°C), the restoration of the respiration intensity parameters of the clam was slower than expected, with a temperature coefficient $Q_{10} = 1.31$. The acidification of the seawater by 1.0 (up to pH 7.2), combined with a temperature decrease (26→20°C), aggravated the negative effect by 25–45%. It has been found that the clam *A. kagoshimensis* reduces energy expenditure by approximately 60% under upwelling conditions (cold stress and acidification). Consequences of the negative effect of a sharp temperature variation lead to a delay in the metabolism recovery to normal values.

Keywords: bivalves, *Anadara kagoshimensis*, metabolism, upwelling, temperature, pH, acidification, Black Sea

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.91/268.46

МАКРОВОДОРОСЛИ УНСКОЙ ГУБЫ БЕЛОГО МОРЯ

© 2024 г. Т. А. Михайлова¹, * (ORCID: 0000-0002-4740-0437),
В. В. Халаман² (ORCID: 0000-0001-5426-0607),
П. А. Футоран³ (ORCID: 0000-0001-5576-4540), Н. В. Усов² (ORCID: 0000-0001-5093-5603),
Д. А. Аристов² (ORCID: 0000-0001-5271-9568),
В. С. Вишняков⁴ (ORCID: 0000-0003-3807-2221),
Р. Е. Романов¹ (ORCID: 0000-0002-6137-3586)

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, 197022 Россия

²Зоологический институт (ЗИН) РАН, Санкт-Петербург, 199034 Россия

³ФГБУ “Национальный парк “Кенозерский”, Архангельск, 163069 Россия

⁴Институт биологии внутренних вод (ИБВВ) им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 152742 Россия

*e-mail: TMikhaylova@binran.ru

Поступила в редакцию 0.01.2024 г.

После доработки 13.02.2024 г.

Принята к публикации 20.03.2024 г.

Представлены результаты выполненного в 2022–2023 гг. исследования флоры водорослей Унской губы Белого моря. Обобщенный по оригинальным и литературным данным список макрофитов включает 94 вида: Chlorophyta – 26 видов, Rhodophyta – 34, Phaeophyceae – 30, два вида Xanthophyceae и по одному виду Charophyceae и Cyanophyta. Из них 46 видов – новые для района, 4 – новые для Белого моря и 2 – новые для флоры России. В направлении от мористой к кутовой части Унской губы береговой сток обеспечивает значительное опреснение и повышение мутности воды, вызывая резкое обеднение видового состава водорослей.

Ключевые слова: водоросли-макрофиты, флора, Белое море, Двинский залив, опреснение

DOI: 10.31857/S0134347524040069

Несмотря на давнюю историю изучения флоры водорослей Белого моря (Зинова, 1928, 1929б; Возжинская, 1980) далеко не все его участки исследованы достаточно полно. Наиболее детально изучена альгофлора окрестностей биологических стационаров, большинство из которых расположено в Кандалакшском заливе (Нинбург, Шошина, 1986; Смирнова, Михайлова, 2013; Garbary, Tarakhovskaya, 2013). Унская губа, расположенная в центральной части Летнего берега Двинского залива, изучена слабо. Согласно первым сведениям о водорослях Унской губы, полученным летом 1916–1917 гг. (Зинова, 1928, 1929б), здесь обнаружено 40 видов, из них 5 видов Chlorophyta, 19 – Rhodophyta и 16 – Phaeophyceae. Эти сборы были проведены на небольшом участке в районе поселка Пертоминск. В 2021–2022 гг. на основании сборов по всему периметру Унской губы список был

дополнен восьмью видами (Мосеев и др., 2021; Махнович, Мосеев, 2022).

Настоящее исследование предполагает на основе обобщения литературных и оригинальных данных уточнить состав флоры макроводорослей Унской губы и выявить особенности их распределения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Унская губа, глубоко вдающаяся в материк на Онежском полуострове (рис. 1а), мелководная с пологими берегами, глубина не превышает 7–10 м. Грунт представлен средне- и мелкозернистыми песками, в кутах бухт – заиленным песком, в районах мысов встречается галечный и, реже, валунный грунт. Губа характеризуется значительным опреснением даже в мористой своей части: в горле губы соленость колеблется

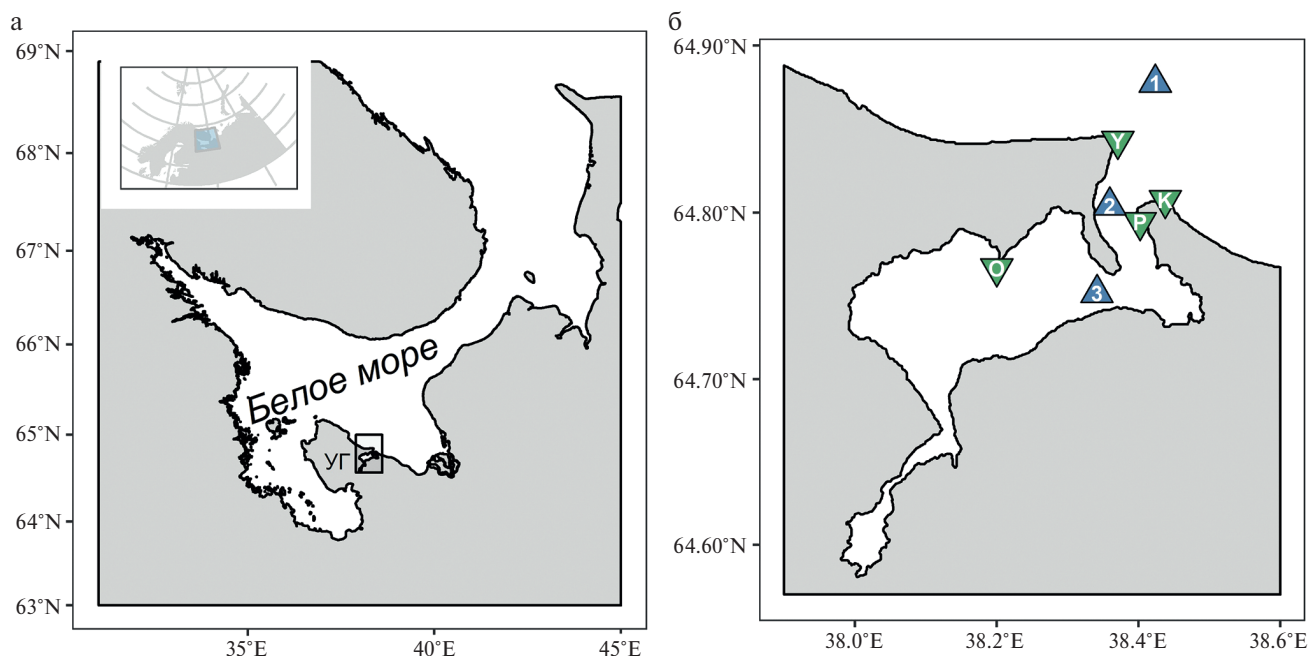


Рис. 1. Карта района исследования: Белое море (а), Унская губа (б). Условные обозначения: 1–3 – гидрологические станции, УГ – Унская губа, У – мыс Яреньгский Рог, К – мыс Красногорский Рог, Р – п. Пертоминск, О – мыс Острый Наволок.

от 17–20‰ весной до 24–26‰ зимой (Чугайнова, 2007).

Сбор материала проводили 18–21 июня 2022 г. и 17–19 июля 2023 г. в рамках двух морских экспедиций на научно-исследовательском судне “Профессор Владимир Кузнецов” – Центре коллективного пользования “Морские экспедиции” ЗИН РАН.

Гидрологические измерения выполняли на трех станциях: у входного буя в губу, в районе п. Пертоминск и в центральной части губы (рис. 16). Температуру и соленость воды измеряли с помощью автоматического зонда MIDAS CTD+ (Valeport Ltd., UK), мутность воды – с помощью автоматического зонда Cyclops-6 multi-sensor platform (Turner Designs, USA). Соленость воды у мыса Острый Наволок измеряли прибором WTW – Conductivity portable meter ProfiLine Cond 3110 (Xylem Analytics).

Водоросли собирали в районе поселка Пертоминск (64°47' N, 38°23' E) и у мыса Острый Наволок (64°46' N, 38°12' E). В районе Пертоминска, включая мыс Яреньгский Рог (рис. 16), сборы выполняли с берега; в сублиторали напротив мыса Красногорский Рог сбор осуществляли водолазным способом в диапазоне глубин 1.5–5 м. У мыса Острый Наволок (рис. 16)

сборы выполняли в отлив с берега в верхней сублиторали (до глубины 0.7 м) и на литорали. Всего собрано 55 качественных проб.

Первичное определение видового состава выполняли на Беломорской биологической станции ЗИН с использованием микроскопов Микромед MC-5-ZOOM LED и Levenhuk D670T. Камеральную обработку трудно определяемых видов проводили в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН (БИН РАН) на базе Центра коллективного пользования научным оборудованием “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” с использованием микроскопа Axio Imager.A2. Более ста высушенных образцов, относящихся к 55 видам, инсерированы в Гербарий водорослей БИН РАН (акроним коллекции – LE).

Для сравнения флористических списков разных районов Белого моря использовали коэффициент сходства Сьеренсена (Magurran, 1988).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В 2022–2023 гг. опреснение наблюдалось в направлении от мористой части Унской губы к ее центру, где в июне 2022 г. зарегистрирована минимальная соленость 13.6‰ (табл. 1). В том же направлении происходило значительное

Таблица 1. Гидрологические характеристики (min–max) на глубинах до 5 м, полученные в 2022–2023 гг. в Унской губе

Гидрологические станции	Показатели и время измерения					
	Температура, °C		Соленость, ‰		Мутность, ЕМФ	
	июнь 2022	июль 2023	июнь 2022	июль 2023	июнь 2022	июль 2023
1	9.6–9.7	7.9–14.5	24.5–24.6	24.6–26.2	1.5–1.6	1.5–1.8
2	12.5–12.7	13.3–14	17.5–20	24.5–24.8	4.8–5.0	1.9–4.0
3	13.9–14.1	16.1–16.3	16.5–17	23.2–23.5	8.7–11.9	2.9–4.8
Мыс Острый Наволоок			13.6	19.0		

повышение мутности воды, особенно во время весеннего паводка (июнь 2022 г.): от 1.5 до 11.9 единиц мутности по формазину (ЕМФ) (табл. 1). В период исследования обнаружены 83 вида водорослей, в том числе Chlorophyta – 25 видов, Rhodophyta – 29, Phaeophyceae – 26 и по одному виду Xanthophyceae, Charophyceae и Cyanophyta.

Ниже приведен аннотированный список обнаруженных водорослей. В пределах крупных таксономических групп виды расположены в алфавитном порядке; * – виды, впервые зарегистрированные для Унской губы, ** – впервые отмеченные в Белом море, *** – впервые отмеченные для флоры России. Аннотация к видам включает краткое описание основных таксономических признаков и особенностей (при необходимости); указание хозяина для эпи- и эндофитов; указание места сбора (П – Пертоминск, ОН – мыс Острый Наволок) и после двоеточия – откуда собран вид: литораль (л), сублитораль (с), обрастание (о), плавающие (п) и выбросы (в); для сублиторальных находок (при необходимости) в скобках указывается глубина, на которой обнаружен вид; подчеркнутыми цифрами обозначены ранее опубликованные находки вида в Унской губе: 1 – Зинова (1928), 2 – Зинова (19296), 3 – Мосеев и др. (2021), 4 – Махнович, Мосеев (2022). Некоторые позиции в аннотации могут отсутствовать.

Chlorophyta (25 видов)

**Acrosiphonia arcta* (Dillwyn) Gain 1912; П: п.

**Acrosiphonia flagellata* Kjellman 1893; П: о, п.

Acrosiphonia incurva Kjellman 1893; П: п, в; 4.

**Acrosiphonia sonderi* (Kützinger) Kornmann 1962; П: п.

***Blastophysa rhizopus* Reinke 1889; микроскопический эндофит в медуллярном слое *Coccotylus*

brodiei, клетки 23–120 мкм длины и 10–25 мкм ширины; П: с (2–4 м).

**Blidingia chadefaudii* (Feldmann) Bliding 1963; слоевище трубчатое, однослойное, внутренние оболочки клеток утолщенные (15–20 мкм); П: о.

**Blidingia minima* (Nägeli ex Kützinger) Kylin 1947; слоевище трубчатое, однослойное, внутренние оболочки клеток не утолщенные (3–5 мкм); П: л.

Chaetomorpha melagonium (F. Weber et D. Mohr) Kützinger 1845; П: с (2–4 м), п, ОН: л, с; 1.

**Chaetomorpha tortuosa* (Dillwyn) Kleen 1849; П: п, ОН: л, с.

Cladophora sericea (Hudson) Kützinger 1843; П: п, ОН: л, с; 4.

**Derbesia marina* (Lyngbye) Solier 1846; П: с (2.5–3 м), ОН: л.

**Epicladia flustrae* Reinke 1889; микроскопический эпифит *Ceramium virgatum* и *Chorda filum*; П: п, ОН: л, с.

**Percursaria percursa* (C. Agardh) Rosenvinge 1893; ОН: с.

Rama rupestris (Linnaeus) Boedeker, M.J. Wynne et Zuccarello 2023; П: л, п; 1, 4.

Rhizoclonium riparium (Roth) Harvey 1849; П: л, п, ОН: л, с; 1.

Spongomorpha aeruginosa (Linnaeus) Hoek 1963; П: о, п, в; 4.

***Syncoryne reinkei* R. Nielsen et P.M. Pedersen 1977; микроскопический эпифит *Chorda filum*; П: о.

**Ulothrix flacca* (Dillwyn) Thuret 1863; П: л, о, ОН: л, с.

**Ulothrix implexa* (Kützinger) Kützinger 1849; П: л, ОН: л.

- Ulva prolifera* O.F. Müller 1778; П: л, с (до 4 м), о, п, в, ОН: л, с; 3.
- **Ulvaria obscura* (Kützinger) Gayral ex Bliding 1969; П: п.
- ***Ulvella lens* P. Crouan et H. Crouan 1859; микроскопический эпифит пластины *Laminaria digitata*, П: с (2 м).
- ***Ulvella ramosa* (N.L. Gardner) R. Nielsen, C.J. O'Kelly et B. Wysor 2013; микроскопический эндофит в медуллярном слое *Coccotylus brodiei*, П: с (1.5–3 м).
- **Ulvella repens* (Pringsheim) R. Nielsen, C.J. O'Kelly et B. Wysor 2013; микроскопический эпи-эндофит *Coccotylus brodiei*, П: с (2–3 м).
- Urospora penicilliformis* (Roth) Areschoug 1874; П: л; 1. Rhodophyta (29 видов)
- **Acrochaetium parvulum* (Kylin) Hoyt 1920; микроскопический эпифит *Cladophora sericea*; П: п.
- **Acrochaetium secundatum* (Lyngbye) Nägeli 1858; микроскопический эпифит *Ahnfeltia plicata*; П: в.
- Ahnfeltia plicata* (Hudson) E.M. Fries 1836; П: с (1.5–4 м), п, в, ОН: с; 2, 4.
- **Ceramium deslongchampsii* Chauvin ex Duby 1830; П: с (2 м).
- **Ceramium virgatum* Roth 1797; П: л, с (до 5 м), п, в.
- Chondrus crispus* Stackhouse 1797; эпифитная карликовая форма на *Coccotylus brodiei*, длина слоевищ 10–15 мм, ширина ветвей 0.5–1 мм, толщина ветвей до 0.3 мм, коровой слой образован короткими дихотомически разветвленными нитями; П: с (2–3 м); 2.
- **Choreocolax polysiphoniae* Reinsch 1875; микроскопический эпифит *Vertebrata fucoides* и *Savoiea arctica*; П: с (2–3 м), ОН: с.
- **Chroodactylon ornatum* (C. Agardh) Basson 1979; ОН: л.
- Coccotylus brodiei* (Turner) Kützinger 1843; П: с (2–5 м), п, в; 2.
- **Coccotylus hartzii* (Rosenvinge) Le Gall et G.W. Saunders 2010; эпи-эндофит *Coccotylus brodiei* и *C. truncatus*; П: с (2–4 м), в.
- Coccotylus truncatus* (Pallas) M.J. Wynne et J.N. Heine 1992; П: с (5 м), п, в; 2.
- Cystoclonium purpureum* (Hudson) Batters 1902; П: с (1.5–5 м), п, в; 2.
- **Dumontia contorta* (S.G. Gmelin) Ruprecht 1850; П: в.
- Grania efflorescens* (J. Agardh) Kylin 1944; П: с (3.5–4 м); 2.
- **Haemescharia hennedyi* (Harvey) K.L. Vinogradova et Yacovleva 1989; П: с (2–4 м).
- **Harveyella mirabilis* (Reinsch) F. Schmitz et Reinke 1889; на *Rhodomela confervoides*; П: с (3.5–4 м).
- **Hildenbrandia rubra* (Sommerfelt) Meneghini 1841; П: с (2–3 м), ОН: (с).
- Meiodiscus spetsbergensis* (Kjellman) G.W. Saunders et McLachlan 1991; на *Rhodomela lycopodioides*; П: п; 2.
- Odonthalia dentata* (Linnaeus) Lyngbye 1819; П: с (2–5 м); 2.
- Palmaria palmata* (Linnaeus) F. Weber et D. Mohr 1805; П: п, в; 2.
- Phycodrys rubens* (Linnaeus) Batters 1902; П: с (3.5–4 м); 2.
- **Polysiphonia stricta* (Mertens ex Dillwyn) Greville 1824; П: л, с (1.5–4 м), п, в.
- Ptilota gunneri* P.C. Silva, Maggs et L.M. Irvine 1993; П: с (3.5–4 м), в; 2.
- Rhodochorton purpureum* (Lightfoot) Rosenvinge 1900; микроскопический эпифит *Coccotylus brodiei*; П: с (3.5–4 м); 2.
- **Rhodomela confervoides* (Hudson) P.C. Silva 1952; П: с (2–4 м), п, в.
- Rhodomela lycopodioides* (Linnaeus) C. Agardh 1822; П: с (1.5–2 м), п; 2.
- **Savoiea arctica* (J. Agardh) M.J. Wynne 2018; П: с (2 м), п.
- **Scagelia pylaisaei* (Montagne) M.J. Wynne 1985; ОН: с.
- Vertebrata fucoides* (Hudson) Kuntze 1891; П: л, с (2–5 м), п, в, ОН: л, с; 2.
- Heterokontophyta, Phaeophyceae (26 видов)
- Battersia arctica* (Harvey) Draisma, Prud'homme et H. Kawai 2010; П: л, с (2–5 м), о, п, в, ОН: л, с; 1.
- **Chaetopteris plumosa* (Lyngbye) Kützinger 1843; П: с (2–3 м).

Chorda filum (Linnaeus) Stackhouse 1797; П: л, с (до 5 м), о, п, ОН: л, с; 4.

Chordaria flagelliformis (O.F. Müller) C. Agardh 1817; П: л, с (до 4 м), п; 1.

**Desmarestia aculeata* (Linnaeus) J.V. Lamouroux 1813; П: в.

**Desmarestia viridis* (O.F. Müller) J.V. Lamouroux 1813; П: с (4.5–5 м).

**Dictyosiphon chordaria* Areschoug 1847; П: с (1.5–2 м).

Dictyosiphon foeniculaceus (Hudson) Greville 1830; П: с (1.5–4 м), п, в, ОН: с; 1.

Ectocarpus fasciculatus Harvey 1841; П: с (2–3 м); 1.

Ectocarpus siliculosus (Dillwyn) Lyngbye 1819; П: л, с (до 5 м), о, п, в, ОН: л, с; 1.

Elachista fucicola (Velley) Areschoug 1842; эпифит *Fucus vesiculosus* и *F. serratus*; П: л, с (до 2 м), ОН: с; 1.

**Eudesme virescens* (Carmichael ex Berkeley) J. Agardh 1882; П: в.

Fucus distichus Linnaeus 1767; П: с (1.5–2 м); 3, 4.

Fucus serratus Linnaeus 1753; П: с (1.5–2 м), п; 1, 3, 4.

Fucus vesiculosus Linnaeus 1753; П: с (до 5 м), п, ОН: л, с; 1, 3, 4.

**Halosiphon tomentosum* (Lyngbye) Jaasund 1957; П: с (3.5–4 м), п.

Laminaria digitata (Hudson) J.V. Lamouroux 1813; П: с (2–4 м), п, в; 1, 4.

**Petalonia fascia* (O.F. Müller) Kuntze 1898; П: л, с (до 2 м), п.

**Protohalopteris radicans* (Dillwyn) Draisma, Prud'homme et H. Kawai 2010; П: п.

**Pseudolithoderma subextensum* (Waern) S. Lund 1959; П: с (до 5 м), ОН: л.

**Punctaria plantaginea* (Roth) Greville 1830; на *Fucus distichus*; П: с (1.5–2 м).

Pylaiella littoralis (Linnaeus) Kjellman 1872; П: л, с (1.5–2 м), о, п, ОН: л, с; 1.

**Ralfsia fungiformis* (Gunnerus) Setchell et N.L. Gardner 1924; ОН: л.

Saccharina latissima (Linnaeus) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl et G.W. Saunders 2006; П: с (1.5–4 м), в; 1, 4.

Spongonema tomentosum (Hudson) Kützing 1849; П: с (1.5–2 м), ОН: с; 1.

Stictyosiphon tortilis (Gobi) Areschoug ex Reinke 1889; П: с (4.5–5 м), п, в, ОН: с; 1.

Heterokontophyta, Xanthophyceae (1 вид)

****Vaucheria vipera* Blum 1960; ОН: л.

Charophyta, Charophyceae (1 вид)

****Tolypella* sp. (aff. *Tolypella normaniana* (Nordstedt) Nordstedt 1868); ОН: л.

Cyanophyta (1 вид)

**Rivularia atra* Roth ex Bornet et Flahault 1886; ОН: л.

Среди найденных видов 58 произрастали в сублиторали, 33 — в литоральной зоне, 20 встречались в обеих зонах. Происхождение 7 видов неопределенно, поскольку они были выявлены либо из оторванных от субстрата и свободно плавающих масс, либо из штормовых выбросов.

В мористой части Унской губы отмечены 23 вида Chlorophyta, 27 — Rhodophyta и 25 — Phaeophyceae. Литораль песчаная, растительность на ней не выражена, видовой состав водорослей беден. В сублиторальной зоне наиболее массовыми являются *Fucus vesiculosus*, *Chorda filum*, *Laminaria digitata*, *Saccharina latissima*, *Coccytylus brodiei* и *Cystoclonium purpureum*.

В более опресненной центральной части губы отмечены 10 видов Chlorophyta, 6 — Rhodophyta, 11 — Phaeophyceae и по одному виду Xanthophyceae, Charophyceae и Cyanophyta. В среднем и нижнем горизонтах литорали и в верхней сублиторали наиболее массово представлены *F. vesiculosus*, *Vertebrata fucoides*, *Ectocarpus siliculosus* и *Cladophora sericea*.

В результате проведенных в 2022–2023 гг. исследований выявлены 46 новых для района видов: Chlorophyta (17 видов), Rhodophyta (15), Phaeophyceae (11) и по одному виду Xanthophyceae, Charophyceae и Cyanophyta. Среди них *Blastophysa rhizopus*, *Syncoryne reinkei*, *Ulvella lens* и *U. ramosa* являются новыми для Белого моря, *Vaucheria vipera* и aff. *Tolypella normaniana* — новыми для флоры России.

Обобщенный по литературным и оригинальным данным список водорослей Унской губы Белого моря включает 94 вида: Chlorophyta (26 видов),

Rhodophyta (34), Phaeophyceae (30), Xanthophyceae (2), Charophyceae (1) и Cyanophyta (1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ вертикального распределения водорослей показал, что сублиторальная флора Унской губы значительно богаче литоральной. Это можно объяснить крайним дефицитом твердого субстрата в литоральной зоне, особенно в верхнем и среднем горизонтах.

Согласно результатам нашего исследования, в направлении от мористой к центральной части Унской губы видовое богатство водорослей значительно сокращалось (в 2.5 раза). Наиболее сильное обеднение видового состава (в 4.5 раза) отмечено в группе красных водорослей. По-видимому, это связано, главным образом, с резким понижением солености, но немаловажное значение имеет и снижение прозрачности воды.

В опресненных условиях центральной части Унской губы наиболее массово представлены 4 вида водорослей. Все они известны своей устойчивостью к пониженной солености. Так, *Vertebrata fucoides* встречается в Балтийском море в районе Калининграда (Володина, 2019; Nielsen et al., 1995), где соленость составляет 7–9‰, в опресненном Финском заливе обитает *Ectocarpus siliculosus* (Nielsen et al., 1995), а *Fucus vesiculosus* отмечен даже в его восточной части, где соленость снижается до 3‰ (Ковальчук, 2007; Nielsen et al., 1995). В опресненных участках Белого моря и Мурманского побережья Баренцева моря часто встречается *Cladophora sericea* (см.: Виноградова, 1988). Только в центральной части губы отмечены представители беломорской флоры, обитающие преимущественно в условиях опреснения — зеленая нитчатая водоросль *Percursaria percursa*, микроскопическая красная нитчатка *Chroodactylon ornatum*, колонии синезеленой водоросли *Rivularia atra*, а также представители харовых и желтозеленых водорослей.

Вызывает интерес отсутствие в Унской губе кораллиновых водорослей (Rhodophyta, Corallinophycidae). Единственный образец из этой группы *Leptophytum laeve* W.H. Adey 1966 найден на глубине 11 м у входного буя, в районе расположения 1-й гидрологической станции (рис. 1б). В Белом море известно 9 представителей этого

подкласса, 5 из которых встречаются в Двинском заливе (Mikhaylova, 2017), но только для 4 видов имеются указания о распространении вдоль берегов залива. Вдоль Зимнего берега Двинского залива отмечен только *Clathromorphum compactum* (Kjellman) Foslie 1898 (см.: Возжинская, 1980), а вдоль Летнего берега указываются также *Boreolithothamnion glaciale* (Kjellman) P.W. Gabrielson, Maneveldt, Hughey et V. Peña 2023; *Corallina officinalis* Linnaeus 1758 и *Phymatolithon purpureum* (P. Crouan et H. Crouan) Woelkerling et L.M. Irvine 1986 (Зинова, 1929a, 1934; Возжинская, 1980). Известно, что распространение представителей этой группы зависит от количества твердого субстрата и уровня седиментации. Отмечено влияние солености на скорость фотосинтеза, рост и кальцификацию красных известковых водорослей. Установлено, что понижение солености до 22‰ приводит к значительному сокращению обилия таких представителей кораллиновых, как *Boreolithothamnion glaciale* и *Clathromorphum* sp. (Schoenrock et al., 2018). Унская губа характеризуется всем комплексом вышеупомянутых негативных факторов, сдерживающих распространение кораллиновых.

В ходе нашего исследования не обнаружены *Monostroma grevillei* (Thuret) Wittrock 1866, *Devaleraea ramentacea* (Linnaeus) Guiry 1982, *Euthora cristata* (C. Agardh) J. Agardh 1847, *Fimbrifolium dichotomum* (Lepechin) G.I. Hansen 1980, *Polyides rotunda* (Hudson) Gaillon 1828, *Ptilota serrata* Kützing 1847, *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis 1863, *Hecatonema terminale* (Kützing) Kylin 1937, *Punctaria tenuissima* (C. Agardh) Greville 1830, *Scytosiphon lomentaria* (Lyngbye) Link 1833, *Vaucheria velutina* C. Agardh 1824 — виды, отмеченные в Унской губе предыдущими исследователями (Зинова, 1928, 1929b; Мосеев и др., 2021; Махнович, Мосеев, 2022). Некоторые из этих видов могли быть упущены в силу низкой встречаемости в сообществах. Однако среди них есть и банальные представители беломорских фитоценозов. Например, такие широко распространенные в Белом море красные водоросли, как *Devaleraea ramentacea*, *Euthora cristata*, *Fimbrifolium dichotomum* и *Polyides rotunda* (Возжинская, 1980; Mikhaylova, 2017), в Унской губе были найдены только сто лет назад (Зинова, 1929b). Характерный для беломорской литорали крупный фукоид *Ascophyllum nodosum*,

распространенный вдоль Зимнего и Летнего берегов Двинского залива (Зинова, 1934; Калугина, 1957; Возжинская, 1980), отмеченный Е.С. Зиновой (1928) и обнаруженный во время недавно проведенного исследования (Махнович, Мосеев, 2022) в мористой части Унской губы (район мыса Красногорский роу), не был найден нами даже в штормовых выбросах. Очевидно, *A. nodosum* сосредоточен только на входе в губу и не заходит вглубь. На распространение этого вида определенно влияет снижение солености. Известно, что в Балтийском море он произрастает только в самых соленых Датских водах (Nielsen et al., 1995).

Водоросли, найденные нами и нашими предшественниками в Унской губе, в подавляющем большинстве являются обычными представителями беломорской флоры. Все 46 впервые отмеченных нами для Белого моря видов относятся к недостаточно изученным в регионе таксономическим (*Xanthophyceae* и *Charophyceae*) и экологическим (микроскопические эпи- и эндофиты) группам. Найденные нами эпи- и эндофиты имеют довольно широкое географическое распространение (Guiry, Guiry, 2024), однако в силу того, что их трудно обнаружить и идентифицировать, они могли остаться незамеченными в ходе предыдущих исследований.

На данном этапе флористическая ревизия для Белого моря завершена только по группе красных водорослей (Mikhaylova, 2017). По другим группам с некоторым допущением и учетом современных таксономических и номенклатурных представлений (Guiry, Guiry, 2024) можно привлечь литературные данные по флоре моря в целом, а также по флоре Кандалакшского и Двинского заливов (Зинова, 1929а, 1934; Калугина, 1957; Возжинская, 1980; Нинбург, Шошина, 1986; Смирнова, Михайлова, 2013; Garbary, Tarakhovskaya, 2013). Согласно этим источникам, флора водорослей Кандалакшского залива включает 105 видов, Летнего берега Двинского залива — 107 и Зимнего берега — 64. По условиям солености и характеру грунтов акватория Зимнего берега Двинского залива наиболее сходна с акваторией Унской губы. Однако коэффициент их флористического сходства низкий (0.58), что определяется более бедным составом флоры Зимнего берега. По количеству видов флора Унской губы сопоставима

с флорами Кандалакшского залива и Летнего берега Двинского залива (коэффициенты сходства 0.73 и 0.72 соответственно). Флора водорослей Белого моря в настоящее время насчитывает 168 видов, поэтому включающая 94 вида флора Унской губы представляется довольно богатой для района с не самыми благоприятными условиями среды.

Большой исторический разрыв (около 100 лет) и различия в результатах первого (Зинова, 1928, 1929б) и последнего (наши данные) исследований водорослей Унской губы побуждают предпринять попытку приблизительной оценки влияния климатических изменений, в частности глобального потепления, на изменение флоры водорослей Белого моря. В этом контексте наибольшее внимание привлекают арктические виды. Однако наша находка в Унской губе арктического эндемика *Savoiea arctica* не подтверждает наличие такого влияния на условия и биоту Белого моря. На наш взгляд, нельзя определенно говорить об изменении во флоре данного района, и тем более уверенно это интерпретировать. Виды, найденные нами в Унской губе впервые, сто лет назад могли просто не встретиться Е.С. Зиновой. Констатация и анализ изменений во флоре водорослей возможны только на основе долговременного мониторинга с изучением не только флоры водорослей, но синтаксонов растительности, и при регулярном измерении гидрологических параметров. В настоящее время мы склонны объяснять выявленные различия недостаточной изученностью района.

Таким образом, в результате проведенного исследования в Унской губе Белого моря выявлен достаточно богатый видовой состав водорослей, отмечены новые виды не только для данного района, но и для Белого моря и морей России в целом. В исследованном районе, характеризующемся дефицитом твердого субстрата и выраженными градиентами солености и мутности воды, по мере изменения этих параметров среды в направлении от мористой к центральной части губы видовое разнообразие водорослей снижается в два с половиной раза.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность капитану и экипажу НИС “Профессор Владимир Кузнецов”, а также к.б.н. Р.М. Гогореву за помощь в сборе материала и К.К. Горину за определение синезеленой водоросли.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа Т.А. Михайловой и Р.Е. Романова выполнена в рамках темы государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН № 121021600184-6 “Флора и систематика водорослей, лишайников и мохообразных России и фитогеографически важных регионов мира”. Работа В.В. Халамана, Н.В. Усова и Д.А. Аристова выполнена в рамках темы государственного задания Зоологического института РАН № 122031100283-9 “Динамика структуры и функционирование экосистем Белого моря и сопредельных арктических морей”. Работа В.С. Вишнякова выполнена в рамках темы государственного задания Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН № 121051100099-5 “Разнообразие, структура и функционирование сообществ водорослей и растений континентальных вод”.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградова К.Л. Род *Cladophora* Kütz. в северных морях СССР // Новости систематики низших растений. 1988. Т. 25. С. 31–38.
- Возжинская В.Б. Видовой состав, распределение и фитогеографическая характеристика донной флоры Белого моря // Донная флора и продукция краевых морей СССР. М.: Наука, 1980. С. 29–62.
- Володина А.А. О находках красной водоросли *Gail-lona rosea* (Roth) Athanasiadis в Российской части юго-восточной Балтики // Морской биол. журнал. 2019. Т. 4. № 2. С. 111–114.
<https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.2.12>
- Зинова Е.С. Водоросли Белого моря. Введение. Зеленые водоросли, Chlorophyceae. Циановые водоросли, Schizophyceae. Бурые водоросли, Phaeophyceae // Тр. Ленингр. об-ва естествоиспытателей. 1928. Т. 58. № 3. С. 4–50.
- Зинова Е.С. Беломорские водоросли и их практическое применение // Тр. института промышленных изысканий. 1929а. Т. 4. С. 3–47.
- Зинова Е.С. Водоросли Белого моря. Красные водоросли или Багрянки, Rhodophyceae // Тр. Ленингр. об-ва естествоиспытателей. 1929б. Т. 59. № 3. С. 3–40.
- Зинова Е.С. Новые обследования водорослей Белого моря по Летнему берегу и их использование // Исслед. морей СССР. 1934. Т. 20. С. 65–85.
- Калугина А.А. Состав и распределение водорослей у Зимнего берега Двинского залива Белого моря // Бот. журн. 1957. Т. 42. № 4. С. 628–634.
- Ковальчук Н.А. Морские макроводоросли // Природная среда и биологическое разнообразие архипелага Березовые острова (Финский залив). СПб.: Ком. по природным ресурсам и охране окружающей среды Ленингр. обл., 2007. С. 229–235.
- Махнович Н.М., Мосеев Д.С. Прибрежные донные сообщества Унской губы Белого моря // Естественные и технические науки. 2022. Т. 1. С. 82–88.
<https://doi.org/10.25633/ETN.2024.01.06>
- Мосеев Д.С., Березина М.О., Махнович Н.М. Сообщества макрофитов приливно-отливной зоны у берегов Онежского полуострова (Белое море) // Морские исследования и образование (MARESEDU-2021): труды X Междунар. науч.-практич. конф. Москва, 25–29 окт., 2021 г. С. 236–240.
- Нинбург Е.А., Шошина Е.В. Флора водорослей и их распределение в кутовой части Кандалакшского залива // Природа и хозяйство Севера. 1986. Т. 14. С. 60–66.
- Смирнова Н.Р., Михайлова Т.А. Морские водоросли-макрофиты, обитающие в районе Морской биологической станции СПбГУ // Вестн. СПбГУ. 2013. Т. 3. № 2. С. 12–22.
- Чугайнова В.А. Результаты сезонных гидрологических и гидрохимических наблюдений в Белом море (по данным 2000–2004 годов) // Материалы отчетной сессии Северного филиала ПИНРО по итогам научно-исследовательских работ 2003–2004 гг. Архангельск, 2007. С. 261–274.
- Garbary D.J., Tarakhovskaya E.R. Marine macroalgae and associated flowering plants from the Keret Archipelago, White Sea, Russia // Algae. 2013. V. 28. P. 267–280.
<https://doi.org/10.4490/algae.2013.28.3.267>

- Guiry M.D., Guiry G.M.* AlgaeBase. World-wide electronic publication. Galway: National University of Ireland, 2024. <http://www.algaebase.org>. Accessed February 10, 2024.
- Magurran A.E.* Ecological diversity and its measurement. Princeton, N.J.: Princeton Univ. Press., 1988. 179 p.
- Mikhaylova T.A.* Checklist of Rhodophyta of the White Sea (the Arctic Ocean) // *Bot. Mar.* 2017. V. 60. № 1. P. 55–65. <https://doi.org/10.1515/bot-2016-0060>
- Nielsen R., Kristiansen A., Mathiesen L., Mathiesen H.* Distributional index of the benthic marine macroalgae of the Baltic Sea area // *Acta Bot. Fenn.* 1995. V. 155. P. 1–70.
- Schoenrock K.M., Bacquet M., Pearce D. et al.* Influences of salinity on the physiology and distribution of the Arctic coralline algae, *Lithothamnion glaciale* (Corallinales, Rhodophyta) // *J. Phycol.* 2018. V. 54. № 5. P. 690–702. <https://doi.org/10.1111/jpy.12774>

A Checklist of Macroalgae from Unskaya Inlet, White Sea

**T. A. Mikhaylova^a, V. V. Khalaman^b, P. A. Futoran^c, N. V. Usov^b, D. A. Aristov^b,
V. S. Vishnyakov^d, R. E. Romanov^a**

^a*Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 197022, Russia*

^b*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia*

^c*Federal State Budgetary Institution “National Park “Kenosersky””, Arkhangelsk 163069, Russia*

^d*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 152742, Russia*

This paper presents the results of a study of the macroalgal flora in Unskaya Inlet (White Sea) that was carried out in 2022–2023. The checklist of macrophytes, summarized from original and literature data, comprises 94 species: Chlorophyta, 26; Rhodophyta, 34; Phaeophyceae, 30; Xanthophyceae, 2; Charophyceae, 1; and Cyanophyta, 1. Of these, 46 species are new to the region, 4 new to the White Sea, and 2 new to the flora of Russia. From the offshore part to the head of Unskaya Inlet, the coastal surface runoff leads to significant freshening and increased turbidity of water, thus, causing a sharp depletion of the species composition of algae.

Keywords: macroalgae, flora, White Sea, Dvina Bay, freshening

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 582.261.1:574.24

**ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ КЛЕТОК, ИНТЕНСИВНОСТЬ
ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ ХЛОРОФИЛЛА *a* И СОДЕРЖАНИЕ
ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ У *THALASSIOSIRA
NORDENSKIOELDII* CLEVE 1873 (BACILLARIOPHYTA)
ПРИ ЗАГРЯЗНЕНИИ СРЕДЫ МЕДЬЮ**

© 2024 г. Ж. В. Маркина* (ORCID: 0000-0001-7135-1375),
А. В. Подоба (ORCID: 0009-0007-4783-3471), Т. Ю. Орлова (ORCID: 0000-0002-5246-6967)

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

*e-mail: zhannav@mail.ru

Поступила в редакцию 02.11.2023 г.

После доработки 30.01.2024 г.

Принята к публикации 20.03.2024 г.

Изучено влияние меди в концентрациях 10, 20 и 50 мкг/л на рост популяции, флуоресценцию хлорофилла *a* и содержание фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a* и каротиноидов) диатомовой водоросли *Thalassiosira nordenskioldii*. Показано, что при концентрации металла 10 и 20 мкг/л численность клеток увеличивалась с первых дней опыта и к его завершению превышала таковую в контроле в 5.8 и 5.6 раза соответственно. Интенсивность флуоресценции хлорофилла *a* и содержание фотосинтетических пигментов при данных условиях были выше контрольных на всем протяжении опыта. При концентрации металла 50 мкг/л рост популяции клеток ингибировался в начале опыта, но к его завершению количество клеток превышало контрольное. Такая же тенденция отмечена и для других показателей. На основании полученных данных высказано предположение, что медь в изученных концентрациях может способствовать массовому развитию *T. nordenskioldii* в природной среде.

Ключевые слова: *Thalassiosira nordenskioldii*, медь, загрязнение, численность клеток, хлорофилл *a*, флуоресценция, фотосинтетические пигменты

DOI: 10.31857/S0134347524040071

Диатомовая водоросль *Thalassiosira nordenskioldii* Cleve 1873 (Bacillariophyta) — доминирующий вид фитопланктона Японского моря. Его численность может достигать 400 кл./мл (Шевченко и др., 2020), составляя до 90% от общей численности фитопланктона в зимний период. В летнее время этот вид также может быть в числе субдоминирующих планктонных микроводорослей (Стоник, 2018; Шевченко и др., 2020). Массовое развитие *T. nordenskioldii* отмечено и в других районах Мирового океана: в Белом (Ильяш и др., 2014), Южно-Китайском (Liu et al., 2021), Шотландском (Harris et al., 1995) и Северном (Muylaert, Sabbe, 1996) морях.

Известно, что *T. nordenskioldii* массово развивается в водах, обогащенных нитратами (Ильяш и др., 2014). Снижение концентрации нитратов может быть результатом активного потребления этих соединений водорослями данного вида (Шевченко и др., 2020). Медь, относящаяся к жизненно необходимым для растения элементам, также оказывает стимулирующий эффект на рост популяций разных представителей микроводорослей (Miazek et al., 2015; Cavalletti et al., 2022; Maltsev et al., 2023). Этот металл содержится в прибрежных водах всех морей России и считается одним из основных загрязняющих элементов (Коршенко, 2021).

Для выяснения действия экологических факторов на микроводоросли традиционно изучают динамику численности клеток — интегральный показатель, отражающий происходящие в организмах микроводорослей процессы. Кроме того, эффект действия тяжелых металлов на микроводоросли часто определяется по изменению содержания фотосинтетических пигментов и интенсивности флуоресценции хлорофилла *a* (Miazek et al., 2015; Cavalletti et al., 2022).

Цель настоящей работы заключалась в оценке влияния меди на рост популяции, количество клеток в колониях, интенсивность флуоресценции хлорофилла *a* и содержание фотосинтетических пигментов у *Thalassiosira nordenskiöldii*.

Материал и методика. Объектом исследования служила клонная культура диатомовой водоросли *Thalassiosira nordenskiöldii* (Bacillariophyta) из коллекции Морского биобанка ННЦМБ ДВО РАН — клон MBRU_Tnor22 (Коллекция живых микроорганизмов). Водоросль выращивали на среде *f/2* (Guillard, Ryther, 1962), приготовленной на основе фильтрованной и стерилизованной морской воды соленостью 32‰, без добавления меди, в 250 мл колбах Эрленмейера с объемом культуральной среды 200 мл, при температуре $16 \pm 2^\circ\text{C}$, интенсивности освещения 2500 лк в области видимого света и свето-темновым периодом 14 ч свет : 10 ч темнота. В качестве инокулята использовали культуры на экспоненциальной стадии роста. Начальная концентрация клеток составляла 500 кл./мл.

Медь добавляли в виде $\text{CuSO}_4 \times 5\text{H}_2\text{O}$ в день постановки эксперимента, концентрации указаны в пересчете на ионы меди. Исследуемые концентрации составляли 10, 20 и 50 мкг/л. Выбор концентраций основан на содержании этого металла в прибрежных водах России. Предельно допустимая концентрация (ПДК) для меди составляет 5 мкг/л (Коршенко, 2021). Суспензию водоросли вводили в эксперимент без предварительной адаптации культуры к меди.

Продолжительность экспериментов составляла 14 сут. Пробы для подсчета численности клеток, количества клеток в цепочках и определения флуоресценции хлорофилла *a* отбирали на 0, 4, 7, 11 и 14 сут опыта, для определения

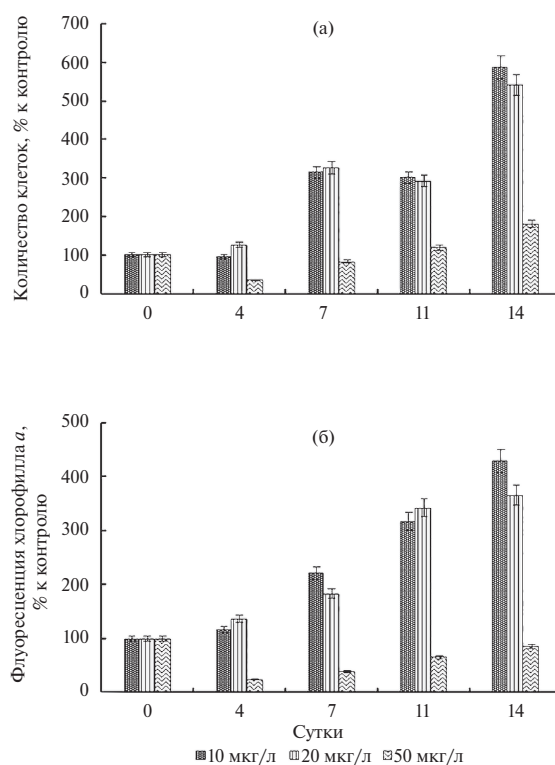


Рис. 1. Влияние разных концентраций меди на численность клеток микроводоросли *Thalassiosira nordenskiöldii* (а) и флуоресценцию хлорофилла *a* в них (б).

содержания хлорофилла *a* и каротиноидов — на 0, 7 и 14 сут опыта. Подсчет численности клеток и количества клеток в цепочках проводили в камере Седвика-Рафтера. Интенсивность флуоресценции хлорофилла *a* регистрировали в 96-луночном планшете на мультимодальном планшетном ридере Spark 10 TM (Tecan, Швейцария) при длине волны 685 нм, длина волны возбуждения составляла 490 нм. Содержание хлорофилла *a* и каротиноидов определяли стандартным методом экстракции из клеток ацетоном с последующим измерением на мультимодальном планшетном ридере Spark 10 TM. Расчет концентрации пигментов проводили по известным формулам (Jeffrey, Humphrey, 1975).

Эксперименты проводили в трех биологических повторностях, данные выражали в процентах к контролю. За контроль (100%) принимали показатели, полученные на культуре без добавления меди. Статистическую обработку выполняли с помощью программы Excel.

Результаты и обсуждение. При концентрации меди 10 мкг/л численность клеток *Thalassiosira*

Таблица 1. Доля (%) клеток *Thalassiosira nordenskiöldii* в цепочках в контроле и при воздействии разных концентраций меди

Сутки	Контроль			Концентрация меди, мкг/л								
				10			20			50		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
0	60.0	23.6	16.4	60.0	23.6	16.4	60.0	23.6	16.4	60.0	23.6	16.4
4	74.4	16.8	8.8	55.4	30.2	14.4	62.6	27.0	10.4	69.4	23.4	7.2
7	80.9	8.3	10.8	75.0	20.6	4.4	85.4	12.3	2.3	80.6	14.8	4.6
11	90.6	7.9	1.4	90.6	7.9	1.5	92.7	6.4	0.8	87.8	9.6	2.6
14	92.4	6.9	0.7	92.4	7.0	0.6	89.4	10.0	0.6	80.3	15.8	3.9

Примечание. 1 — одиночные клетки, 2 — цепочки из 2-х клеток, 3 — более длинные цепочки.

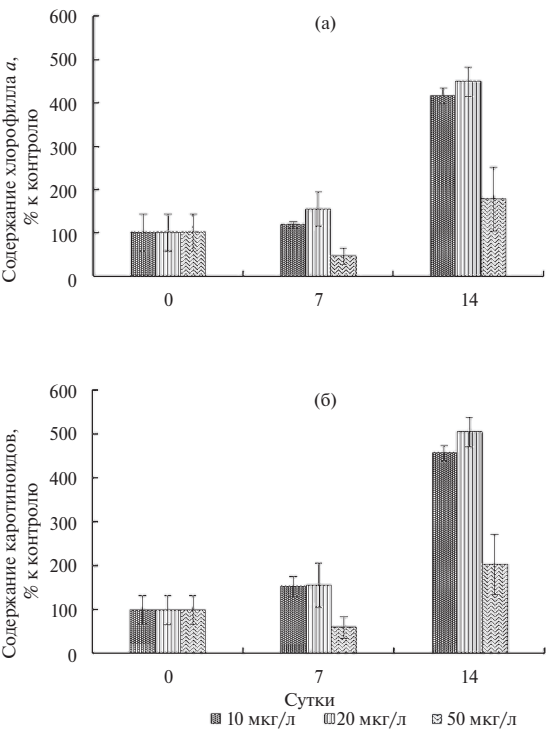


Рис. 2. Изменение содержания фотосинтетических пигментов хлорофилла *a* (а) и каротиноидов (б) в клетках *Thalassiosira nordenskiöldii* под воздействием меди.

nordenskiöldii на 4-е сутки опыта не отличалась от таковой в контроле (рис. 1а). На 7-е и 11-е сутки этот показатель превышал контроль соответственно в 3.1 и 3.0 раза, а на 14-е — в 5.8 раза. При внесении 20 мкг/л металла количество клеток уже на 4-е сутки превышало контрольное и впоследствии не отличалось от такового при 10 мкг/л. Увеличение концентрации меди до 50 мкг/л приводило к угнетению роста популяции микроводоросли на 4-е сутки. Впоследствии число клеток увеличивалось и

на 11-е сутки соответствовало контрольному, однако было существенно меньше, чем при концентрациях меди 10 и 20 мкг/л.

В культуре *T. nordenskiöldii* преобладали одиночные клетки, доля которых возрастала к концу опыта как в контроле, так и при добавлении меди (табл. 1). Доля собранных в цепочки клеток, напротив, снижалась. При концентрации меди 50 мкг/л доля одиночных клеток на 14-е сутки была выше, чем в контроле и в остальных вариантах опыта.

В присутствии 10 и 20 мкг/л меди флуоресценция хлорофилла *a* была существенно выше контрольной на всем протяжении опыта (рис. 1б). Медь в концентрации 50 мкг/л на 4-е сутки вызвала снижение этого показателя; в дальнейшем он увеличивался, но не достигал контрольного значения.

Содержание хлорофилла *a* и каротиноидов превышало контрольное при добавлении 10 и 20 мкг/л меди, особенно на 14-е сутки опыта (рис. 2). Наличие в среде 50 мкг/л вещества приводило к снижению содержания пигментов на 7-е сутки, а на 14-е превышало контрольное в два раза.

Проведенный опыт подтвердил выраженный стимулирующий эффект меди, как на рост популяции *T. nordenskiöldii*, так и на работу фотосинтетического аппарата, особенно при концентрациях 10 и 20 мкг/л. Увеличение численности клеток, накопление в клетках фотосинтетических пигментов и увеличение флуоресценции хлорофилла *a* под воздействием меди ранее было отмечено у *Thalassiosira pseudonana* (Wang et al., 2021). У рафидофитовой водоросли *Heterosigma akashiwo*, содержащейся в среде с добавлением

Таблица 2. Динамика интенсивности флуоресценции (относительные единицы) на клетку *Thalassiosira nordenskiöldii* в контроле и при воздействии разных концентраций меди (мкг/л)

Сутки	Контроль	10	20	50
0	0.70±0.11	0.70±0.11	0.70±0.11	0.70±0.11
4	0.72±0.11	0.88±0.20	0.78±0.21	0.50±0.14
7	0.99±0.17	0.70±0.18	0.56±0.10	0.47±0.07
11	0.56±0.12	0.48±0.06	0.51±0.13	0.31±0.05
14	0.85±0.16	0.40±0.04	0.28±0.06	0.40±0.06

10 мкг/л меди, наблюдался более интенсивный рост чем в контроле, а при 20 и 50 мкг/л происходило его ингибирование (Маркина, 2021).

Необходимо отметить, что флуоресценция хлорофилла *a* на клетку водоросли была ниже при воздействии всех концентраций меди, за исключением концентрации 10 и 20 мкг/л вещества на 4-е сутки опыта (табл. 2). Такое явление свидетельствует о токсическом воздействии металла. Например, при внесении 35.5 мкг/л металла квантовый выход флуоресценции хлорофилла *a* у *Thalassiosira weissflogii* снижался на фоне ингибирования роста клеток и содержания хлорофилла *a*, не отличавшегося от контрольного (Акимов и др., 2023).

В целом, медь в изученных концентрациях оказывала на диатомовые водоросли ингибирующий эффект чаще, чем стимулирующий (Miazek et al., 2015; Cavalletti et al., 2022). По-видимому, у *T. nordenskiöldii* существуют способы детоксикации меди и использования ее для роста. Например, у диатомеи *Skeletonema costatum* отмечено депонирование этого металла в вакуолях (Cavalletti et al., 2022). У разных представителей рода *Thalassiosira* в среде, загрязненной медью, зарегистрирован более интенсивный синтез белков и полисахаридов, предназначенных для связывания с металлами и последующей экскреции их из клетки (Miazek et al., 2015). Еще одним механизмом детоксикации тяжелых металлов является усиление синтеза фитохелатинов в токсической среде, как это отмечалось у *T. nordenskiöldii* в присутствии кадмия (Wang, Wang, 2008).

Таким образом, в изученных концентрациях медь оказывала выраженный стимулирующий эффект как на рост популяции *T. nordenskiöldii*, так и на синтез фотосинтетических пигментов и флуоресценцию хлорофилла *a*. В загрязненной медью среде при подавлении роста

сопутствующих видов фитопланктонного сообщества *T. nordenskiöldii* может получить конкурентное преимущество и достичь более высокой концентрации. Следовательно, медь может способствовать “цветению” этой микроводоросли.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны ресурсному центру “Морской биобанк” ННЦМБ ДВО РАН (<http://marbank.dvo.ru>) за предоставленную культуру *Thalassiosira nordenskiöldii* и возможность пользоваться мультимодальным планшетным ридером Spark 10 TM.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда (проект № 21-74-30004).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют эксперименты с людьми или животными.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акимов А.И., Соломонова Е.С., Шоман Н.Ю., Рылькова О.А. Сравнительная оценка влияния наночастиц оксида меди и сульфата меди на структурно-функциональные характеристики *Thalassiosira weissflogii* в условиях накопительного культивирования // Физиол. раст. 2023. Т. 70. № 5. С. 494–505.
- Ильяш Л.В., Радченко И.Г., Шевченко В.П. и др. Контрастные сообщества летнего фитопланктона в стратифицированных и перемешанных водах Белого моря // Океанология. 2014. Т. 54. № 6. С. 781–781.

- Коршенико А.Н. Качество морских вод по гидрохимическим показателям. Ежегодник 2020. М.: Наука, 2021. 281 с.
- Маркина Ж.В. Ультраструктура и автотрофная функция клеток рафидофитовой микроводоросли *Heterosigma akashiwo* (Y. Hada) Y. Hada ex Y. Hara and M. Chihara, 1987 в загрязненной медью среде // Биол. моря. 2021. Т. 47. № 3. С. 196–201.
- Стоник И.В. Качественный и количественный состав фитопланктона бухты Золотой Рог Японского моря // Изв. ТИНРО. 2018. Т. 194. С. 167–174.
- Шевченко О.Г., Шульгина М.А., Шулькин В.М., Тевс К.О. Многолетняя динамика и морфология диатомовой водоросли *Thalassiosira nordenskiöldii* Cleve, 1873 (Bacillariophyta) в прибрежных водах залива Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 2020. Т. 46. № 4. С. 277–284.
- Cavalletti E., Romano G., Palma Esposito F. et al. Copper effect on microalgae: toxicity and bioremediation strategies // Toxics. 2022. V. 10. № 9. P. 527. <https://doi.org/10.3390/toxics10090527>
- Guillard R.R.L., Ryther J.H. Studies of marine planktonic diatoms. 1. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. // Can. J. Microbiol. 1962. V. 8. № 2. P. 229–239.
- Harris A.S.D., Medlin L.K., Lewis J. et al. *Thalassiosira* species (Bacillariophyceae) from a Scottish sea-loch // Eur. J. Phycol. 1995. V. 30. № 2. P. 117–131.
- Jeffrey S.T., Humphrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochemie und Physiologie der Pflanzen. 1975. V. 167. № 2. P. 191–194.
- Liu K., Liu S., Chen Y. et al. Complete mitochondrial genome of the harmful algal bloom species *Thalassiosira nordenskiöldii* (Mediophyceae, Bacillariophyta) from the East China Sea // Mitochondrial DNA. Part B. 2021. V. 6. № 4. P. 1421–1423.
- Muyllaert K., Sabbe K. The diatom genus *Thalassiosira* (Bacillariophyta) in the estuaries of the Schelde (Belgium/The Netherlands) and the Elbe (Germany) // Bot. Mar. 1996. V. 39. № 1–6. P. 103–116.
- Maltsev Y., Maltseva S., Kulikovskiy M. Toxic effect of copper on soil microalgae: experimental data and critical review // Int. J. Environ. Sci. Technol. 2023. V. 20. P. 10903–10920.
- Miaze K., Iwanek W., Remacle C. et al. Effect of metals, metalloids and metallic nanoparticles on microalgae growth and industrial products biosynthesis: a review // Int. J. Mol. Sci. 2015. V. 16. № 10. P. 23929–23969.
- Wang X., Cao W., Du H. et al. Increasing temperature alters the effects of extracellular copper on *Thalassiosira pseudonana* physiology and transcription // J. Mar. Sci. Eng. 2021. V. 9. № 8. art. ID 816. <https://doi.org/10.3390/jmse9080816>
- Wang M.J., Wang W.X. Temperature-dependent sensitivity of a marine diatom to cadmium stress explained by subcellular distribution and thiol synthesis // Environ. Sci. Technol. 2008. V. 42. № 22. P. 8603–8608.

Cell Number Dynamics, Chlorophyll *a* Fluorescence Intensity, and Photosynthetic Pigment Content in *Thalassiosira nordenskiöldii* Cleve 1873 (Bacillariophyta) Exposed to Environmental Copper Pollution

Zh. V. Markina^a, A. V. Podoba^a, T. Yu. Orlova^a

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

The effect of copper at concentrations of 10, 20, and 50 µg/L on population growth, chlorophyll *a* fluorescence, and content of photosynthetic pigments (chlorophyll *a* and carotenoids) of the diatom *Thalassiosira nordenskiöldii* was studied. It was shown that at metal concentrations of 10 and 20 µg/L, the cell number started to increase from the first days of the experiment and, by the end of the experiment, exceeded that in the control group 5.8- and 5.6-fold, respectively. The intensity of chlorophyll *a* fluorescence and the content of photosynthetic pigments under these conditions were higher than in control throughout the experiment. At a metal concentration of 50 µg/L, the growth of the cell population was inhibited at the beginning of the experiment; by the end of the experiment, the cell number exceeded that in control. The same pattern was recorded for the other parameter, too. Based on the obtained data, it is hypothesized that copper at the studied concentrations may contribute to the proliferation of *T. nordenskiöldii* in the natural environment.

Keywords: *Thalassiosira nordenskiöldii*, copper, pollution, cell number, chlorophyll *a*, fluorescence, photosynthetic pigments

УДК 582.261.1:574.24

К ЮБИЛЕЮ НИНЫ АЛЕКСАНДРОВНЫ АЙЗДАЙЧЕР – ОСНОВАТЕЛЯ КОЛЛЕКЦИИ КУЛЬТУР МОРСКИХ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ В НАЦИОНАЛЬНОМ НАУЧНОМ ЦЕНТРЕ МОРСКОЙ БИОЛОГИИ ДВО РАН

© 2024 г. Ж. В. Маркина (ORCID: 0000-0001-7135-1375)

*Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН,
Владивосток, 690041 Россия
e-mail: zhannav@mail.ru*

Поступила в редакцию 18.12.2023 г.

После доработки 25.01.2024 г.

Принята к публикации 10.04.2024 г.

В сентябре 2024 г. исполнилось 80 лет Нине Александровне Айздайчер – основательнице и хранительнице коллекции культур морских планктонных и бентосных одноклеточных водорослей в ННЦМБ ДВО РАН. В настоящее время в этой коллекции содержится более 40 видов микроводорослей. Все они, за небольшим исключением, были выделены в альгологически чистые культуры именно Ниной Александровной.

Нина Александровна родилась 14 сентября 1944 г. в с. Тилинино Горьковской (в настоящее время Нижегородской) области. После окончания школы с 1962 по 1964 гг. работала санитаркой в бактериологической лаборатории Ново-Сормовской водопроводной фильтровальной станции. В 1964 г. поступила на биологический факультет Горьковского государственного университета.

После окончания университета получила распределение на Дальний Восток в Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО, в настоящее время Тихоокеанский филиал ФГБНУ “ВНИРО”), куда она отправилась “за романтикой дальневосточных морей”. В ТИНРО работала в Лаборатории морской аквакультуры, затем в Лаборатории культивирования живых кормов. В 1985 г. ее пригласил академик Алексей Викторович Жирмунский в Институт биологии моря ДВО РАН (ныне ННЦМБ ДВО РАН), где по его инициативе создала коллекцию живых культур

морских микроводорослей. В институте активно изучали постэмбриональное развитие морских беспозвоночных и экологию их личинок. Для выращивания личинок в лабораторных условиях требовался корм в виде одноклеточных водорослей, что и послужило предпосылкой для создания коллекции. В коллекции ННЦМБ ДВО РАН по сей день поддерживают первые культуры, полученные еще в Институте биологии южных морей АН СССР (ныне Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН).

В 1987 г. Н.А. Айздайчер защитила кандидатскую диссертацию “Жизнеспособность морских микроводорослей в зависимости от условий хранения”. В 2005 г. ей было присвоено звание доцента по специальности “экология”.

На протяжении многих лет Нина Александровна читала лекции и проводила практические занятия для слушателей Малой академии морской биологии. Она автор и соавтор более 160 печатных работ, трех патентов и одной монографии. Опубликованное в 2011 г. в соавторстве с Т.Ю. Орловой и И.В. Стоник научно-методическое пособие по лабораторному культивированию морских микроводорослей стало настольной книгой для многих альгологов.

В настоящее время коллекция микроводорослей находится в составе ЦКП “Морской биобанк”. Она постоянно пополняется, в основном, микроводорослями из вод Дальнего



Нина Александровна Айздайчер

Востока России. Благодаря Нине Александровне выделены новые для дальневосточных морей виды водорослей *Attheya longicornis*, *Attheya ussurensis*, *Chaetoceros socialis* f. *radians*. Совместно с И.В. Стоник, М.С. Селиной и О.Г. Шевченко изучены не только морфология, но и экология многих из этих видов. Постоянное ведение культур микроводорослей – очень кропотливый труд, требующий огромной концентрации внимания, терпения, усидчивости, а самое главное – любви. Нина Александровна именно тот человек, который беззаветно любит свою работу, переживает за сохранность каждой микроводоросли, бережет ее, стараясь не потерять ни одного вида. Выращенные ею микроводоросли помогли С.Д. Кашенко, В.А. Куликовой, О.М. Корн, А.В. Калачеву, О.В. Юрченко и другим сотрудникам центра, изучавшим личиночное развитие морских ракообразных, моллюсков и иглокожих, успешно культивировать личинок этих гидробионтов в лабораторных условиях.

Нина Александровна внесла свой весомый вклад в исследования, проводимые сотрудниками ННЦМБ и других институтов. В соавторстве с Н.К. Христофоровой, Ж.В. Маркиной и Ю.А. Реуновой оценено воздействие на жизнедеятельность микроводорослей таких важных экологических факторов прибрежной среды,

как соленость, загрязнение тяжелыми металлами и детергентами. С коллегами из Лаборатории клеточных технологий (Н.А. Одинцовой и А.В. Бородой) разрабатывались методы криоконсервации культур одноклеточных водорослей. Совместно с Л.С. Бузولةвой (НИИ эпидемиологии и микробиологии СО РАМН) и В.Е. Тереховой (ТИНРО) изучалось воздействие метаболитов микроводорослей на бактериальную активность. Кроме того Нина Александровна принимала участие в исследованиях, проводившихся сотрудниками Лаборатории сравнительной биохимии (Н.В. Жуковой и Н.А. Латышевым) и Лаборатории генетики (К.В. Ефимовой). Был защищен ряд диссертационных и дипломных работ, в экспериментах которых использовали микроводоросли из созданной Ниной Александровной коллекции.

За долгую и добросовестную работу Нине Александровне присвоено почетное звание «Ветеран Дальневосточного отделения РАН», награждена почетной грамотой Дальневосточного отделения Российской академии наук.

Нину Александровну всегда сопровождают интерес к работе и добросовестность в ее выполнении. Она продолжает выделять культуры и консультировать по вопросам выращивания морских одноклеточных водорослей.