

ISSN 0134-3475

Том 50, Номер 5

Сентябрь–Октябрь 2024



БИОЛОГИЯ МОРЯ



НАУКА
— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 50, номер 5, 2024

Обзор

- Диадомеи как эндофиты морских макроводорослей: разнообразие и взаимоотношения с базифитом
А. В. Скрипцова, И. В. Стоник 329

Оригинальные статьи

- Межгодовая динамика структурно-функциональных характеристик макрофитобентоса прибрежной зоны рекреационного комплекса (Севастополь, Черное море)
С. А. Ковардаков, Н. Ю. Родионова 337
- Репродуктивные характеристики рака-отшельника *Pagurus middendorffii* Brandt, 1851 (Decapoda: Paguridae) из залива Петра Великого Японского моря
Е. С. Корниенко 349
- Находки спаривающихся особей северного литода *Lithodes maja* Linnaeus, 1758 (Decapoda: Lithodidae) в российских водах Баренцева моря
С. М. Русяев, Л. В. Павлова, Ю. А. Зувев 361
- Амурский залив: гидролого-гидрохимические и микробиологические показатели в период действия летнего муссона
А. Ю. Лазарюк, [Н. К. Христофорова], Т. В. Бойченко 366
- Влияние флоретолы бурой водоросли *Costaria costata* (Turn.) Saund (отряд Laminariales) на гаметы и эмбриогенез морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz, 1864)
М. И. Киселёва, Т. И. Имбс, И. Ю. Бакунина 380
- Некоторые данные по распределению и биологии японского волосозуба *Arctoscopus japonicus* (Steindachner, 1881) в прибрежных водах острова Сахалин
Э. Р. Ившина, А. В. Метленков 387

Краткие сообщения

- Численность тонкоклювой кайры *Uria aalge* (Pontoppidan, 1763) (Charadriiformes: Alcidae) залива Петра Великого Японского моря
И. М. Тиунов, И. О. Катын 401
-

Contents

Volume 50, No 5, 2024

Review

- Diatoms as Endophytes of Marine Macroalgae: Diversity and Relationships with Basiphyte
A. V. Skriptsova, I. V. Stonik 329
-

Original papers

- Interannual Dynamics of Structural and Functional Characteristics of Macrophytobenthos
in the Coastal Zone of a Recreational Complex (Sevastopol, Black Sea)
S. A. Kovardakov, N. Yu. Rodionova 337
- Reproductive Characteristics of the Hermit Crab *Pagurus middendorffii* Brandt, 1851
(Decapoda: Paguridae) from Peter the Great Bay, Sea of Japan
E. S. Kornienko 349
- Findings of Mating Individuals of the Northern Stone Crab *Lithodes maja* Linnaeus, 1758
(Decapoda: Lithodidae) in Russian Waters of the Barents Sea
S. M. Rusyaev, L. V. Pavlova, Yu. A. Zuyev 361
- Amur Bay: Hydrological, Hydrochemical, and Microbiological Characteristics during Summer Monsoon
A. Yu. Lazaryuk, [N. K. Khristoforova], T. V. Boychenko 366
- Effect of Phlorethol from the Brown Alga *Costaria costata* (Turn.) Saund. (Order Laminariales)
on Gametes and Embryogenesis of the Sea Urchin *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz, 1864)
M. I. Kiseleva, T. I. Imbs, I. Yu. Bakunina 380
- Some Data on Distribution and Biology of the Japanese Sandfish *Arctoscopus japonicus*
(Steindachner, 1881) in Coastal Waters of Sakhalin Island
E. R. Ivshina, A. V. Metlenkov 387
-

Brief notes

- Abundance of Common Murre, *Uria aalge* (Pontoppidan, 1763) (Charadriiformes: Alcidae),
in Peter the Great Bay, Sea of Japan
I. M. Tiunov, I. O. Katin 401
-
-

УДК 581.557, 581.526.323

ДИАТОМЕИ КАК ЭНДОФИТЫ МОРСКИХ МАКРОВОДОРОСЛЕЙ: РАЗНООБРАЗИЕ И ВЗАИМООТНОШЕНИЯ С БАЗИФИТОМ

© 2024 г. А. В. Скрипцова^{1, *} (ORCID: 0000-0001-5943-4522),
И. В. Стоник¹ (ORCID: 0000-0003-1467-0374)

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

*e-mail: askriptsova@mail.ru

Поступила в редакцию 14.02.2024 г.

После доработки 12.04.2024 г.

Принята к публикации 05.06.2024 г.

В обзоре суммируются все известные сведения о видах эндофитных диатомей и их хозяев-макрофитов, приводится история изучения эндофитных диатомей. Обсуждаются механизм проникновения эндофитных диатомей в таллом макроводоросли и влияние, которое оказывают симбионты друг на друга. На основании литературных данных анализируются возможные варианты взаимоотношений между эндофитными диатомеями и базифитом.

Ключевые слова: эндофиты, базифиты, морские макроводоросли, диатомовые водоросли, симбиоз

DOI: 10.31857/S0134347524050014

В природных морских экосистемах макроводоросли находятся в тесной ассоциации с разнообразными эндофитами, эпифитами и эукариотическими паразитами. Термин “эндофитизм” описывает пространственные отношения между живыми крупными растениями-хозяевами и микроскопическими организмами, которые живут, глубоко внедрившись в ткани хозяина (Correa, 1994). Среди эндофитов морских водорослей встречаются грибы, бактерии (в том числе Cyanobacteria) и водоросли (Neill et al., 2008; Potin, 2012). Эндофитные водоросли обычно принадлежат к трем основным группам (Chlorophyta, Phaeophyceae и Rhodophyta) и в основном обитают в межклеточном пространстве своих хозяев, имея небольшой размер и нитевидную структуру.

Диатомовые как эндофиты морских водорослей известны в гораздо меньшей степени. На сегодняшний день доступны лишь несколько сообщений об эндофитных диатомеях в макроводорослях (Лопатина, Клочкова, 2017; Baardseth, 1966; Hasle, 1968; Taasen, 1972; Baardseth, Taasen, 1973; Baardseth, Cuesta, 1983; Okamoto et al., 2003; Klochkova et al., 2014).

Следует отметить, что эндосимбиотический образ жизни не редок для диатомей (Bavestrello et al., 2000; Kociolek, Hamsher, 2017; Stancheva et al., 2019). Около 25 видов найдены как эндосимбионты фораминифер (Lee, 2011), известен эндосимбиоз диатомовых водорослей с бесклеточными турбелляриями (Apelt, 1969) и губками, где клетки диатомей локализуются в мезохиле и между пинакоцитами (Cox, Larkum, 1983; Bavestrello et al., 2000). Кроме того, диатомеи могут поселяться внутри слизистых стебельков диатомовых водорослей рода *Climacosphenia* Ehrenberg класса Mediophyceae (см. Booth, 1986) и быть эндосимбионтами динофлагеллят (Kociolek, Hamsher, 2017; Stancheva et al., 2019).

Механизмы инфицирования и природа взаимоотношений между эндофитными диатомеями и макроводорослями-хозяевами остаются неисследованными. В представленном обзоре приведены все известные сведения о видовом разнообразии эндофитных диатомей и их хозяев-макрофитов и предпринята попытка разобраться в природе взаимодействий между ними.

*История изучения эндофитных диатомей
и их хозяева*

Первые сообщения об эндофитных диатомеях относятся к середине прошлого века (Baardseth, 1965). Изучая локализацию альгинатов в бурой водоросли *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis, автор отметил присутствие большого количества навикулоидных диатомей в межклеточном матриксе рецептакулов водоросли (Baardseth, 1966). Позднее, изучив препараты Баардсета, Хасле описала вид *Navicula endophytica* Hasle (в настоящее время *Pinnunavis endophytica* (Hasle) Witkowski) и отметила присутствие в препаратах еще одного вида — *Cocconeis scutellum* Ehrenberg (см. Hasle, 1968). Было показано, что оба вида одинаково обильно представлены на бурых водорослях *A. nodosum* и *Fucus vesiculosus* Linnaeus, встречаясь в слизистом веществе, заполняющем рецептакулы и везикулы, а также в апикальных участках ветвей (Hasle, 1968; Taasen, 1972; Baardseth, Cuesta, 1983). Позднее был описан вид *Navicula dumontiae* Baardseth et Taasen, который обитает в слизи, заполняющей внутренние полости красной водоросли *Dumontia contorta* (S.G. Gmelin) Ruprecht, ранее известной как *Dumontia incrassata* (O.F. Müller) J.V. Lamouroux (см. Baardseth, Taasen 1973). Уже в 2000-ые годы в красной водоросли *Coelarthrum opuntia* (Endlicher) Børgesen обнаружен вид *Gyrosigma coelophilum* Okamoto et Nagumo, клетки которого также локализовались в слизистом веществе полых члеников макроводоросли (Okamoto et al., 2003). В 2014 г. в сердцевине талломов красных водорослей рода *Neoabbottiella* Perestenko найден вид гомфонемоидных диатомей *Pseudogomphonema* sp. (см. Klochkova et al., 2014). В двух видах красных макроводорослей *Callophyllis perestenkoae* Skriptsova и *Lukinia dissecta* Perestenko нами обнаружена еще одна не диатомея рода *Pseudogomphonema* — *P. lukinicum* Stonik et Skriptsova (см. Stonik, Skriptsova, 2024 in press).

Очевидно, что список макроводорослей-хозяев не ограничивается вышеперечисленными шестью видами. По нашим наблюдениям, диатомовые водоросли встречаются внутри талломов красных водорослей-макрофитов *Turnerella mertensiana* (Postels & Ruprecht) F. Schmitz и *Kallymeniopsis verrucosa* A.D. Zinova & Gussarova ex Skriptsova, Shibneva & Semchenko. Лопатина и Клочкова (2017) сообщали, что представители

Bacillariophyceae найдены еще как минимум в 4-х видах макроводорослей; к сожалению, авторы не привели их список. Дальнейшие исследования могут выявить новые виды хозяев и расширить список видов эндофитных диатомей.

*Природные ассоциации между диатомеями
и макроводорослями*

Ассоциации между диатомеями и макроводорослями довольно широко распространены в природе, и отношения в них, по-видимому, варьируют от факультативного до облигатного эпифитизма и эндофитизма. Как отмечено выше, взаимоотношения между эндофитными диатомеями и макроводорослями остаются практически неисследованными. Опираясь на немногочисленные сведения об эндофитных диатомеях, а также, привлекая данные о симбиозе эпифитных диатомей и макроводорослей, мы попытаемся выяснить характер взаимоотношений между эндофитными диатомеями и морскими макрофитами. Под термином “симбиоз” мы понимаем любые тесные отношения между двумя организмами безотносительно к природе взаимосвязи (Одум, 1986).

На сегодняшний день наиболее хорошо изучены отношения между эпифитными диатомовыми водорослями и макрофитами—базифитами. Исследователи диатомовых водорослей-эпифитов главным образом уделяли внимание анализу видового разнообразия и экологии сообществ (Бегун, 2013; Рябушко и др., 2019; Totti et al., 2009; Costa et al., 2016; Mayombo et al., 2019, 2020; и др.). Установлено, что количество и состав эпифитных диатомей зависят от морфологии и поверхностных характеристик таллома и возраста макроводоросли-хозяина, а также от сезона и условий среды (Totti et al., 2009). Взаимодействия между эпифитными диатомовыми и макрофитами обычно рассматриваются как нейтральные или как конкурентные за свет и питательные вещества (Ruesink, 1998; Letáková et al., 2018). В то же время существуют свидетельства того, что в олиготрофных и мезотрофных местообитаниях растение-хозяин может служить основным источником питательных веществ (главным образом растворенного органического углерода и фосфора) для эпифитных водорослей (Moeller et al., 1988; Burkholder, Wetzel, 1989; 1990). Подчеркивается, что взаимоотношения между эпифитными

диатомеями и водорослью-хозяином слабые и не являются облигатными. Эпифитные диатомовые водоросли чаще всего используют растения как субстрат (Tiffany, 2011). Тем не менее, макрофиты выработали целый ряд приспособлений для защиты от эпифитов. Это сгущающийся поверхностный слой или поверхностная слизь, которая время от времени смывается вместе с поселившимися в/на нем эпифитами, вторичные метаболиты, обеспечивающие защиту водоросли от поселения эпибионтов, и биохимические защитные реакции, индуцирующие окислительный стресс в клетках эпифитов (Moss, 1982; Bouarab et al., 2001; Yamamoto et al., 2013; Halat et al., 2015; Wang et al., 2017).

Меньше известно о сосуществовании морских водорослей и бесхлорофильных гетеротрофных диатомей. Показано, что эти диатомовые могут переваривать полисахариды макроводорослей, используя их в качестве источника питательных веществ (Rogerson et al., 1993; Armstrong et al., 2000a). Бесхлорофильные диатомеи часто колонизируют поверхность разлагающихся водорослей, но они могут проникнуть под кутикулу, глубоко внедряясь в ткани макрофита (Rogerson et al., 1993; Armstrong et al., 2000a). Предполагается, что это скорее попытка диатомей избежать конкуренции с бактериями за органическое вещество, чем адаптация к жизни в тесных взаимоотношениях с макроводорослями, поскольку бесхлорофильные диатомеи встречаются преимущественно на поврежденных, разлагающихся водорослях (Armstrong et al., 2000a, 2000b). Помимо макроводорослей, бесхлорофильные диатомовые водоросли обнаружены в мангровых зарослях и на песке (Blackburn et al., 2009a, 2009b).

Взаимоотношения между макроводорослями и эндофитными диатомеями в той или иной степени рассматриваются в небольшом числе работ (Baardseth, Cuesta 1983; Klochkova et al., 2014; Okamoto et al., 2003). Однако, несмотря на попытки выяснить характер этих взаимоотношений, он до сих пор остается неизученным. Сведения о распространении эндофитных диатомей в популяциях и на талломах макроводорослей, как и данные об их сезонной динамике и о морфологических аномалиях хозяина, вызванных поселением в нем эндофита, также многочисленны (Taasen, 1972; Baardseth, Cuesta, 1983; Okamoto et al., 2003; Klochkova et al., 2014).

Взаимоотношения между эндофитными диатомеями и макроводорослями

Чтобы ответить на вопрос о характере взаимоотношений между эндофитными диатомеями и макроводорослями, необходимо рассмотреть следующие вопросы: 1) каков механизм проникновения эндофитных диатомей в таллом макроводоросли; 2) какое влияние оказывают симбионты друг на друга и 3) как структурированы эти взаимодействия.

Способы проникновения эндофитных диатомовых водорослей в ткани макроводорослей. Высказано предположение, что *Pseudogomphonema* sp. проникает в *Neoabbottiella* между коровыми нитями в результате скользящих движений (Klochkova et al., 2014). У *Neoabbottiella* кутикула отсутствует, кора образована параллельными нитями, состоящими из нескольких клеток с утолщенными слизистыми стенками. Благодаря такой структуре, коровый слой является полупроницаемым, что облегчает проникновение клеток диатомовых внутрь таллома хозяина (Klochkova et al., 2014). Кроме того, *Pseudogomphonema* sp. может внедряться в сердцевину *Neoabbottiella* через разрывы коры, остающиеся после выхода карпоспор (Лопатина, Клочкова, 2017). *Pinnunavis endophytica* проникает в *F. vesiculosus* между рыхло расположенными клетками эпидермиса апикальной ямки, заполненной слизистым веществом (Taasen, 1972). Для проникновения в макроводоросли, обладающие толстой кутикулой или покрытые полисахаридной слизью, такие как *L. dissecta* или *C. perestenkoae*, диатомовые водоросли могут использовать другой механизм, связанный со способностью диатомей к гидролизу структурных полисахаридов макроводорослей. Это предположение опирается на результаты исследований, показавших, что проникновение бесхлорофильных диатомей *Nitzschia alba* J.C. Lewin & R.A. Lewin в ткани макроводорослей связано с их способностью выделять внеклеточные ферменты для гидролиза макромолекул полисахаридов (Rogerson et al., 1993). Ферменты разрушают защитный поверхностный полисахаридный слой, позволяя диатомеям проникнуть под кутикулу бурых водорослей *Fucus* spp., *Laminaria digitata* (Hudson) J.V. Lamouroux и красной водоросли *Porphyra umbilicalis* Kützting. Затем диатомовые

мигрируют на глубину нескольких клеток в поврежденные ткани водоросли. Однако они не способны проникать в живые ткани (Armstrong et al., 2000a). Способность к неглубокому внедрению в поверхность хозяина показана и для эпифитных гомфонеомоидных и навикулоидных диатомей, которые демонстрировали тенденцию к скоплению в поврежденных тканях ламинарии: в микротрещинах, микроскладках и под сдвигавшимся поверхностным слоем (Mayombo et al., 2019; 2020).

Полезьа, извлекаемая диатомовыми водоросли от существования в макроводорослях. Внутри тканей макроводоросли-хозяина эндофитные диатомеи должны испытывать недостаток света, необходимого для поддержания положительного баланса первичной продукции. Показано, что стенка слоевища *Coelophilum opuntia* поглощает более 40% света, достигающего поверхности водоросли, лимитируя фотосинтез клеток диатомеи *Gyrosigma coelophilum*, особенно если водоросль-хозяин произрастает на значительной глубине (Okamoto et al., 2003). Сходным образом, в тканях *Neoabbottiella*, распространенной на глубинах свыше 10 м (Перестенко, 1994; Писарева, Ключкова, 2013), *Pseudogomphonema* sp. оказывается практически в полной темноте, не получая достаточно света для поддержания положительного баланса первичной продукции (Klochkova et al., 2014). Предполагается, что диатомеи, ассоциированные с макроводорослями, могут потреблять органическое вещество, которое синтезирует водоросль-хозяин (Okamoto et al., 2003; Klochkova et al., 2014). Известно, что макрофиты выделяют растворенный органический углерод, азот и фосфор из своих тканей в окружающую среду, где эти питательные вещества могут быть утилизированы диатомовыми водорослями. Хотя специальные исследования обмена органическим веществом между диатомеями и макроводорослями отсутствуют, есть свидетельства того, что растение-хозяин может служить источником питательных веществ для эпифитных диатомей, особенно в случае бесхлорофильных диатомей (Lewin, Lewin, 1967) и в олиготрофных местообитаниях (Burkholder, Wetzel, 1990). Частичная гетеротрофия предполагается для эндофитных *G. coelophilum* и *Pseudogomphonema* sp., которые находятся в условиях низкой освещенности внутри тканей морских водорослей (Okamoto et al., 2003; Klochkova et al., 2014).

Следует отметить, что гетеротрофия в той или иной форме распространена среди пеннатных диатомей (Вассер и др., 1989). Однако облигатные гетеротрофы среди диатомей встречаются редко. На сегодняшний день известно менее двенадцати таких видов — это бесхлорофильные диатомовые водоросли из родов *Nitzschia* Hassal, *Hantzschia* Grunow и *Tursiocola* Holmes, Nagasawa & Takano (см. Lewin, Lewin, 1967; Li, Volkani, 1987; Frankovich et al., 2018). Миксотрофия более характерна для диатомей, которые являются фотоавтотрофами в условиях, оптимальных для фотосинтеза, но могут переходить к гетеротрофии, когда уровень освещенности становится слишком низок для обеспечения фотосинтетических процессов (Tuchman et al., 2006). Можно предположить, что эндофитный образ жизни является адаптацией некоторых видов диатомей к обитанию в условиях недостатка света и/или питательных веществ. Внутри макроводоросли-хозяина эндофитные водоросли защищены от хищников (Amsler et al., 2009). Высказывалось мнение, что макроводоросли обеспечивают эндофитным диатомовым укрытие от растительноядных животных (Okamoto et al., 2003), хотя достаточных доказательств для подтверждения этого предположения нет. Предполагается, что основным фактором, способствующим образованию эндофитной ассоциации между водорослями в Антарктике, является высокая плотность мелких растительноядных животных (Amsler et al., 2009). Внутри макроводоросли-хозяина эндофитные водоросли защищены от хищников (Amsler et al., 2009).

Влияние эндофитных диатомей на макрофитов-хозяев. Показано, что обильное развитие *Pseudogomphonema* sp. вызывает у *Neoabbottiella* морфологические изменения: происходит деформация и меняется толщина пластин, за счет недоразвития внутренних тканей в местах скопления диатомовых образуются стяжки (Лопатина, Ключкова, 2017; Klochkova et al., 2014). Кроме того, в гидролизатах образцов инфицированной диатомеями макроводоросли отмечено трехкратное увеличение уровня глюкозы (Lopatina et al., 2017). О других изменениях, гибели, прекращении роста или снижении репродуктивного потенциала макроводорослей, заселенных эндофитными диатомовыми, до сих пор не сообщалось (Hasle, 1968; Okamoto et al., 2003; Klochkova et al., 2014). Не найдены и сообщения

о том, что присутствие эндофитных диатомей может быть выгодным для их хозяев. Майембо с соавторами (Mayombo et al., 2020) предположили, что эпи- и эндофитные диатомовые могут косвенно защищать макроводоросли от потенциально более опасных бактериальных патогенов, но прямых доказательств, подтверждающих это предположение, нет.

Очевидно, что симбиотические отношения между эндофитными диатомовыми водорослями и макрофитами не являются мутуалистическими, поскольку последние не получают выгоды от этих взаимодействий. Среди эндосимбиотических диатомей истинно мутуалистические отношения с хозяином характерны для диатомей в фораминиферах, когда хозяин предоставляет диатомеям азот, фосфор и витамины группы В и использует при этом фотосинтетические метаболиты, выделяемые диатомовыми (Lee, 2006, 2011).

По-видимому, взаимодействие между эндофитными диатомовыми водорослями и морскими макроводорослями не является и паразитизмом — формой экологических взаимоотношений, при которых паразиты всегда значительно меньше хозяев, хотя бы часть своего питания получают от хозяев и наносят им вред (Одум, 1986; Correa, 1994). На сегодняшний день не существует экспериментальных доказательств того, что эндофитные диатомовые водоросли питаются за счет своих хозяев. Все описанные диатомовые, являющиеся истинными эндофитами макроводорослей, имеют хорошо развитые пигментные хлоропласты и богатые кремнеземом створки без признаков структурной редукции (Taasen, 1975; Okamoto et al., 2003; Klochkova et al., 2014). Таким образом, эти диатомовые способны к фотосинтезу, что предполагает их пищевую независимость от хозяина. Однако они, вероятно, могут покрывать, по крайней мере, часть своих метаболических потребностей за счет метаболитов макроводоросли-хозяина, подобно эндосимбиотическим диатомовым в фораминиферах (Lee, 2006, 2011). Ряд эндофитных диатомовых водорослей обнаружен в планктоне, бентосе и эпифитоне вне своего хозяина-макрофита (Рябушко, 2014; Hasle, 1968; Taasen 1972; Witkowski et al., 2000; Ulanova, Snoeijjs, 2006; de Stefano et al., 2008). Однако в свободноживущей культуре большинство эндофитных диатомей не могут в течение длительного времени

поддерживать активный рост, что указывает на зависимость от хозяина (Taasen, 1972; Klochkova et al., 2014). Изолированная из *Neoabbottiella* диатомея *Pseudogomphonema* sp. погибала через 3 недели (Klochkova et al., 2014). Клетки *N. endophytica* в свободноживущей культуре оставались живыми в течение 5 месяцев, однако деления не наблюдалось, в отличие от них, клетки *C. scutellum* активно делились (Taasen, 1972). Хотя обильное развитие эндофитной *Pseudogomphonema* sp., как сообщалось, было потенциально негативным для *Neoabbottiella*, вызывая искривления талломов хозяина, исследователи не определили такие отношения как паразитизм (Klochkova et al., 2014).

Межвидовые взаимодействия между эндофитными диатомовыми водорослями и их хозяевами скорее всего являются комменсализмом. Однако конкретная форма этих взаимодействий остается под вопросом, и до получения результатов экспериментов по выявлению определенных форм метаболизма у эндофитов и влияния диатомей на хозяина можно только предполагать природу этих отношений.

Взаимоотношения между эндофитными диатомовыми водорослями и макроводорослями-хозяевами очень слабые, и специфичность хозяина для эндофита не очевидна. Например, *Pseudogomphonema* sp. была обнаружена в разных видах *Neoabbottiella* (см. Klochkova et al., 2014), а *N. endophytica* может расти в фукусовых водорослях *A. nodosum*, *F. distichus*, *F. serratus* и *F. vesiculosus* (см. Hasle, 1968; Taasen, 1972; Baardseth, Guesta, 1983). Из чего следует, что взаимоотношения между эндофитными диатомовыми водорослями и их хозяевами в некоторой степени стабильны и специфичны, но не абсолютны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Показано, что эндофитизм — необычное свойство диатомей. В то время как отмечается довольно высокое (около 25 видов) разнообразие диатомей, живущих внутри фораминифер, на сегодняшний день известно только 6 видов, живущих внутри тканей морских макроводорослей. Возможно, видовое разнообразие эндофитных диатомей недооценено.

Симбионтные взаимоотношения между эндофитными диатомовыми водорослями и их

хозяевами-макрофитами скорее всего можно рассматривать как комменсализм. Можно предположить, что эндофитный образ жизни является адаптацией некоторых видов диатомей к жизни в условиях недостатка питательных веществ вне хозяина. Кроме того, макрофиты обеспечивают диатомеям-эндофитам укрытие от растительноядных животных.

В наших знаниях о биологии и экологии эндофитных диатомей до сих пор существуют большие пробелы. Неизвестно, как строятся эти взаимодействия, как диатомовые заражают химически защищенные ткани макроводорослей, существует ли специфичность в отношении хозяина у разных видов диатомей, заселяют ли они хозяев повторно в каждом поколении хозяев, сохраняя свою автономность, или вертикально передаются следующему поколению хозяев вместе со спорами хозяина.

Необходимы дальнейшие исследования для уточнения видового разнообразия эндофитных диатомей макроводорослей и получения более полного представления о биологических особенностях взаимоотношений между эндофитными диатомовыми и их хозяевами.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека и животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бегун А.А. Видовой состав Bacillariophyta эпифитона макрофитов в заливе Петра Великого (российское побережье Японского моря) // Альгология. 2013. Т. 23. С. 1–23.

Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. Водоросли: Справочник. Киев: Наукова думка, 1989.

Лопатина Н.А., Клочкова Н.Г. Явление эндофитизма диатомовых водорослей у пластинчатых багрянок прикамчатских вод // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: материалы XVIII междунар. науч. конф., посвящ. 70-летию со дня рождения д-ра биол. н. П.А. Хоментовского. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2017. С. 284–287.

Одум Ю. Экология: в 2-х т. Т. 2. М.: Мир, 1986.

Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб.: Ольга, 1994.

Писарева Н.А., Клочкова Н.Г. Два новых вида водорослей рода *Neoabbottiella* (Rhodophyta: Halymeniales) из морей российского Дальнего Востока // Биол. моря. 2013. Т. 39. № 6. С. 411–421.

Рябушко Л.И. Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) залива Восток Японского моря // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2014. Т. 2. С. 4–17.

Рябушко Л.И., Бондаренко А.В., Широая А.Г. Диатомовые водоросли эпифитона *Bryopsis plumosa* (Hudson) C. Agardh (Chlorophyta, Bryopsidales) из Чёрного и Эгейского морей // Альгология. 2019. Т. 29. С. 446–462.

Amsler C.D., Amsler M.O., McClintock J.B., Baker B.J. Filamentous algal endophytes in macrophytic Antarctic algae: prevalence in hosts and palatability to meso-herbivores // Phycologia. 2009. V. 48. P. 324–334. <https://doi.org/10.2216/08-79.1>

Apelt G. Die Symbiose zwischen dem acoelen Turbellar *Convoluta convoluta* und Diatomeen der Gattung *Licmophora* // Mar. Biol. 1969. V. 3. P. 165–187. <https://doi.org/10.1007/BF00353437>

Armstrong E., Rogerson A., Leftley J.W. Utilisation of seaweed carbon by three surface associated heterotrophic protists, *Stereomyxa ramosa*, *Nitzschia alba* and *Labyrinthula* sp. // Aquat. Microb. Ecol. 2000a. V. 21. P. 49–57. <https://doi.org/10.3354/ame021049>

Armstrong E., Rogerson A., Leftley J.W. The abundance of heterotrophic protists associated with intertidal seaweeds // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2000b. V. 50. P. 415–424. <https://doi.org/10.1006/ecss.1999.0577>

Baardseth E. Localization and structure of alginate gels // Proc. Fifth Int. Seaweed Symp. (Halifax, August 25–28, 1966). P. 19–28. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-011841-3.50008-2>

Baardseth E., Cuesta M.A. Relationship between the diatom *Navicula endophytica* Hasle and the brown alga *Fucus vesiculosus* L., a statistical study // Sarsia. 1983. V. 68. P. 165–169. <https://doi.org/10.1080/00364827.1983.1042056>

Baardseth E., Taasen J.P. *Navicula dumontiae* sp. nov., an endophytic diatom inhabiting the mucilage of

- Dumontia incrassata* (Rhodophyceae) // Norw. J. Bot. 1973. V. 20. P. 79–87.
- Bavestrello G., Arillo A., Calcinai B. et al. Parasitic diatoms inside Antarctic sponges // Biol. Bull. 2000. V. 198. P. 29–33. <https://doi.org/10.2307/1542801>
- Blackburn M.V., Hannah F., Rogerson A. First account of apochlorotic diatoms from intertidal sand of a south Florida beach // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2009a. V. 84. P. 519–526. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.07.012>
- Blackburn M.V., Hannah F., Rogerson A. First account of apochlorotic diatoms from mangrove waters in Florida // J. Eukaryotic Microbiol. 2009b. V. 56. P. 194–200. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2008.00388.x>
- Booth W.E. *Navicula climacospheniae* sp. nov., an endophytic diatom inhabiting the stalk of *Climacosphenia moniligera* Ehrenberg // Nova Hedwigia. 1986. V. 42. P. 295–300.
- Bouarab K., Potin P., Weinberger F. et al. The *Chondrus crispus*–*Acrochaete operculata* host-pathogen association, a novel model in glycobiology and applied phycopathology // J. Appl. Phycol. 2001. V. 13. P. 185–193. <https://doi.org/10.1023/A:1011164031386>
- Burkholder J.M., Wetzel R.G.. Microbial colonization of natural and artificial macrophytes in a phosphorus-limited, hardwater lake // J. Phycol. 1989. V. 25. P. 55–65. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1989.00055.x>.
- Burkholder J.M., Wetzel R.G. Epiphytic alkaline phosphatase on natural and artificial plants in an oligotrophic lake: re-evaluation of the role of macrophytes as a phosphorus source for epiphytes // Limnol. Oceanogr. 1990. V. 35. P. 736–747. <https://doi.org/10.4319/lo.1990.35.3.0736>
- Correa J.A. Infections by pigmented algal endophytes: misuse of concepts and terminology // Rev. Chil. Hist. Nat. 1994. V. 67. P. 5–8.
- Costa M.M.S., Pereira S.M.B., Silva-Cunha M.G.G. et al. Community structure of epiphytic diatoms on seaweeds in Northeastern Brazil // Bot. Mar. 2016. V. 59. P. 231–240. <https://doi.org/10.1515/bot-2015-0014>
- Cox G., Larkum A.W.D. A diatom apparently living in symbiosis with a sponge // Bull. Mar. Sci. 1983. V. 33. P. 943–945.
- de Stefano M., Romero O.E., Totti C. A comparative study of *Cocconeis scutellum* Ehrenberg and its varieties (Bacillariophyta) // Bot. Mar. 2008. V. 51. P. 506–536. <https://doi.org/10.1515/BOT.2008.058>
- Frankovich T.A., Ashworth M.P., Sullivan M.J. et al. Epizoic and apochlorotic *Tursiocola* species (Bacillariophyta) from the skin of Florida Manatees (*Trichechus manatus latirostris*) // Protist. 2018. V. 169. P. 539–568. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2018.04.002>
- Halat L., Galway M.E., Gitto S., Garbary D.J. Epidermal shedding in *Ascopyllum nodosum* (Phaeophyceae): seasonality, productivity and relationship to harvesting // Phycologia. 2015. V. 54. P. 599–608. <https://doi.org/10.2216/15-32.1>
- Hasle G.R. *Navicula endophytica* sp. nov., a pennate diatom with an unusual mode of existence // Br. Phycol. Bull. V. 1968. V. 3. № 3. P. 475–480. <https://doi.org/10.1080/00071616800650071>
- Klochkova T.A., Pisareva N.A., Park J.S. et al. An endophytic diatom, *Pseudogomphonema* sp. (Naviculaceae, Bacillariophyceae), lives inside the red alga *Neobabbottella* (Halymeniaceae, Rhodophyta) // Phycologia. 2014. V. 53. P. 205–214. <https://doi.org/10.2216/13-229.1>
- Kocielek P.J., Hamsher S.E. Diatoms: by, with and as endosymbionts // Algal and cyanobacteria symbioses. World Scientific. 2017. P. 371–397. https://doi.org/10.1142/9781786340580_0012
- Lee J.J. Algal symbiosis in larger Foraminifera // Symbiosis. 2006. V. 42. P. 63–75. <https://doi.org/10.1017/S2475262200002355>
- Lee J.J. Diatoms as endosymbionts // The diatom world: Cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology. Dordrecht: Springer, 2011. V. 19. P. 439–464.
- Letáková M., Fránková M., Pouličková A. Ecology and applications of freshwater epiphytic diatoms – review // Cryptogamie Algol. 2018. V. 39. P. 3–22. <https://doi.org/10.7872/crya/v39.iss1.2018.3>
- Lewin J., Lewin R.A. Culture and nutrition of some apochlorotic diatoms of the genus *Nitzschia* // J. Gen. Microbiol. 1967. V. 46. P. 361–367. <https://doi.org/10.1099/00221287-46-3-361>
- Li C.W., Volcani B.E. Four new apochlorotic diatoms // Br. Phycol. J. 1987. V. 22. P. 375–382. <https://doi.org/10.1080/00071618700650441>
- Lopatina N.A., Klochkova N.G., Usov A.I. Polysaccharides of algae 69. Monosaccharide composition of polysaccharides of several Pacific red algae studied by reductive hydrolysis of biomass // Russ. Chem. Bull. 2017. V. 66. P. 915–921. <https://doi.org/10.1007/s11172-017-1829-1>
- Mayombo N.A.S., Majewska R., Smit A.J. Diatoms associated with two South African kelp species: *Ecklonia maxima* and *Laminaria pallida* // Afr. J. Mar. Sci. 2019. V. 41. P. 221–229. <https://doi.org/10.2989/1814232X.2019.1592778>
- Mayombo N.A.S., Majewska R., Smit A.J. An assessment of the influence of host species, age, and thallus part on kelp-associated diatoms // Diversity. 2020. V. 12. Art. ID 385. <https://doi.org/10.3390/d12100385>
- Moeller R.E., Burkholder J.M., Wetzel R.G. Significance of sedimentary phosphorus to a rooted submersed macrophyte (*Najas flexilis*) and its algal epiphytes // Aquat. Bot. 1988. V. 32. P. 261–281. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(88\)90120-9](https://doi.org/10.1016/0304-3770(88)90120-9)

- Moss B.L. The control of epiphytes by *Halidrys siliquosa* (L.) Lyngb. (Phaeophyta, Cystoseiraceae) // *Phycologia*. 1982. V. 21. P. 185–188.
<https://doi.org/10.2216/i0031-8884-21-2-185.1>
- Neill K., Heesch S., Nelson W. Diseases, pathogens and parasites of *Undaria pinnatifida*. MAF Information Bureau. Wellington, New Zealand, 2008.
- Okamoto N., Nagumo T., Tanaka J., Inouye I. An endophytic diatom *Gyrosigma coelophilum* sp. nov. (Naviculales, Bacillariophyceae) lives inside the red alga *Coelarthrum opuntia* (Rhodymeniales, Rhodophyceae) // *Phycologia*. 2003. V. 42. P. 498–505.
<https://doi.org/10.2216/i0031-8884-42-5-498.1>
- Potin P. Intimate associations between epiphytes, endophytes, and parasites of seaweeds // *Seaweed biology: Ecological studies*. V. 219. Berlin; Heidelberg: Springer, 2012. P. 203–234.
- Rogerson A., Hannah F.J., Wilson P.C. *Nitzschia albicostalis*: an apochloritic diatom worthy of ecological consideration // *Cah. Biol. Mar.* 1993. V. 34. P. 513–522.
- Ruesink J.L. Diatom epiphytes on *Odonthalia floccosa*: the importance of extent and timing // *J. Phycol.* 1998. V. 34. P. 29–38.
<https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1998.340029.x>
- Stancheva R., Lowe R., Lowe R. Diatom symbioses with other photoautotroph // *Diatoms: fundamentals and applications*. Scrivener Publishing, 2019. P. 225–244.
<https://doi.org/10.1002/9781119370741.ch10>
- Stonik I.V., Skriptsova A.V. *Pseudogomphonema lukinicum* sp. nov. (Bacillariophyceae), a new endophytic diatom found inside multicellular red algae from the North-west Pacific // *Bot. Mar.* 2024. V. 67. P. 375–383.
<https://doi.org/10.1515/bot-2024-0029>
- Taasen J.P. Observations on *Navicula endophytica* Hasle (Bacillariophyceae) // *Sarsia*. 1972. V. 51. P. 67–82.
<https://doi.org/10.1080/00364827.1972.10411224>
- Taasen J.P. *Navicula fucicola* sp. nov., a diatom living in the apical slit of *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyceae) // *Sarsia*. 1975. V. 59. P. 1–6.
<https://doi.org/10.1080/00364827.1975.10411282>
- Tiffany M.A. Epizoic and epiphytic diatoms. The diatom world: Cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology. V. 19. Dordrecht: Springer, 2011. P. 196–209.
- Totti C., Poulin M., Romagnoli T. et al. Epiphytic diatom communities on intertidal seaweeds from Iceland // *Polar Biol.* 2009. V. 32. P. 1681–1691.
<https://doi.org/10.1007/s00300-009-0668-4>
- Tuchman N.C., Schollett M.A., Rier S.T., Geddes P. Differential heterotrophic utilization of organic compounds by diatoms and bacteria under light and dark conditions // *Hydrobiologia*. 2006. V. 561. P. 167–177.
<https://doi.org/10.1007/s10750-005-1612-4>
- Ulanova A., Snoeijis P. *Lunella garyae* sp. nov. – a new polyhalobous diatom from the English Channel coast // *Diatom Res.* 2006. V. 21. P. 415–426.
<https://doi.org/10.1080/0269249X.2006.9705679>
- Wang S., Wang G., Weinberger F. et al. Anti-epiphyte defences in the red seaweed *Gracilaria vermiculophylla*: non-native algae are better defended than their native conspecifics // *J. Ecol.* 2017. V. 105. P. 445–457.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12694>
- Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Diatom flora of marine coasts I. Iconographia Diatomologica. V. 7. Königstein: Koeltz Sci, 2000.
- Yamamoto K., Endo H., Yoshikawa S. et al. Various defense ability of four sargassacean algae against the red algal epiphyte *Neosiphonia harveyi* in Wakasa Bay, Japan // *Aquat. Bot.* 2013. V. 105. P. 11–17.
<https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.10.008>

Diatoms as Endophytes of Marine Macroalgae: Diversity and Relationships with Basiphyte

A. V. Skriptsova^a, I. V. Stonik^a

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

In this review, all known information on endophytic diatom species and their macrophytic hosts is summarized and a history of studies of endophytic diatoms is provided. The mechanism by which endophytic diatoms penetrate into the thallus of macroalgae and the effect that the symbionts have on each other are discussed. The possible patterns of relationships between endophytic diatoms and basiphytes are analyzed based on literature data.

Keywords: endophytes, basiphytes, marine macroalgae, diatoms, symbiosis

УДК 581.526.323(262.5)

МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК МАКРОФИТОБЕНТОСА ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ РЕКРЕАЦИОННОГО КОМПЛЕКСА (СЕВАСТОПОЛЬ, ЧЕРНОЕ МОРЕ)

© 2024 г. С. А. Ковардаков¹, * (ORCID: 0000-0002-1133-671X),
Н. Ю. Родионова¹ (ORCID: 0000-0002-3504-245X)

¹Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского (ИнБЮМ) РАН,

Севастополь 299011, Россия

*e-mail: skovardakov@mail.ru

Поступила в редакцию 11.08.2023 г.

После доработки 23.05.2024 г.

Принята к публикации 05.06.2024 г.

При помощи однофакторного дисперсионного и факторного анализов с применением метода главных компонент проведено сравнение межгодовой динамики (1985, 2004 и 2015 гг.) девяти структурно-функциональных характеристик макрофитобентоса с учетом глубины произрастания макрофитов и концентраций минеральных форм азота и фосфора в прибрежной акватории парка Победы (развивающаяся рекреационная зона г. Севастополь, включающая городской пляж). Установлены межгодовые статистически значимые различия для большинства анализируемых переменных. Показано, что при увеличении биогенной нагрузки на акваторию происходит перестройка структуры макрофитобентоса. Многолетние доминирующие виды вытесняются физиологически активными и быстро растущими эфемерными видами с развитой поверхностью; на фоне увеличения массы эпифитов и сопутствующих видов снижается биомасса доминантных видов. При уменьшении биогенной нагрузки донный фитοценоз начинает восстанавливаться.

Ключевые слова: Черное море, макрофитобентос, фитοценоз, рекреация, биогенная нагрузка, дисперсионный анализ, главные компоненты

DOI: 10.31857/S0134347524050029

На протяжении последних 50-ти лет морская эвтрофикация стала главной угрозой для прибрежных экосистем во всем мире (Smith et al., 2006; State of the environment ..., 2008; Malone, Newton, 2020). Повышение уровня питательных веществ способствует трансформации морских экосистем, ухудшая качество среды, снижая видовое разнообразие и изменяя структуру и функционирование сообществ (Березенко, 2016; Панкеева, Миронова, 2019; Rabalais et al., 2009).

Весомой составляющей общего эвтрофирования прибрежных акваторий Черного моря является возрастающая рекреационная нагрузка, которая оказывает существенное отрицательное воздействие на прибрежные экосистемы, снижая рекреационную привлекательность

побережья (Григорьева, Чекмарева, 2013; Непомнящий, Макеева, 2020; Schulz, 1981).

Главную роль в формировании первичной продукции прибрежных морских экосистем и в процессах их самоочищения играет макрофитобентос. От его состояния зависит качество среды и функционирование гидробионтов, обитающих в прибрежье. Изучение закономерностей формирования донных фитοценозов остается весьма актуальным в условиях комплексного освоения береговой зоны и увеличения антропогенной нагрузки на морские прибрежные экосистемы (Вержевская, Миньковская, 2020; Дьяков и др., 2020).

Макрофитобентос российского сектора Черного моря достаточно хорошо изучен. В рамках

данной статьи сошлемся лишь на наиболее важные современные публикации, посвященные, в основном, динамике биоразнообразия (Афанасьев, 2010; Громов, 2012; Папунов, 2012; Теюбова, 2012; Никитина, Лисовская, 2013; Березенко, 2016; Степаньян, 2018; Миронова, Панкеева, 2021; Садогурський и др., 2021; Milchakova, 2011). Не так много работ, в которых обсуждаются закономерности формирования донных сообществ в разных экологических условиях. Это связано со сложностью анализа и интерпретации данных из-за большого количества факторов и измеряемых признаков. В ряде случаев для этого подходят многомерные статистические методы, называемые также методами ординации (Новаковский, 2008). При наличии большого количества переменных они позволяют на основе анализа различных биотических и абиотических факторов выявить структурные и функциональные закономерности межвидовых связей в биоценозах во взаимодействии с факторами среды (Хайлов, Парчевский, 1983; Афанасьев, Абдуллин, 2014; Афанасьев и др., 2017; Lee et al., 2022).

В прибрежной рекреационной акватории парка Победы г. Севастополь нет выпусков хозяйственно-бытовых стоков, основная биогенная нагрузка возникает в летнее время в результате жизнедеятельности рекреантов. По итогам тридцатилетнего (1985–2015 гг.) мониторинга накоплены данные о динамике макрофитобентоса и изменении гидрохимических показателей азота и фосфора на этом участке. Анализ этих данных методами многомерной статистики позволяет перейти к выявлению закономерностей формирования донной растительности с учетом изменяющихся условий.

Цель работы – оценить межгодовую динамику основных структурно-функциональных параметров макрофитобентоса в прибрежной акватории парка Победы г. Севастополь с учетом биогенной нагрузки и распределения макрофитобентоса по глубине. Применив дисперсионный и факторный анализы, выделить из всей совокупности независимых переменных минимальное число переменных, наилучшим образом описывающих структурные и функциональные перестройки донной растительности; найти новые (или уточнить уже имеющиеся) интерпретации формирования параметров



Рис. 1. Карта-схема с участком отбора проб и расположением станций.

макрофитобентоса в условиях усиления рекреационной нагрузки на акваторию.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы материалы гидроботанических съемок, проводившихся в июле 1985, 2004 и 2015 гг. в прибрежной морской акватории г. Севастополь (район парка Победы) (рис. 1). Здесь на участке протяженностью около 1 км расположен городской пляж с гидротехническими сооружениями, предохраняющими берег от размыва.

Пробы брали на семи стандартных гидроботанических разрезах на глубинах 0,5, 2 и 4 м по общепринятой методике (Калугина-Гутник, 1969). Всего было собрано и проанализировано 244 пробы. Водоросли разделили на три группы: вид-эпифит цистозира *Ericaria crinita* (Duby) Molinari & Guiry, 2020 (Phaeophyta), эпифиты цистозиры и группа сопутствующих видов. Для каждой группы определяли общую массу макрофитов и вычисляли вклад в биомассу фитоценоза по глубине. Коэффициент эпифитирования цистозиры ($K_э$) рассчитывали как отношение массы эпифитов к массе цистозиры (Ковардаков, Фирсов, 2007).

Среднюю удельную поверхность фитоценоза (S/W)_ф на разных глубинах рассчитывали по алгоритму (Хайлов и др., 2004). Величину удельной поверхности водорослей разных видов брали из литературных источников (Миничева и др., 2003; Беленикина, 2005).

Анализ проб воды на содержание минерального фосфора (PO_4^{3-}) и суммарного минерального азота ($NO_2^- + NO_3^- + NH_4^+$) проводили

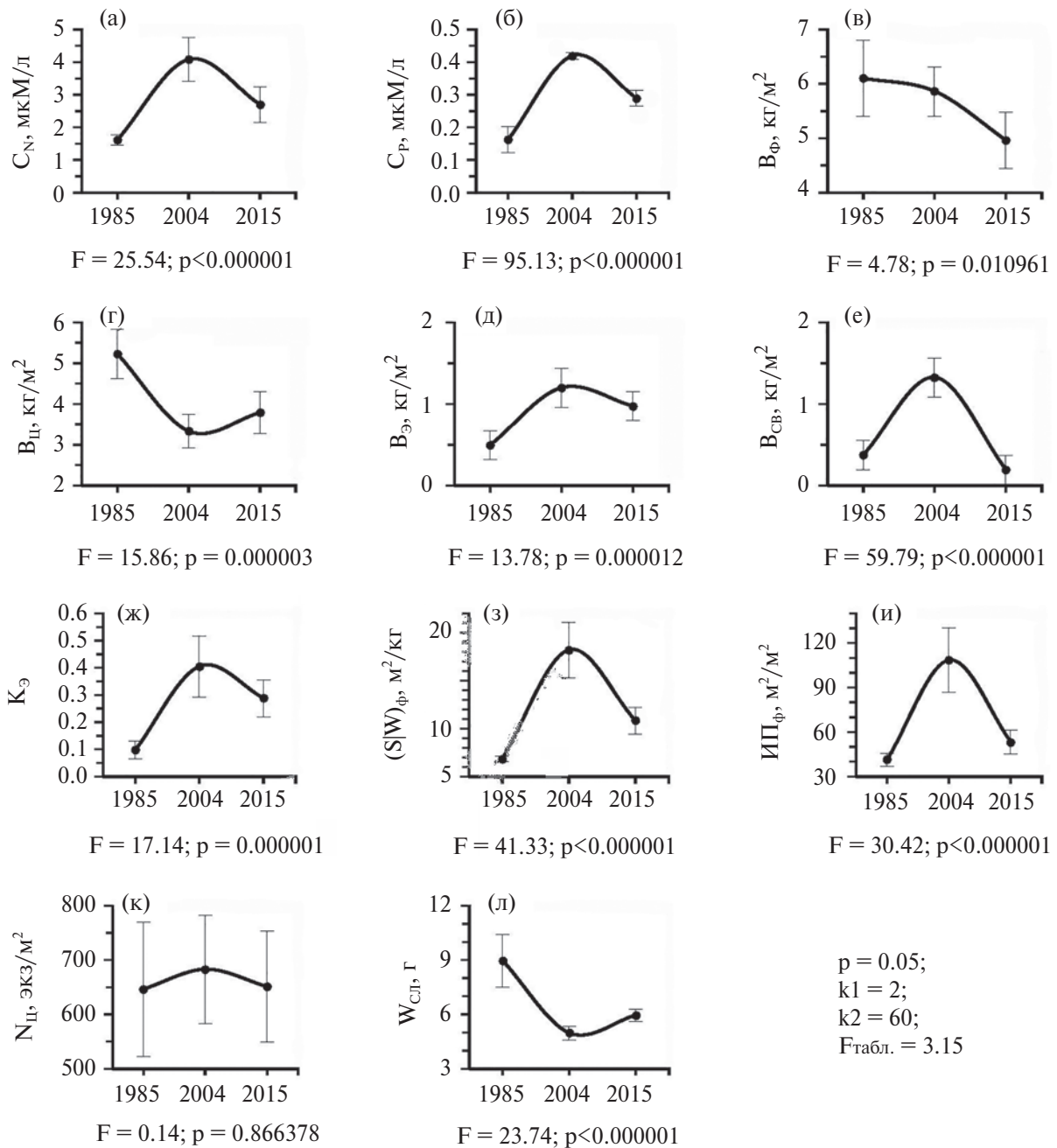


Рис. 2. Межгодовые изменения анализируемых признаков макрофитобентоса и характеристик среды из прибрежной акватории парка Победы г. Севастополь: а – концентрация минерального азота в воде (C_N), б – концентрация минерального фосфора в воде (C_P), в – биомасса фитопланктона ($B_Ф$), г – биомасса цистозир ($B_Ц$), д – биомасса эпифитов ($B_Э$), е – биомасса сопутствующих видов ($B_СВ$), ж – коэффициент эпифитирования цистозир ($K_Э$), з – удельная поверхность фитопланктона ($(S/W)_Ф$), и – индекс поверхности фитопланктона ($ИП_Ф$), к – плотность популяции цистозир ($N_Ц$), л – средняя индивидуальная масса слоевища цистозир ($W_СЛ$). Вертикальная ось – значения анализируемых признаков, горизонтальная – годы проведения исследований. Приведены средние значения признаков $\pm$ доверительный интервал = 0.95; F – критерий Фишера, p – уровень значимости, k1 и k2 – число степеней свободы соответственно межгрупповой и внутригрупповой дисперсий.

по стандартным гидрохимическим методикам (Руководство ..., 2003). Содержание растворенного неорганического фосфора (PO_4^{3-}) определяли колориметрически, используя модифицированный метод Морфи и Райли, основанный

на колориметрировании молибденовой гетерополисини. Для ускорения реакции применяли калий сурьмяновиннокислый, в качестве восстановителя использовали аскорбиновую кислоту. Максимум оптической плотности

Таблица 1. Характеристики макрофитобентоса и среды прибрежной акватории парка Победы г. Севастополь, использованные для анализа

Глубина, м	C _N	C _P	B _Ф	B _Ц	B _Э	B _{СВ}	N _Ц , ЭКЗ/м ²	W _{СЛ} , Г	K _Э	(S/W) _Ф , м ² /кг	ИП _Ф
	мкМ/л		кг/м ²								
1985 г.											
0.5	1.78	0.32	5.61	4.30	0.81	0.50	284	15.13	0.19	8.63	48.37
0.5	1.69	0.14	6.99	6.44	0.39	0.16	900	7.15	0.06	6.75	47.18
0.5	1.69	0.12	5.09	4.88	0.14	0.07	612	7.97	0.03	6.38	32.43
0.5	1.93	0.27	5.36	4.88	0.24	0.24	672	7.27	0.05	6.69	35.87
0.5	0.87	0.09	4.02	3.60	0.25	0.17	584	6.17	0.07	7.48	30.05
0.5	1.78	0.09	10.97	8.45	1.79	0.72	1140	7.41	0.21	6.37	69.85
0.5	1.64	0.11	6.80	6.56	0.12	0.11	1400	4.69	0.02	6.11	41.50
2.0	1.78	0.32	4.79	3.99	0.42	0.38	400	9.98	0.11	7.18	34.36
2.0	1.69	0.14	7.23	6.11	0.62	0.50	536	11.41	0.10	7.05	50.98
2.0	1.69	0.12	7.02	6.23	0.38	0.41	464	13.43	0.06	6.33	44.49
2.0	1.93	0.27	5.36	4.88	0.35	0.13	672	7.27	0.07	7.02	37.63
2.0	0.87	0.09	6.17	5.59	0.32	0.25	388	14.42	0.06	6.96	42.91
2.0	1.78	0.09	5.99	3.76	1.15	1.08	888	4.23	0.31	6.79	40.65
2.0	1.64	0.11	6.67	5.85	0.49	0.33	852	6.86	0.08	6.68	44.56
4.0	1.78	0.32	7.06	5.60	0.78	0.68	596	9.39	0.14	7.25	51.16
4.0	1.69	0.14	6.93	6.80	0.07	0.07	452	15.05	0.01	6.08	42.18
4.0	1.69	0.12	4.93	3.80	0.41	0.72	516	7.37	0.11	6.23	30.71
4.0	1.93	0.27	4.33	3.74	0.32	0.27	508	7.37	0.09	6.73	29.16
4.0	0.87	0.09	3.99	3.17	0.48	0.34	324	9.80	0.15	7.75	30.95
4.0	1.78	0.09	7.27	6.10	0.60	0.57	784	7.78	0.10	6.93	50.39
4.0	1.64	0.11	5.74	5.11	0.38	0.25	608	8.40	0.07	6.74	38.68
2004 г.											
0.5	4.91	0.45	5.63	3.31	1.04	1.28	586	5.65	0.31	17.47	98.35
0.5	4.34	0.44	5.72	3.13	1.08	1.51	524	5.97	0.34	22.58	129.14
0.5	4.00	0.43	4.92	3.70	0.53	0.70	778	4.75	0.14	14.72	72.48
0.5	7.09	0.44	3.88	2.48	0.70	0.70	456	5.44	0.28	7.86	30.48
0.5	2.87	0.40	7.55	4.80	1.26	1.49	942	5.10	0.26	19.45	146.78
0.5	2.80	0.39	5.91	4.02	0.78	1.11	876	4.59	0.19	18.47	109.14
0.5	2.64	0.40	5.96	5.21	0.37	0.38	1348	3.87	0.07	7.58	45.15
2.0	4.91	0.45	6.60	2.48	2.00	2.12	534	4.65	0.80	29.51	194.71
2.0	4.34	0.44	6.76	2.37	2.08	2.31	532	4.45	0.88	29.02	196.05
2.0	4.00	0.43	5.18	2.47	1.38	1.33	590	4.18	0.56	23.99	124.16
2.0	7.09	0.44	5.71	3.51	0.89	1.31	506	6.94	0.25	21.55	123.04
2.0	2.87	0.40	5.09	2.75	1.10	1.23	502	5.49	0.40	20.87	106.28
2.0	2.80	0.39	6.60	3.99	1.28	1.33	918	4.35	0.32	18.20	120.05
2.0	2.64	0.40	7.11	5.13	0.90	1.08	896	5.72	0.18	9.85	70.03
4.0	4.91	0.45	4.57	2.22	1.16	1.18	504	4.40	0.52	24.40	111.47
4.0	4.34	0.44	8.03	2.71	2.64	2.67	596	4.55	0.97	25.69	206.16
4.0	4.00	0.43	4.98	2.24	1.58	1.16	604	3.72	0.70	12.10	60.29
4.0	7.09	0.44	5.50	3.31	1.04	1.15	520	6.36	0.32	13.23	72.76
4.0	2.87	0.40	5.50	3.01	1.15	1.35	592	5.08	0.38	17.93	98.70
4.0	2.80	0.39	6.36	3.52	1.40	1.44	840	4.19	0.40	12.15	77.25
4.0	2.64	0.40	5.70	3.76	0.88	1.06	704	5.34	0.23	15.96	90.99

Таблица 1. Окончание

2015 г.											
0.5	3.93	0.38	3.49	2.26	1.14	0.09	371	6.08	0.51	19.77	68.97
0.5	3.41	0.29	4.28	2.93	1.21	0.15	437	6.70	0.41	11.86	50.78
0.5	3.43	0.28	5.88	4.77	0.91	0.21	646	7.38	0.19	9.66	56.83
0.5	3.91	0.36	2.34	1.73	0.50	0.10	258	6.72	0.29	9.25	21.61
0.5	1.27	0.25	3.45	2.36	1.07	0.02	368	6.42	0.45	11.28	38.94
0.5	0.97	0.24	6.84	5.53	1.22	0.09	894	6.18	0.22	8.83	60.37
0.5	2.03	0.25	6.15	5.54	0.40	0.22	1186	4.67	0.07	6.85	42.16
2.0	3.93	0.38	4.27	3.02	1.17	0.08	534	5.66	0.39	11.31	48.31
2.0	3.41	0.29	4.68	3.07	1.57	0.03	524	5.87	0.51	11.42	53.42
2.0	3.43	0.28	5.35	3.91	1.22	0.22	682	5.73	0.31	10.86	58.06
2.0	3.91	0.36	4.52	3.65	0.76	0.10	616	5.93	0.21	9.85	44.52
2.0	1.27	0.25	4.03	2.98	0.99	0.06	440	6.77	0.33	10.48	42.24
2.0	0.97	0.24	6.04	5.05	0.89	0.10	882	5.72	0.18	8.81	53.22
2.0	2.03	0.25	5.45	4.04	0.75	0.65	676	5.98	0.19	14.90	81.13
4.0	3.93	0.38	5.43	3.89	1.33	0.21	843	4.62	0.34	11.74	63.69
4.0	3.41	0.29	4.83	2.99	1.77	0.08	552	5.42	0.59	11.23	54.30
4.0	3.43	0.28	5.18	3.82	1.18	0.19	820	4.66	0.31	10.37	53.72
4.0	3.91	0.36	4.48	3.84	0.52	0.12	716	5.36	0.13	9.11	40.77
4.0	1.27	0.25	4.70	3.77	0.81	0.12	568	6.64	0.21	8.64	40.63
4.0	0.97	0.24	6.21	5.81	0.11	0.29	932	6.23	0.02	6.07	37.71
4.0	2.03	0.25	6.72	4.76	0.98	0.98	736	6.47	0.21	16.04	107.77

Примечание. C_N — концентрация минерального азота; C_P — концентрация минерального фосфора; B_F — биомасса фитопланктона; $B_{Ц}$ — биомасса цистозир; $B_Э$ — биомасса эпифитов; $B_{СВ}$ — биомасса сопутствующих видов; $N_{Ц}$ — плотность популяции цистозир; $W_{СЛ}$ — средняя индивидуальная масса слоевища цистозир; $K_Э$ — коэффициент эпифитирования цистозир; $(S/W)_F$ — удельная поверхность фитопланктона; $ИП_F$ — индекс поверхности фитопланктона; $n = 63$.

образовавшегося соединения наблюдали при длине волны 885 нм. Определение нитритного азота (NO_2^-) проводили по методу, основанному на образовании азокраски при взаимодействии нитрита с сульфаниламидом и α -нафтилэтилендиамином солянокислым. Оптическую плотность измеряли при длине волны 543 нм. Нитраты (NO_3^-) определяли колориметрически после их восстановления на кадмиевых колонках до нитритного азота. Определение массовой концентрации аммонийной формы азота основано на образовании индофенолового синего при взаимодействии аммиака в щелочной среде с гипохлоритом и фенолом и фотометрическом измерении оптической плотности ярко-голубого соединения с максимумом в спектре поглощения при длине волны 630 нм.

Статистическую обработку проводили в прикладном пакете Statistica 12 при помощи однофакторного дисперсионного и факторного анализов с применением метода главных

компонент. В дисперсионном анализе глубину отбора проб не анализировали, т.к. в разные годы пробы отбирались по одной сетке станций. Уравнения, описывающие связь значений переменных со значениями главных компонент, рассчитывали в программе CurveExpert 1.3. Критерии выборочной адекватности Кайзера–Мейера–Олкина (Cureton, D’Agostino, 1993) и сферичности Бартлетта (Лемешко, Миркин, 2004) для обоснования правомочности применения к данным факторного анализа устанавливали при помощи программы статистической обработки информации PAST 4.12b.

Для дисперсионного и факторного анализов использовали средние значения параметров макрофитобентоса и среды (табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Дисперсионный однофакторный анализ, проведенный для оценки значений переменных в 1985, 2004 и 2015 гг., показал статистически

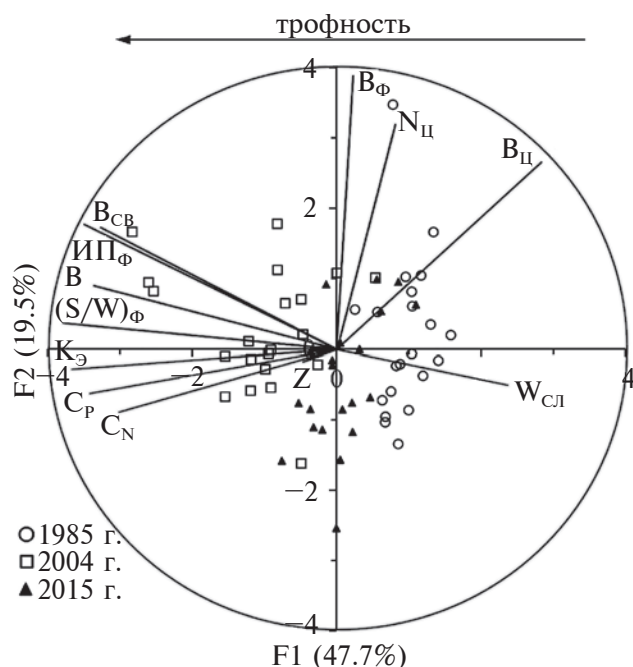


Рис. 3. Проекция 12 переменных и 63 наблюдений по годам на факторную плоскость F1–F2.

значимые ($p \leq 0.05$) межгодовые различия по всем переменным, за исключением плотности популяции цистозеры $N_{Ц}$ (рис. 2к).

Большинство трендов межгодового изменения биотических и абиотических признаков описываются одновершинными кривыми с максимумом в 2004 г. (рис. 2а, 2б, 2д–2и). Для биомассы цистозеры ($B_{Ц}$) и средней индивидуальной массы ее слоевища ($W_{СЛ}$) в 2004 г. отмечен минимум (рис. 2г, 2л). За это же время биомасса фитопланктона ($B_{Ф}$) монотонно снизилась с 6 до 5 кг/м² (рис. 2в).

Рассчитанные нами критерии выборочной адекватности Кайзера–Мейера–Олкина ($MSA = 0.63$) (Cureton, D'Agostino, 1993) и критерий многомерной нормальности для распределения переменных Бартлета (Лемешко, Миркин, 2004) ($\chi^2 = 1410.9$, определитель матрицы $|R| = 1.9 \cdot 10^{-11}$ при 66 степенях свободы и $p < 0.000001$) подтвердили правомерность применения факторного анализа к анализируемому набору переменных.

Применение метода главных компонент позволило выделить 11 главных компонент. Согласно критерию Кайзера, первые 3 из них (F1, F2 и F3) являются значимыми, так как имеют собственные значения выше 1 и объясняют соответственно 47.7, 19.5 и 11.2% дисперсий всех

изучаемых признаков. Остальные, на долю которых приходится 21.6% общей дисперсии, не были включены в анализ. Для переменных и значений наблюдений приведены проекции на факторную плоскость, образованную осями первой и второй главных компонент (F1 и F2) без вращения матрицы (рис. 3).

Анализ полученных данных показал, что первая главная компонента F1 существенно связана с биогенной нагрузкой на акваторию и основными характеристиками макрофитобентоса. Выявленные межгодовые различия наблюдений определяются увеличением биомассы цистозеры ($B_{Ц}$) и средней индивидуальной массы ее слоевища ($W_{СЛ}$), снижением концентраций минерального азота (C_N) и фосфора (C_P), биомассы эпифитов ($B_Э$) и сопутствующих видов ($B_{СВ}$), а также уменьшением коэффициента эпифитирования цистозеры ($K_Э$), удельной поверхности фитопланктона ($S/W_Ф$) и индекса его поверхности ($ИП_Ф$). По шкале F2 межгодовые различия наблюдений определяются увеличением биомассы фитопланктона ($B_Ф$) и $B_{Ц}$, а также плотности популяции цистозеры ($N_{Ц}$) (рис. 3).

Анализ межгодовых изменений значимых параметров по шкале F1 (рис. 4) показал, что из девяти переменных положительно с F1 коррелируют $B_{Ц}$ и $W_{СЛ}$ (рис. 4в, 4е), связь остальных переменных с первой главной компонентой отрицательная.

Вторая главная компонента F2 значимо и положительно связана с $B_Ф$, $N_{Ц}$ и $B_{Ц}$ (рис. 5), а третья положительно коррелирует с $N_{Ц}$ и отрицательно – с $W_{СЛ}$ и с глубиной обитания макрофитов (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

В годы проведения съемок максимальные значения C_N и C_P отмечены в 2004 г., минимальные – в 1985 г. (рис. 2а, 2б). Большинство переменных, характеризующих макрофитобентос, изменялось пропорционально изменениям концентраций азота и фосфора (рис. 2д–2и), но изменения $B_{Ц}$ и $W_{СЛ}$ носили обратный характер (рис. 2г и 2л). Это говорит о существенном влиянии биогенной нагрузки на структурные и функциональные характеристики макрофитобентоса, его высокой адаптивной лабильности

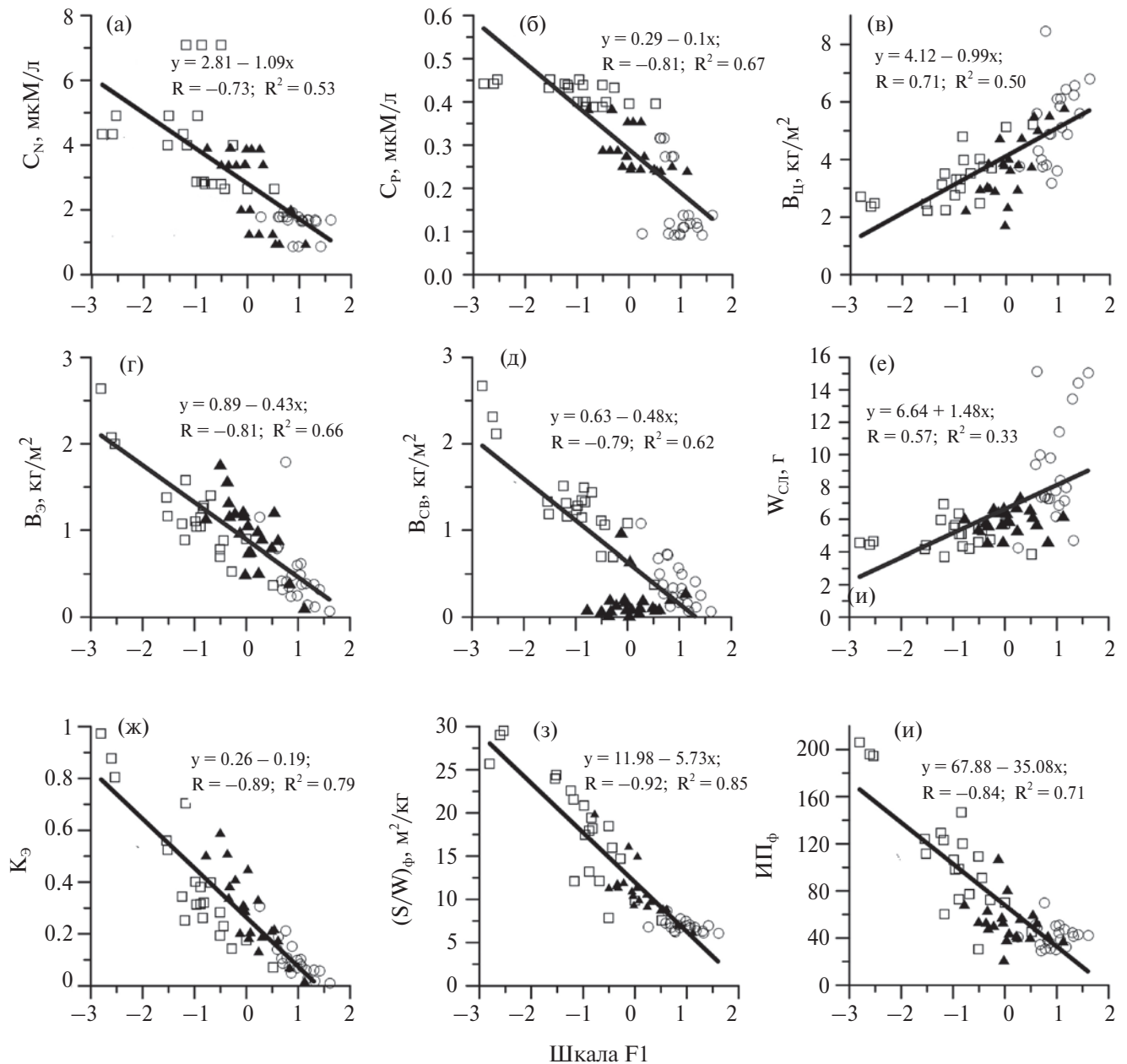


Рис. 4. Межгодовые изменения значимых переменных макрофитобентоса и среды по шкале F1. Для каждой переменной здесь и на рис. 5 и 6 приведены линии регрессии с уравнениями, коэффициентами корреляции (R) и детерминации (R²). Условные обозначения здесь и на рис. 5 и 6: ○ — 1985 г., □ — 2004 г., ▲ — 2015 г.

и способности восстанавливаться при снижении нагрузки (Ковардаков и др., 2009).

В прибрежной акватории парка Победы большинство параметров макрофитобентоса с высокой степенью значимости коррелировали с главной компонентой F1 (рис. 3). Определяющая роль переменных C_N и C_P , которые влияют на формирование биомассы $B_{Ц}$, $B_{Э}$ и $B_{СВ}$ и ассимиляционной поверхности, регулирующей обменные процессы макрофитобентоса

и представленной переменными $K_Э$, $(S/W)_Ф$ и $ИП_Ф$, подтверждается приблизительно равным вкладом этих переменных в дисперсию F1. Доля перечисленных восьми переменных составляет 93.3% от общей дисперсии F1. Эти показатели отражают трофность акватории.

Увеличению F1 соответствует снижение биогенной нагрузки (рис. 4а, 4б), т. е. повышение трофности направлено в противоположную сторону, справа налево. Как отмечалось выше,

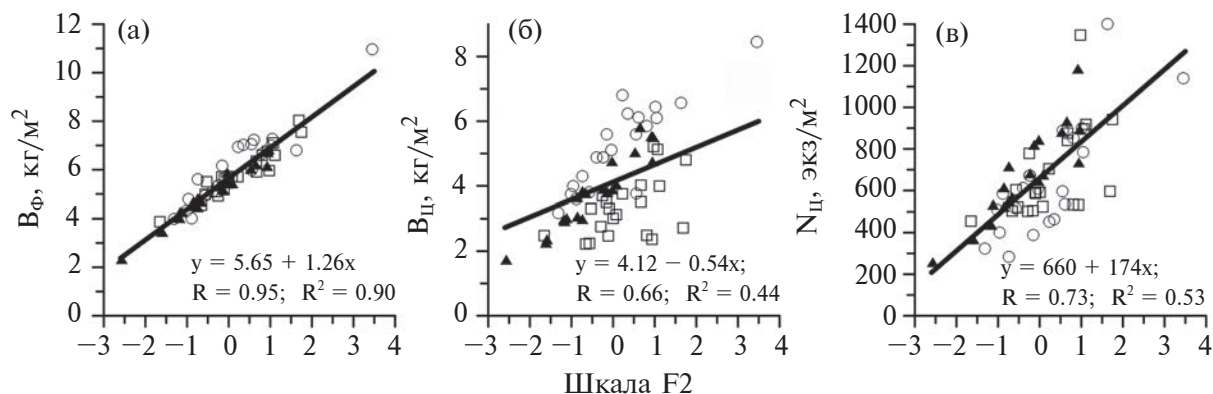


Рис. 5. Межгодовые изменения значений переменных макрофитобентоса по шкале F2.

увеличение биогенной нагрузки ведет к линейному увеличению большинства переменных, но отрицательно воздействует на параметры цистозир. Коэффициенты детерминации уравнений, описывающие зависимость параметров от F1, имеют высокие значения $R^2 = 0.5–0.9$, за исключением $R^2 = 0.33$ для $W_{\text{СЛ}}$ (рис. 4).

При увеличении концентраций азота и фосфора в исследуемой акватории происходит перестройка структуры макрофитобентоса. Физиологически активные эфемерные виды с развитой поверхностью вытесняют многолетние доминирующие виды, такие как цистозира *Ericaria crinita*, биомасса которых снижается. Наблюдается рост массы эпифитов и сопутствующих видов. Подобные изменения видового разнообразия, структуры и функциональных характеристик, вызванные усилением эвтрофикации и рекреационной нагрузки, отмечали многие исследователи (Милячакова, Петров, 2003; Миронова, Панкеева, 2020; Степаньян, 2020; Rabalais et al., 2009; Titlyanov et al., 2011; Mineur et al., 2015; Naan et al., 2016). Увеличивается доля видов, обладающих высокой удельной поверхностью и, следовательно, высокой физиологической активностью, позволяющей интенсивнее потреблять азот и фосфор, быстро расти и выделять больше кислорода (Хайлов и др., 1992; Rees, 2014).

Величина ассимиляционной поверхности фитоценоза (рис. 2и, рис. 4и) изменяется в соответствии с потоками биогенных элементов в акватории, что позволяет поддерживать потоки азота и фосфора в экосистеме.

Отсутствие корреляции V_{ϕ} с F1 объясняется разнонаправленностью изменения параметров, формирующих биомассу фитоценоза. Так, с увеличением биогенной нагрузки $V_{\text{ц}}$ снижается (рис. 4в), а V_{ϕ} и $V_{\text{СВ}}$, наоборот, увеличиваются (рис. 4г и 4д).

Вторая главная компонента F2 на 80% зависит от трех переменных: V_{ϕ} , $V_{\text{ц}}$ и $N_{\text{ц}}$ (рис. 5). Биомасса фитоценоза практически полностью определяется F2 и напрямую зависит от параметров популяции цистозир, которые также значимо входят в другие главные компоненты: $V_{\text{ц}}$ — в первую, а $N_{\text{ц}}$ — в третью.

На третью главную компоненту значимое влияние оказывают глубина обитания макрофитов и параметры популяции цистозир — $N_{\text{ц}}$ и $W_{\text{СЛ}}$ (рис. 6). Их общий вклад в дисперсию F3 составляет 78%. Увеличение F3 соответствует снижению глубины, увеличению плотности популяции и уменьшению средней индивидуальной массы слоевища цистозир. Таким образом, F3 отражает батиметрическую структуру популяции *E. crinita*, что подтверждает опубликованные ранее данные (Ковардаков, Павшенко, 2022). Мы не стали исключать из обработки низкий коэффициент детерминации ($R^2 = 0.26$) в уравнении, описывающим связь глубины обитания макрофитов с F3 (рис. 6в), так как при интерпретации результатов факторного анализа величина $R^2 = 0.20$ считается приемлемой (Comrey, Lee, 1992). Известно, что структура ценопопуляций цистозир также зависит от подвижности воды в биотопе (Хайлов, Парчевский, 1983), но в настоящем исследовании эта переменная не учитывалась.

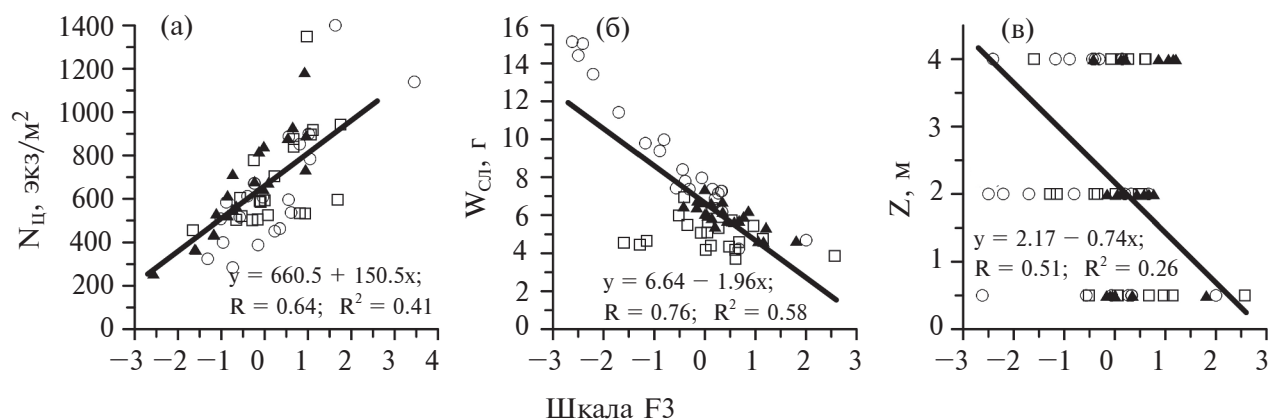


Рис. 6. Межгодовые изменения значений переменных макрофитобентоса и глубины отбора проб (Z) по шкале F3.

В разные годы значения наблюдений переменных хорошо различаются (рис. 4–6). В большинстве случаев значения наблюдений 2015 г. занимают промежуточное положение между группами значений 1985 и 2004 гг. Объясняется это тем, что в 2004 г. биогенная нагрузка на прибрежную акваторию была выше, чем в 1985 и 2015 гг. (табл. 1). В 1984 г. Севастополь стал закрытым городом, что снизило поток отдыхающих, но в 1994 г. город открыли, число отдыхающих стало из года в год увеличиваться, и нагрузка на море возросла. В 2014 г. поток отдыхающих в Крым и Севастополь вновь уменьшился, ослабив рекреационную нагрузку. Изменение биогенной нагрузки подтверждается динамикой содержания азота в ветвях цистозеры (Ковардаков, 2019). Известно, что содержание азота в макрофитах возрастает с увеличением его концентрации в среде (Празукин, 1991).

Таким образом, в результате применения однофакторного дисперсионного анализа к многолетним данным, выявлены статистически значимые ($p \leq 0.05$) межгодовые различия по гидрохимическим характеристикам среды и основным структурно-функциональным параметрам макрофитобентоса из акватории рекреационного комплекса. Изменения признаков макрофитобентоса пропорциональны изменениям биогенной нагрузки по азоту и фосфору.

Показано, что при повышении концентрации азота и фосфора в среде происходило увеличение биомассы эпифитов и сопутствующих видов, а также коэффициента эпифитирования цистозеры, удельной поверхности фитоценоза и индекса поверхности фитоценоза, при этом биомасса *Ericaria crinita* снижалась. Отклик

макрофитобентоса был направлен на увеличение ассимиляционной поверхности фитоценоза за счет эфемерных видов с большой удельной поверхностью, которые способствуют увеличению самоочистительного потенциала прибрежной акватории.

Установлено, что все обнаруженные зависимости параметров макрофитобентоса и среды от главных компонент описываются линейными уравнениями, при этом в одиннадцати из пятнадцати уравнений $R^2 > 0.5$.

Применение факторного анализа позволило выделить из 12-ти параметров три наиболее информативных фактора. Первый из них наиболее значимый, он отражает трофность рекреационной акватории и адаптацию ассимиляционной поверхности фитоценоза к биогенной нагрузке. Второй относится к формированию биомассы фитоценоза, в которой главная роль отводится цистозире, доминирующему виду в фитоценозе. Третий связан с формированием структуры популяции цистозеры в зависимости от глубины. Полученные факторы можно использовать для построения модели макрофитобентоса в эвтрофных условиях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность старшему научному сотруднику ИнБЮМ Ю.К. Фирсову за участие и помощь при проведении гидробиотических съемок.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования выполнены в рамках государственного задания Института биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН по теме:

“Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана”, номер госрегистрации 121030100028-0.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Афанасьев Д.Ф. Состояние и сукцессии макрофитобентоса на Азово-Черноморском шельфе России в конце XX — начале XXI веков: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Краснодар, 2010. 40 с.
- Афанасьев Д.Ф., Абдуллин Ш.Р. Опыт анализа организации донной растительности Российского шельфа Черного моря с использованием непрямой ординации // Экология. 2014. № 1. С. 74–76.
- Афанасьев Д.Ф., Камнев А.Н., Сеськова Д.В., Сушкова Е.Г. Сезонная динамика сообществ морских водорослей с доминированием *Cystoseira crinita* Duby, 1830 (Fucales: Phaeophyceae) в северо-восточной части Черного моря // Биол. моря. 2017. Т. 43. № 6. С. 393–402.
- Беленикина О.А. Красные водоросли в системе биомониторинга сублиторали Черного моря: автореф. ... дис. канд. биол. наук. М., 2005. 20 с.
- Березенко Н.С. Современное состояние и динамика изменений макрофитобентоса в акватории порта Новороссийск // Морские биологические исследования: достижения и перспективы: в 3-х т.: сборник материалов Всероссийской науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 19–24 сентября 2016 г.): ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016. Т. 2. С. 248–251.
- Вержевская Л.В., Миньковская Р.Я. Структура и динамика антропогенной нагрузки на прибрежную зону Севастопольского региона // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2020. № 2. С. 92–106.
- Григорьева И.Л., Чекмарева Е.А. Влияние рекреационного водопользования на качество воды Иваньковского водохранилища // Известия РАН. Сер. географическая. 2013. № 3. С. 63–70.
- Громов В.В. Макрофитобентос южных морей России. Водоросли Северо-Кавказского побережья Черного моря, прибрежно-водная растительность Азовского моря и Северного Каспия. Saarbrücken, Germany: Academic Publishing “Palmarium”, 2012. 337 с.
- Дьяков Н.Н., Мальченко Ю.А., Линченко А.Е. и др. Гидролого-гидрохимические характеристики прибрежных вод Крыма и необходимые мероприятия по снижению уровня загрязнения рекреационных зон // Труды ГОИН. 2020. № 221. С. 163–194.
- Калугина-Гутник А.А. Исследование донной растительности Черного моря с применением легководолазной техники // Морские подводные исследования. 1969. С. 105–113.
- Ковардаков С.А., Фирсов Ю.К. Изменение донной растительности в акватории черноморского рекреационного комплекса в процессе его развития // Системы контроля окружающей среды. Средства и мониторинг: сб. науч. тр. Севастополь: МГИ, 2007. С. 347–351.
- Ковардаков С.А., Празукин А.В., Фирсов Ю.К. Сравнение многолетних изменений структурных и функциональных состояний прибрежных черноморских фитоценозов с различной антропогенной нагрузкой // Системы контроля окружающей среды. Средства, информационные технологии и мониторинг: сб. науч. тр. Севастополь: МГИ, 2009. С. 377–384.
- Ковардаков С.А. Динамика структурных характеристик ценопопуляции *Cystoseira crinita* Duby в акватории черноморского рекреационного комплекса // Системы контроля окружающей среды. Вып. 1. № 35. С. 88–96.
- Ковардаков С.А., Павшенко Д.А. Структурные характеристики ценопопуляций *Ericaria crinita* в акваториях с различной рекреационной нагрузкой // Организмы, популяции и сообщества в трансформирующейся среде: сб. материалов XVII Междунар. науч. экол. конф. (Белгород, 22–24 ноября 2022 г.). Белгород: ИД “БелГУ” НИУ “БелГУ”, 2022. С. 76–79.
- URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=49769706>
- Лемешко Б.Ю., Миркин Е.П. Критерии Бартлетта и Кокрена в измерительных задачах при вероятностных законах, отличающихся от нормального // Измерительная техника. 2004. № 10. С. 10–16.
- Мильчакова Н.А., Петров А.Н. Морфофункциональный анализ многолетних изменений структуры цистозировых фитоценозов (бухт Ласпи, Черное море) // Альгология. 2003. Т. 13. № 4. С. 355–370.

- Миничева Г.Г., Зотов А.Б., Косенко М.Н. Методические рекомендации по определению комплекса морфофункциональных показателей одноклеточных и многоклеточных форм водной растительности. Одесса, 2003. 32 с.
- Миронова Н.В., Панкеева Т.В. Пространственно-временные изменения макрофитобентоса бухты Круглая (Черное море) // Юг России: экология, развитие. 2020. Т. 15. № 2. С. 125–139.
- Миронова Н. В., Панкеева Т. В. Пространственно-временные изменения макрофитобентоса прибрежной зоны заказника “Караньский” (Севастополь, Черное море) // Поволжский экологический журнал. 2021. № 1. С. 47–63.
- Непомнящий В.В., Макеева Е.Г. Особенности рекреационных воздействий на аквальные комплексы: методические аспекты // Известия АО РГО. 2020. № 4. Вып. 59. С. 5–12.
- Никитина В.Н., Лисовская О.А. Макрофитобентос верхних отделов береговой зоны Российского побережья Черного моря. СПб.: Изд. СПбГУ, 2013. 132 с.
- Новаковский А.Б. Методы ординации в современной геоботанике // Вестн. ИБ Коми НЦ УрО РАН. 2008. № 10. С. 2–8.
- Панкеева Т.В., Миронова Н.В. Пространственное распределение макрофитобентоса с учетом ландшафтной структуры дна в бухте Ласпи (Черное море) // Вестн. удмуртского ун-та. 2019. Т. 29. Вып. 1. С. 111–123.
- Папунов Д.В. Макрофитобентос как индикатор динамики подводных ландшафтов береговой зоны моря // Вопросы современной альгологии. 2012. № 2 (2). URL: <http://algology.ru/121>
- Празукин А.В. Структурные и функциональные изменения черноморской цистозеры в условиях эвтрофирования (иерархический подход): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 1991. 25 с.
- Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана. М.: ВНИРО, 2003. 204 с.
- Садогурський С.Ю., Садогурська С.О., Белич Т.В. Склад та розподіл макрофітобентосу біля берегів півострова Тарханкут (Чорне море, Крим) // Algologia. 2021. V. 31 (3). P. 249–270.
<https://doi.org/10.15407/alg31.03.249>
- Степаньян О.В. Макрофитобентос Новороссийской бухты (Черное море): деградация в условиях хозяйственной деятельности и климатических изменений // Вестник КамчатГТУ. 2018. № 45. С. 110–116.
- Степаньян О.В. Макрофитобентос Черного и Азовского морей: Флористические и экологические аспекты (Обзор) // Наука юга России. 2020. Т. 16. № 4. С. 26–38.
- Теубова В.Ф. Разнообразие и экологические особенности макрофитобентоса российского сектора Черного моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар, 2012. 20 с.
- Хайлов К.М., Парчевский В.П. Иерархическая регуляция структуры и функции морских растений. Киев: Наукова думка, 1983. 254 с.
- Хайлов К.М., Празукин А.В., Ковардаков С.А., Рыгалов В.Е. Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей. Киев: Наукова думка, 1992. 280 с.
- Хайлов К.М., Ковардаков С.А., Празукин А.В. Биологические поверхности многоуровневых фитосистем и расчет их численных характеристик // Морской экологический журнал. 2004. Т. 3. № 3. С. 61–77.
- Comrey A.L., Lee H.B. A first Course in Factor Analysis, 2nd ed. Hillsdale, N.J.: Lawrence Erlbaum, 1992.
- Cureton E.E., D’Agostino R.B. Factor Analysis: An Applied Approach. New York: Psychology Press. 1993.
<https://doi.org/10.4324/9781315799476>
- Haan J., Huisman J., Brocke H.J. et al. Nitrogen and phosphorus uptake rates of different species from a coral reef community after a nutrient pulse // Sci. Rep. 2016. V. 6. Art. ID 28821.
<http://doi.org/10.1038/srep28821>
- Lee K.J., Kang E.H., Yoon M. et al. Comparison of heavy metals and arsenic species in seaweeds collected from different regions in Korea // Appl. Sci. 2022. V. 12. № 14. Art. ID 7000.
<https://doi.org/10.3390/app12147000>
- Malone T.C., Newton A. The globalization of cultural eutrophication in the coastal ocean: Causes and Consequences // Front. Mar. Sci. 2020. V. 7. Art. ID 670.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00670>
- Milchakova N.A. Marine Plants of the Black Sea: An Illustrated Field Guide. Sevastopol: Digit Print, 2011.
- Mineur F., Arenas F., Assis J. et al. European seaweeds under pressure: Consequences for communities and ecosystem functioning // J. Sea Res. 2015. V. 98. P. 91–108.
- Rabalais N.N., Turner R.E., Diaz R.J. et al. Global change and eutrophication of coastal waters // ICES J. Mar. Sci. 2009. V. 66. P. 1528–1537.

- Rees T.A.V. Scaling and transport kinetics in aquatic primary producers // *Mar. Ecol.: Prog. Ser.* 2014. V. 509. P. 103–112.
- Schulz L. Nährstoffeintrag in Seen durch Badegäste // *Zentralbl. Bakteriol., Mikrobiol. Hyg., Abt. 1, Orig. B.* 1981. V. 173. S. 528–548.
- Smith V.H., Joye S.B., Howarth R.W. Eutrophication of freshwater and marine ecosystems // *Limnol. Oceanogr.* 2006. V. 51. № 1, part 2. P. 351–355.
- State of the environment of the Black Sea (2001–2006/7). Publications of the Commission on the protection of the Black Sea against pollution (BSC), № 2008-3. Istanbul: Black Sea Comm., 2008.
- Titlyanov E.A., Titlyanova T.V., Xia B.M., Bartsch I. Checklist of marine benthic green algae (Chlorophyta) on Hainan, a subtropical island off the coast of China: comparisons between the 1930s and 1990–2009 reveal environmental changes // *Bot. Mar.* 2011. V. 54. № 6. P. 523–535.

Interannual Dynamics of Structural and Functional Characteristics of Macrophytobenthos in the Coastal Zone of a Recreational Complex (Sevastopol, Black Sea)

S. A. Kovardakov^a, N. Yu. Rodionova^a

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

A comparison of the interannual (1985, 2004, and 2015) dynamics of nine structural and functional characteristics of macrophytobenthos in the coastal waters of the Victory Park (a developing recreational zone of the city of Sevastopol, including the city beach) was carried out using one-way analysis of variance (ANOVA), factor analysis, and principal component analysis (PCA) and taking into account the depth of macrophyte habitat and concentrations of mineral forms of nitrogen and phosphorus. Interannual statistically significant differences have been found for most of the analyzed variables. It has been shown that rearrangement of the macrophytobenthos structure occurs with an increase in the nutrient pressure on the water area. Perennial dominant species are replaced by physiologically active and rapidly growing ephemeral species with a developed surface; the biomass of dominant species decreases against the background of increased biomass of epiphytes and associated species. As the nutrient pressure decreases, the bottom phytocenosis begins to recover.

Keywords: Black Sea, macrophytobenthos, phytocenosis, recreation, nutrient pressure, analysis of variance, principal components

УДК 595.384.8:574.5

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РАКА-ОТШЕЛЬНИКА *PAGURUS MIDDENDORFFII* BRANDT, 1851 (DECAPODA: PAGURIDAE) ИЗ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2024 г. Е. С. Корниенко* (ORCID: 0000-0002-8060-6971)

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

Поступила в редакцию 20.11.2023 г.

После доработки 24.04.2024 г.

Принята к публикации 05.06.2024 г.

Изучены некоторые аспекты репродуктивной биологии широко распространенного бореального рака-отшельника *Pagurus middendorffii* Brandt, 1851. Образцы брали ежемесячно с ноября 2022 г. по ноябрь 2023 г. с глубины 1–3 м в б. Житкова (о-в Русский, зал. Петра Великого, Японское море). Около 38% особей *P. middendorffii* заражены паразитическими ракообразными. Среди здоровых особей размеры обызвествленной части карапакса (*SL*) самцов варьировали в диапазоне от 1.9 до 6.6 мм (в среднем 4.53 ± 0.95), самок — от 1.9 до 5.5 мм (в среднем 3.67 ± 0.68), яйценосных самок — от 1.9 до 5.3 мм (в среднем 3.56 ± 0.62 мм). Соотношение самцов и самок изменялось в течение периода исследований от 0.6 до 4.0 и в среднем составило 2.2. Нерест начинался в конце октября и завершался в конце ноября, инкубационный период длился 6.5 мес., эмбриональная диапауза в развитии эмбрионов отсутствовала. Повторный нерест не обнаружен. Сравнительный анализ репродуктивных характеристик раков-отшельников из разных местообитаний показал, что изменение температурного режима отражается на сроках наступления нереста и длительности инкубационного периода, которая у одних видов значительно увеличивается из-за медленного развития эмбрионов при низких температурах, у других — благодаря появлению эмбриональной диапаузы.

Ключевые слова: раки-отшельники, нерест, инкубационный период, температура, залив Петра Великого, Японское море

DOI: 10.31857/S0134347524050039

Раки-отшельники представляют значительную часть макробентосного сообщества литорали и сублиторали. Всеядные мусорщики и детритофаги, они играют заметную роль в морских пищевых цепях и переработке питательных веществ и, благодаря особенностям своей биологии, служат экосистемными инженерами, модифицируя среду обитания и влияя на обилие и распространение других беспозвоночных. Занятая раком-отшельником пустая раковина представляет собой островок твердого субстрата для прикрепления эпibiонтов в донных сообществах с мягким грунтом и защищенное пространство для целого сообщества видов (Reiss et al., 2003; Williams, McDermott, 2004).

Изучение биологии и жизненного цикла этих декапод, как и других морских беспозвоночных, важно не только для сохранения их биоразнообразия, но и для построения экосистемных и экологических моделей, позволяющих оценить состояние морских ресурсов (Abucay et al., 2023). Особый интерес представляют репродуктивные характеристики обитающих в симпатрии близкородственных видов разного генезиса. Адаптируясь к местным условиям и к сезонным изменениям окружающей среды, эти виды проявляют пластичность, изменяя некоторые репродуктивные характеристики или сохраняя исходные (Корниенко, 2020, 2021). Залив Петра Великого, где обитают раки-отшельники как

бореального, так и субтропического происхождения, может послужить тестовой акваторией для изучения этих адаптаций. К тому же для некоторых видов пагурид известны данные по их размножению у берегов Японии, где климат мягче, чем в Приморье. Это позволяет сравнить репродуктивные характеристики животных одного вида, обитающих в разных климатических условиях и оценить степень влияния температуры на размножение.

В зал. Петра Великого отмечены 10 видов раков-отшельников рода *Pagurus* (Марин и др., 2012; Марин, 2013; Марин, Корниенко, 2014; Marin, 2020). Ранее нами описаны репродуктивные характеристики теплолюбивых видов *P. proximus* Komai, 2000 (Kornienko et al., 2019) и *P. minutus* Hess, 1865 (Korn et al., 2018), для которых зал. Петра Великого является северной границей ареала, а также *P. brachiomastus* (Thallwitz, 1891) (Корниенко, Селин, 2019), который встречается от берегов о-ва Сахалин до Корейского полуострова (Komai et al., 2015; Jung, 2017). Эти раки-отшельники за сезон размножения производят не менее двух кладок. У *P. proximus* и *P. brachiomastus*, которые в зал. Петра Великого начинают размножаться в холодное время года, в развитии эмбрионов первой генерации появляется период покоя — эмбриональная диапауза (Корниенко, Селин, 2019; Kornienko et al., 2019); у *P. minutus*, нерестящегося в теплое время года, развитие идет без диапаузы (Korn et al., 2018).

Рак-отшельник Миддендорфа *Pagurus middendorffii* Brandt, 1851 — тихоокеанский широко распространенный бореальный вид, встречается на литорали и верхней сублиторали Берингова, Охотского и Японского морей, у Курильских о-вов и у берегов Сахалина и Хоккайдо (Кобякова, 1967; Komai et al., 2015). В конце прошлого столетия этот вид численно преобладал среди прибрежных раков-отшельников зал. Петра Великого, в разных частях залива его доля составляла от 33 до 100% от суммарных оценок обилия этих гидробионтов (Погребов, Кашенко, 1976; Волвенко, 1995). К настоящему времени численность *P. middendorffii* заметно снизилась, например, в зал. Восток (зал. Петра Великого) в 2014–2015 гг. она не превышала 1.3% от общей численности раков-отшельников (Селин и др., 2016), хотя в 1990-х достигала 46% (Волвенко, 1995). О размножении *P. middendorffii* в зал.

Петра Великого известны некоторые сведения, приведенные в опубликованных в конце прошлого века работах, посвященных динамике численности, росту и продукционной биологии раков-отшельников (Лысенко, Волвенко, 1987; Волвенко, 1995). Согласно результатам исследования репродуктивной биологии *P. middendorffii* в зал. Хакодате (о-в Хоккайдо, Япония), этот вид за сезон нереста производит единственную генерацию потомства (Wada et al., 1995), но в зал. Петра Великого у *P. middendorffii* был отмечен повторный нерест (Лысенко, Волвенко, 1987; Волвенко, 1995).

Цель работы — уточнить основные репродуктивные характеристики *P. middendorffii* из б. Житкова (зал. Петра Великого): сроки нереста, продолжительность инкубационного периода и количество кладок, продуцируемых за сезон размножения; выяснить, присутствует ли в развитии этого рака-отшельника эмбриональная диапауза, рассмотреть адаптации, возникающие у раков-отшельников разного генезиса, обитающих в симпатрии; на основе собственных и литературных данных дать сравнительный анализ репродуктивных характеристик раков-отшельников из разных местообитаний.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектом исследования послужил рак-отшельник *Pagurus middendorffii*. Сбор материала проводили с ноября 2022 г. по декабрь 2023 г. в б. Житкова (о-в Русский, зал. Петра Великого, Японское море), в биотопе, типичном для обитания этого вида (Кобякова, 1967; Волвенко, 1995), тотально на нескольких участках площадью 2–3 га, в диапазоне глубин 1–3 м (рис. 1). Отлов животных производили сотрудники водолазного отдела ННЦМБ ДВО РАН. Пробы брали 1–2 раза в месяц, в мае отбор проб проводили трижды, чтобы не пропустить предполагаемый повторный нерест. Всего отловлено и просмотрено 1303 экз. *P. middendorffii* (табл. 1).

Пол животных определяли по расположению гонопоров (на коксоподите 5-го переопода у самцов и третьего — у самок) и наличию четырех непарных плеоподов у самок и трех — у самцов (Tudge et al., 2012). Отмечали количество зараженных особей, на плеоне которых

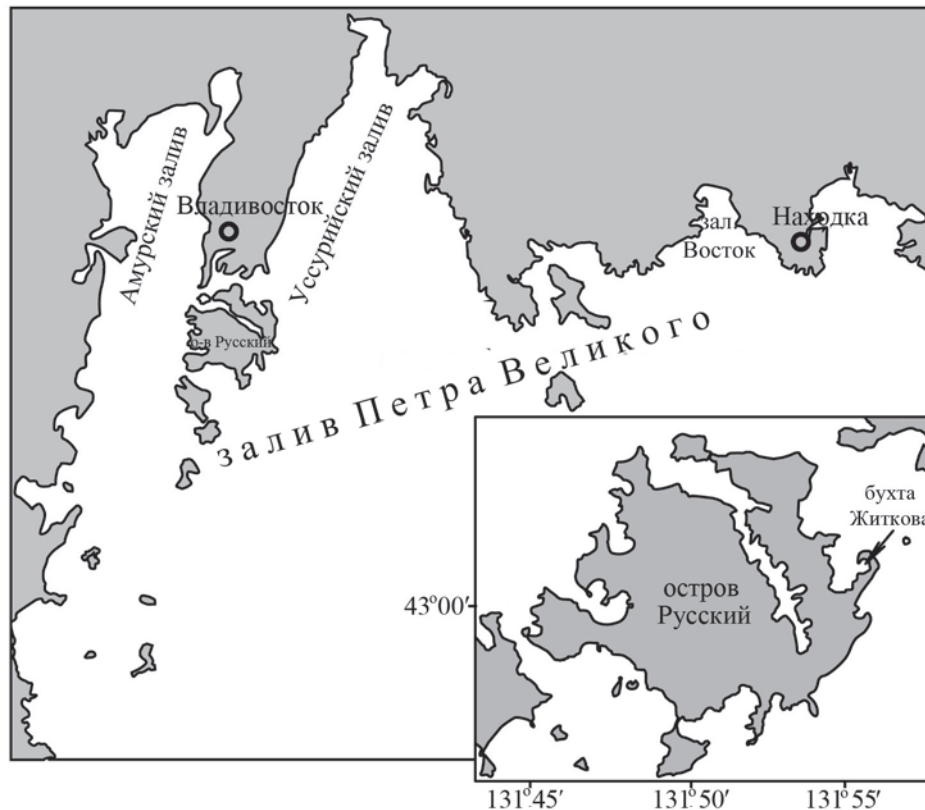


Рис. 1. Карта-схема района исследования.

присутствовали экстерны корнеголовых ракообразных или паразитические изоподы (табл. 1). Готовность гонады самок к нересту оценивали визуально.

Для определения сроков нереста и длительности инкубационного периода самок разделили на три категории: самки без яиц, яйценосные самки с яйцами на плеоподах и недавно завершившие вынашивание самки, у которых после выхода личинок в планктон на плеоподах еще сохранились яйцевые оболочки. Основываясь на литературных данных по эмбриологии раков-отшельников (Turra, Leite, 2007), яйценосных самок разделили на три группы в зависимости от степени развития эмбрионов в кладках. Группа 1 (начало развития) — в кладках эмбрионы от зиготы до завершения гаструляции, желток в яйце распределен равномерно. Группа 2 (продолжение развития) — в кладках эмбрионы от начала формирования зародышевого диска до появления глазного пигмента, на месте формирования зародышевого диска появляется зона свободная от желтка, которая по мере развития эмбриона увеличивается и к моменту появления неоформленного темного

глазного пигмента занимает 50–70% объема яйца. Группа 3 (завершение развития) — зона свободная от желтка у эмбрионов достигает 70–95%; глазной пигмент в форме полумесяца, к моменту выхода личинок становится округлым. Выделение этих групп основывалось на том, что поздняя гаструла — это критическая точка, в которой может возникнуть остановка эмбрионального развития (эмбриональная диапауза) (Wear, 1974; Moriyasu, Lanteigne, 1998; Webb et al., 2007; Mishima, Henmi, 2008), а начало формирования зародышевого диска свидетельствует о продолжении эмбриогенеза. Вторая точка — появление глазного пигмента — указывает на скорое завершение развития (Turra, Leite, 2007).

У всех животных с помощью стереомикроскопа МБС-10 с точностью до 0.1 мм измеряли длину передней обызвествленной части карапакса (далее по тексту *SL* или “размер”). Результаты измерений служили основой для построения гистограмм размерного состава исследованных животных и определения зависимости индивидуальной плодовитости (ИП) от размера самок. Для определения ИП

Таблица 1. Даты отбора проб, половая структура и количество зараженных особей рака-отшельника *Pagurus middendorffii*

Дата	Здоровые особи, экз.			Зараженные особи, экз.
	Самки		Самцы	
	без яиц	с яйцами		
22.11.2022	2	10	31	30 + 3***
06.12.2022	0	26	16	23
10.01.2023	1	9	19	12
16.02.2023	1	8	11	22
28.02.2023	0	12	13	18
23.03.2023	0	7	28	24
03.04.2023	0	12 + 1*	25	23
18.04.2023	0	9	28	27
03.05.2023	0	13	19	16
15.05.2023	0	6 + 2**	30	17
23.05.2023	5	3**	32	17
07.06.2023	12	0	30	11
27.06.2023	10	0	16	19
27.07.2023	8	0	27	30
07.08.2023	26	0	49	11 + 1***
06.09.2023	38	0	58	2***
27.09.2023	45	0	37	63 + 1***
10.10.2023	9	0	13	58 + 3***
19.10.2023	3	3	13	25 + 1***
02.11.2023	3	5	24	36 + 2***
Итого	163	121+1*+ 5**	519	482 + 13***

Примечание. *В кладке аномальные яйца; **самки с яйцевыми оболочками на плеоподах; ***особи с паразитической изоподой на плеоне.

отловленных октябре – ноябре самок (41 экз.) фиксировали 70% этанолом, с помощью ножиц удаляли с плеоподов все яйца и прямым подсчетом в камере Богорова определяли количество яиц в кладке. Для аппроксимации зависимости плодовитости (Е) от размера тела (SL) использовали степенное уравнение, которое дало наиболее удовлетворительное совпадение эмпирических и расчетных данных при сравнении ряда альтернативных моделей. Статистическую обработку данных проводили с помощью прикладных программ StatgraphicsPlus 2000 и Excel 2010.

Данные о динамике температуры поверхностных вод в б. Житкова предоставлены Центром

коллективного пользования филиала ННЦМБ ДВО РАН “Приморский океанариум”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У значительной части особей *Pagurus middendorffii*, исследованных за период наблюдений, на плеоне обнаружены паразитические ракообразные. Корнеголовый рак *Peltogasterella gracilis* отмечен у 97.37% от общего числа зараженных раков-отшельников, остальные инфицированы паразитической изоподой *Athelges takanoshimensis*, единично встречавшейся в августе–ноябре (табл. 1). Раки-отшельники с экстернами *Rhizocerphala* на плеоне встречались

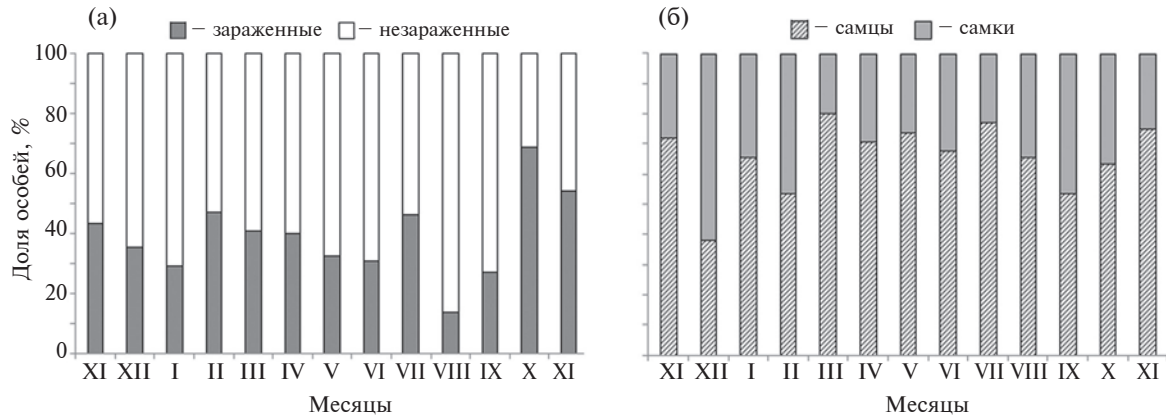


Рис. 2. Доля здоровых особей *Pagurus middendorffii* и зараженных паразитическими ракообразными (а), а также соотношение самцов и самок среди здоровых особей (б).

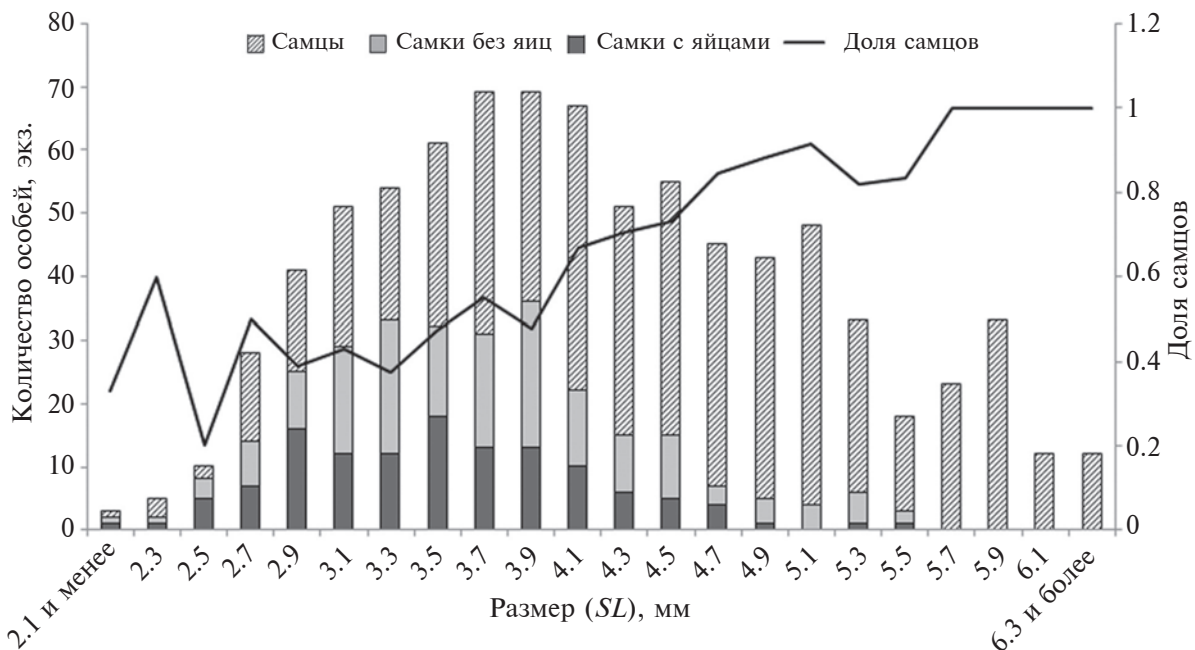


Рис. 3. Размерный состав здоровых самцов ($n = 519$) и самок ($n = 289$) *Pagurus middendorffii* и доля самцов в разных размерных группах.

на протяжении всего периода наблюдений, их доля от общего числа исследованных животных варьировала от 7% в январе до 68% в октябре (рис. 2а). Особи с экстернами паразита отсутствовали только в пробе за 6 сентября. Общая доля зараженных особей среди всех исследованных раков-отшельников составила 37.99%.

Среди здоровых особей соотношение самцов и самок изменялось в течение периода исследований от 0.6 в декабре 2022 г. до 4.0 в марте того же года и в среднем составило 2.2 (рис. 2б). Размеры самцов ($n = 519$ экз.) варьировали в диапазоне от 1.9 до 6.6 мм (в среднем 4.53 ± 0.95 мм),

самок ($n = 289$ экз.) — от 1.9 до 5.5 мм (в среднем 3.67 ± 0.68 мм) и яйценосных самок — от 1.9 до 5.3 мм (в среднем 3.56 ± 0.62 мм). Самки, как правило, были представлены особями размером от 2.3 до 5.3 мм (93%), самцы — от 2.7 до 6.3 мм (96.5%) (рис. 3).

Индивидуальная плодовитость самок с SL от 2.5 до 4.7 мм изменялась соответственно от 343 до 1767 экз. и в среднем составила 836 ± 400 экз. (рис. 4). Зависимость ИП самок от размера тела хорошо аппроксимируется степенным уравнением вида: $F = 19.9867 \cdot SL^{2.8461}$ (стандартная ошибка линейного коэффициента

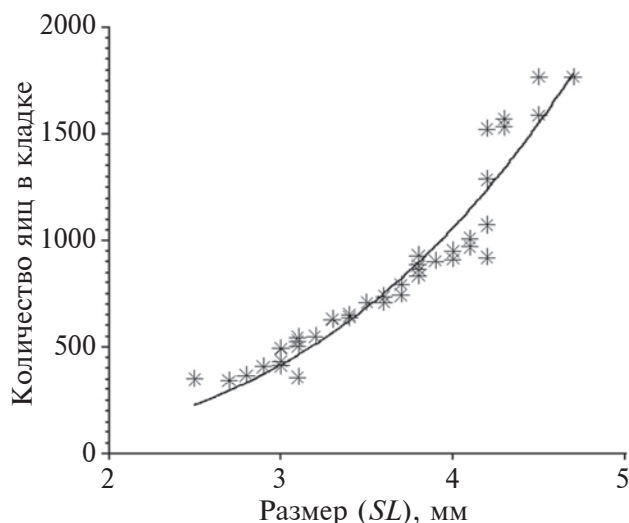


Рис. 4. Эмпирические точки и линия регрессии зависимости индивидуальной плодовитости *Pagurus middendorffii* от размера самок.

равна 1.4411, степенного — 0.1236; коэффициент детерминации 93.1%; объем выборки 41 экз.).

Яйценосные самки группы 1 появились во второй половине октября (табл. 1; рис. 5), яйца в кладках находились на начальных стадиях развития и были равномерно заполнены желтком. В ноябре доля яйценосных самок увеличивалась, в первых числах ноября встречались недавно отнерестившиеся самки группы 1 и самки группы 2, в яйцах которых появилось небольшое свободное от желтка пространство, свидетельствующее о начале формирования зародышевого диска. В конце ноября зародышевый диск у эмбрионов виден в кладках всех самок (группа 2). В январе—феврале большая часть яйца все еще заполнена желтком, но пространство, свободное от желтка увеличилось, к концу марта оно занимало около 50% объема яйца. У единичных самок без яиц (SL 2.5 и 2.8 мм), обнаруженных в январе и феврале (рис. 5а), гонады не видны через покровы плеона. На протяжении апреля количество желтка у эмбрионов в кладках продолжало уменьшаться. Во второй половине апреля отмечены самки группы 3, у вынашиваемых ими эмбрионов появился неоформленный темный глазной пигмент, желток занимал менее $\frac{1}{4}$ объема яйца. У одной из яйценосных самок (SL 4.9 мм) вся кладка была представлена абортными яйцами, утратившими темную окраску. В мае все яйценосные самки входили в группу 3. К началу мая глазной пигмент приобрел форму

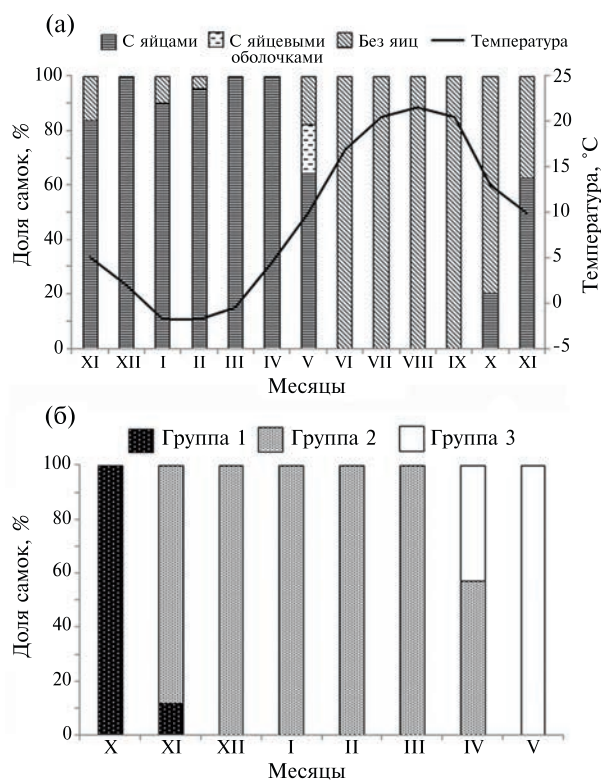


Рис. 5. Температура воды в б. Житкова (о-в Русский, Японское море) в течение периода наблюдений и соотношение разных категорий самок *Pagurus middendorffii* (а) и соотношения групп яйценосных самок (б).

полумесяца, у эмбрионов сформированы плеон и максиллипеды, на головогрудь появились красные хроматофоры; незначительное количество желтка присутствовало в дорсальной части эмбриона. В середине мая эмбрионы полностью сформировались, глазной пигмент приобрел овальную форму. В это же время появились завершившие инкубацию самки с пустыми яйцевыми оболочками на плеоподах. В конце мая встречались только недавно выпустившие личинок самки с яйцевыми оболочками на плеоподах и самки без яиц. Наблюдение за состоянием гонад самок в мае не выявило особей, готовых к повторному нересту.

С июня и до середины октября встречались только самки без яиц. В конце июля — начале августа по мере роста ооцитов и накопления в них темного желтка гонада стала видна сквозь покровы плеона и в начале сентября занимала большую часть пространства внутри него.

ОБСУЖДЕНИЕ

*Зараженность паразитическими
ракообразными*

Известно, что зараженные корнеголовыми ракообразными декаподы подвергаются паразитической кастрации и не участвуют в размножении (Исаева, Шуколюк, 2007; Нøег, 1995). В зал. Петра Великого степень зараженности *P. middendorffii* в 1990-е годы была оценена в 4.62% (Волвенко, 1995), а в 2014–2015 гг. – 20.83% (Корниенко и др., 2018). Среди исследованных нами особей доля зараженных составила более 38%.

Согласно литературным данным, у самок декапод, зараженных корнеголовыми ракообразными, часто наблюдается значительное уменьшение размеров яичников и разрушение их стенки. Воздействие паразита может быть настолько сильным, что гонада самки-хозяйина разрушается полностью (Waiho et al., 2021). У самок без яиц, отмеченных нами в январе и феврале (рис. 5), гонады не обнаруживались, хотя размеры животных и их внешняя морфология соответствовали половозрелым особям. Очевидно, что несмотря на отсутствие экстерн корнеголовых ракообразных, эти раки-отшельники уже подверглись паразитической кастрации. Вероятной причиной утраты экстерн могло стать резкое изменение внешних условий. Известно, что понижение солёности, в том числе и в результате сезонных дождей, приводит к уменьшению распространенности *Rhizosephala* на декаподах (Reisser, Forward, 1991; Tolley et al., 2006). В нашем исследовании после обильных осадков в летние месяцы, приведших к значительному опреснению мест обитания раков-отшельников, доля особей *P. middendorffii* с экстернами корнеголовых ракообразных снизилась вплоть до полного отсутствия их в пробе за 6 сентября (накануне, 30 августа, в регионе за 1 сут выпала трехмесячная норма осадков). Однако в пробе от 27 сентября более чем у 40% особей *P. middendorffii* на плеоне появились небольшие молодые экстерны. Следовательно, отсутствие экстерн на поверхности тела еще не гарантирует отсутствия паразита внутри организма хозяина, и степень зараженности *P. middendorffii* может быть выше, чем указано в этой работе.

Размерные и репродуктивные характеристики. Ранее показано, что размер *SL* *P. middendorffii*

из б. Витязь (зал. Посыета, Японское море) составил от 1.5 мм (осевшая молодь) до 10.1 (самцы) и 8.2 мм (самки) (Лысенко, Волвенко, 1987). В нашем исследовании максимальные значения для обоих полов заметно ниже. Однако средние значения этого показателя выше, чем у *P. middendorffii* из зал. Хакодате (о-в Хоккайдо), у которых *SL* в разных частях залива варьировал у самцов от 2.10 ± 0.34 до 3.6 ± 1.53 мм, а у самок – от 1.85 ± 0.22 до 2.88 ± 0.59 мм (Wada, 1999). Считается, что самцы раков-отшельников достигают больших, чем самки, размеров благодаря более высоким темпам роста (Fotheringham, 1976) и действию полового отбора (Asakura, 1995; Contreras-Garduño, Córdoba-Aguilar, 2006). Результаты наших исследований подтверждают эту тенденцию: самки *P. middendorffii* преобладали среди особей с *SL* от 2.5 до 3.9 мм, самцов было больше среди крупных особей, раки-отшельники размером 5.7–6.6 мм были представлены только самцами (рис. 3). Ранее показано, что в соотношении полов *P. middendorffii* как в зал. Петра Великого (Волвенко, 1995), так и в зал. Хакодате (Wada et al., 1995) незначительно преобладали самки. В нашем исследовании во все месяцы, за исключением декабря, отмечено преобладание самцов. Снижение доли самок может быть одной из причин снижения численности *P. middendorffii* в зал. Петра Великого.

По результатам исследования, нерест *P. middendorffii* длится около месяца с середины октября (температура воды 14–15°C) до середины ноября, (температура воды 7–8°C). В отличие от обитающего в симпатрии с изучаемым раком-отшельником *P. proximus*, зимний нерест которого продолжается около 5 мес., с конца ноября до конца апреля (Kornienko et al., 2019), нерест *P. middendorffii* можно характеризовать как синхронный.

Определенные нами значения ИП самок совпадают с данными по плодовитости *P. middendorffii* из зал. Петра Великого, полученными в конце прошлого столетия (Волвенко, 1995). Плодовитость других видов прибрежных раков-отшельников умеренных вод соответствующего размера, например, *P. proximus* (см. Kornienko et al., 2019) или *P. nigrofascia* Komai, 1996 (Mishima, Henmi, 2008), также сопоставима с данными, полученными для *P. middendorffii*.

Известно, что длительность инкубационного периода во многом зависит от температуры окружающей среды. Если у тропических прибрежных видов *P. brevidactylus* (Stimpson, 1859) и *P. criniticornis* (Dana, 1852) при 25°C эмбриональное развитие длится всего около 9 сут (Turra, Leite, 2007), то у видов, обитающих в умеренных широтах, оно более продолжительное. Например, в зал. Хакодате (о-в Хоккайдо, Япония) при 21.5°C инкубационный период у *P. filholi* (De Man, 1887) продолжался 16 сут (Goshima et al., 1998), а у *P. lanuginosus* De Naan, 1849 в осенний нерестовый период, когда средняя температура воды снижалась от 19 до 12°C (по данным <https://seatemperature.info/hakodate-water-temperature.html>) — около 1.5 мес. (Wada et al., 2000). В этом же заливе яйценосные самки *P. middendorffii* встречались с ноября по март, с наибольшей частотой в декабре—феврале, инкубационный период у них длился около 4 мес. (Wada et al., 1995). По данным того же интернет-источника, среднемесячная температура воды в заливе в этот период снижалась от 12°C в ноябре до 8.4°C в марте, а в феврале могла опуститься до 4°C.

Продолжительность инкубационного периода *P. middendorffii* в зал. Петра Великого составила около 6.5 мес. Развитие от зиготы до завершения гастрюляции проходило при температуре 14–10°C и заняло около двух недель. Следующий этап развития, от начала формирования зародышевого диска до появления неоформленного глазного пигмента, длился около 5 мес. при постепенном снижении температуры от 10–11°C в начале ноября до 0°C и отрицательных значений в январе—марте и завершался при температуре около 5°C во второй половине апреля. Финальный этап занял около 1 мес., температура воды к этому времени повысилась до 10–12°C. Пауза в развитии эмбрионов не обнаружена, длительный инкубационный период *P. middendorffii* обусловлен медленными темпами эмбриогенеза. В начале и в конце инкубационного периода *P. middendorffii* температурные условия в зал. Петра Великого и в зал. Хакодате сопоставимы, но этап от начала формирования зародышевого диска до появления глазного пигмента у эмбрионов в зал. Петра Великого проходит при более низкой температуре, чем в зал. Хакодате, что заметно удлиняет весь процесс эмбрионального развития.

Согласно данным Волвенко (1995), *P. middendorffii* в зал. Петра Великого нерестится дважды, в октябре и в мае. По нашим наблюдениям, развитие яиц, отложенных в октябре, завершилось только к концу мая. В это время встречались посленерестовые самки с яйцевыми оболочками на плеоподах и самки без яиц, гонады которых не содержали зрелых ооцитов, готовых к вымету. Ни в мае, ни в июне самки с недавно отложенными яйцами не отмечены, что согласуется с данными о единственном нересте этого рака-отшельника у берегов Японии (Wada et al., 1995) и со сведениями о пелагическом периоде жизни *P. middendorffii*, согласно которым личинки *P. middendorffii* в планктоне зал. Петра Великого появляются в начале мая и присутствуют на протяжении мая—июня (Корниенко, Корн, 2016). Возможно, отсутствие повторно нерестящихся особей *P. middendorffii* связано с высокой степенью зараженности паразитическими ракообразными, которая исключает из процесса размножения значительную часть раков-отшельников этого вида, а также со снижением доли самок относительно самцов.

Для широко распространенного бореального вида *P. middendorffii* нет сведений о его размножении в Охотском и Беринговом морях. На западном побережье Тихого океана зал. Петра Великого — самый северный район, в котором изучали репродуктивные характеристики прибрежных раков-отшельников. Заливы Петра Великого и Хакодате находятся у южной границы ареала *P. middendorffii* (Komai et al., 2015). Сравнение репродуктивных характеристик раков-отшельников из этих местообитаний показало, что различия между ними невелики: в первом случае нерест *P. middendorffii* начинается позже, инкубационный период, благодаря более высокой температуре воды в зимнее время, менее продолжительный, и личинки выходят в планктон в апреле, а не в мае.

В симпатрии с *P. middendorffii* встречаются также теплолюбивые виды *P. minutus* и *P. proximus*. В зал. Петра Великого это самые массовые среди прибрежных видов, например, в зал. Восток в разные сезоны доля первого составила от 32.4 до 71.5%, второго — от 14.8 до 45.4% от общей численности прибрежных раков-отшельников (Селин и др., 2016). Их успешное распространение в холодных российских водах

стало возможным, в том числе, и благодаря появлению связанных с размножением адаптаций. В зал. Хакодате нерест *P. proximus* несинхронный, начинается в январе—феврале при температуре воды около 10°C и заканчивается в июне—июле, когда температура воды достигает 21°C. За это время каждая самка вынашивает несколько кладок (Wada, Mima, 2003). Эмбриональная диапауза не отмечена. В зал. Петра Великого сезон размножения этого рака-отшельника более длительный и четко делится на зимний и летний периоды. Начавшийся в декабре при температуре около 5°C зимний несинхронный нерест длится до конца апреля, к этому времени 100% самок в популяции несут на плеоподах яйца. В развитии эмбрионов зимней генерации возникает эмбриональная диапауза, которая значительно удлиняет инкубационный период. Развитие эмбрионов возобновляется в мае, когда температура повышается до 10°C, в июне личинки синхронно выходят в планктон. Летняя генерация яиц развивается без диапаузы, инкубационный период длится меньше 1 мес., и личинки выходят в планктон несинхронно (Kornienko et al., 2019).

Другой теплолюбивый рак-отшельник, *P. minutus*, у берегов японского о-ва Хонсю нерестится с конца октября по апрель (Nakano et al., 2016; Yasuda et al., 2017), т. е. в наиболее холодное время года. В зал. Петра Великого его нерест приурочен к теплomu летнему времени (июнь—август) (Korn et al., 2018). Значения температуры воды в период нереста в обеих популяциях близки, но в прибрежье о-ва Хонсю продолжительность нерестового периода больше, и самки вынашивают несколько кладок за сезон размножения. Сезон размножения в зал. Петра Великого ограничен тремя месяцами, в течение которых самки вынашивают две кладки. В условиях теплой осени в сентябре—октябре они могут отложить еще одну кладку, хотя маловероятно, что эмбрионы этой генерации завершат развитие.

Согласно полученным данным, в б. Житкова (зал. Петра Великого, Японское море) *P. middendorffii* нерестится в конце октября — ноябре, нерест синхронный, инкубационный период длится около 6.5 мес., эмбриональная диапауза в развитии отсутствует, личинки выходят в планктон в конце мая, повторный нерест

не обнаружен. Возможной причиной отсутствия повторного нереста могут быть высокая степень зараженности *P. middendorffii* паразитическими *Rhizosephala* и снижение доли самок.

На основе сравнительного анализа репродуктивных характеристик раков-отшельников умеренных широт показано, что обладая разной степенью теплоустойчивости, которая во многом определяется происхождением вида, пагуриды на видовом уровне демонстрируют пластичность репродуктивных характеристик. Их сезон размножения может быть приурочен как к теплomu, так и к холодному времени года. В разных местообитаниях одного вида изменение температурного режима отражается на сроках наступления нереста и длительности инкубационного периода, которая у одних видов значительно увеличивается из-за медленного развития эмбрионов при низких температурах, у других — благодаря появлению эмбриональной диапаузы, в результате чего самки производят меньше кладок за сезон размножения. Пелагические стадии — это наиболее уязвимый период жизни раков-отшельников, поэтому изменения репродуктивных характеристик, в первую очередь, направлены на обеспечение выхода личинок в планктон в наиболее благоприятное для их существования и развития время.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность сотрудникам водолазного отдела ННЦМБ ДВО РАН, в течение года проводившим отлов животных, старшему научному сотруднику лаборатории морфологии и систематики ННЦМБ ДВО РАН Н.И. Селину за конструктивные замечания по тексту статьи, а также переводчикам и анонимным рецензентам за внимательное прочтение рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН в рамках государственного задания (тема № 1021062912502-3 “Биоразнообразие Мирового океана: таксономия, штрих-кодирование, филогенетика, репродуктивная и эволюционная биология, биогеография”). Никаких дополнительных грантов на проведение или

руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Эксперименты с животными проводились в соответствии с Руководством Национального института здравоохранения по уходу и использованию лабораторных животных (<http://oacu.od.nih.gov/regs/index.htm>). Проведение экспериментов одобрено Комиссией по биоэтике Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН (Протокол 3/22 от 24 августа 2022 года).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у нее нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волвенко И.В. Механизмы регуляции динамики численности и продукционная биология раков-отшельников. Владивосток: Дальнаука, 1995. 248 с.
- Исаева В.В., Шукалюк А.И. Колониальные ракообразные Crustacea Rhizocephala. М.: Наука, 2007. 132 с.
- Кобякова З.И. Десятиногие раки (Crustacea, Decapoda) залива Посыет (Японское море) // Биоценозы залива Посыет Японского моря. Л.: Наука, 1967. С. 230–247.
- Корниенко Е.С. Репродуктивная стратегия раков-отшельников умеренных широт // Биол. моря. 2020. Т. 46. № 5. С. 304–314. <https://doi.org/10.31857/S0134347520050058>
- Корниенко Е.С. Оседание личинок и репродуктивная фенология симпатрических видов раков-отшельников умеренных широт // Биол. моря. 2021. Т. 47. № 4. С. 219–227. <https://doi.org/10.31857/S0134347521040082>
- Корниенко Е.С., Корн О.М. Ключ к определению зоо массовых видов раков-отшельников (Decapoda: Paguroidea) залива Восток (Японское море) // Биол. моря. 2016. Т. 42. № 5. С. 419–426.
- Корниенко Е.С., Корн О.М., Селин Н.И. Паразитофауна массовых видов прибрежных раков-отшельников залива Восток (Японское море) // Биол. моря. 2018. Т. 44. № 2. С. 80–85.
- Корниенко Е.С., Селин Н.И. Популяционные и репродуктивные характеристики рака-отшельника *Pagurus brachiomastus* (Thallwitz, 1892) (Decapoda: Paguridae) из залива Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 2019. Т. 45. № 3. С. 159–170. <https://doi.org/10.1134/S0134347519030082>
- Лысенко В.Н., Волвенко И.В. Рост и размножение рака-отшельника *Pagurus middendorffi* в заливе Посыета Японского моря // Биол. моря. 1987. № 2. С. 58–59.
- Марин И.Н. Малый атлас десятиногих ракообразных России. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2013. 145 с.
- Марин И.Н., Корн О.М., Корниенко Е.С. Раки-отшельники *Pagurus parvispina* Komai, 1997 и *Discorsopagurus maccloughlinae* Komai, 1995 (Decapoda: Paguridae) — новые виды для фауны российских вод Японского моря // Биол. моря. 2012. Т. 38. № 3. С. 257–259.
- Марин И.Н., Корниенко Е.С. Десятиногие ракообразные (Decapoda) залива Восток Японского моря // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2014. № 2. С. 49–71.
- Погребов В.Б., Кашенко В.П. Донные сообщества твердых грунтов залива Восток Японского моря // Биологические исследования залива Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 63–82.
- Селин Н.И., Корниенко Е.С., Корн О.М. Видовой состав и особенности распределения раков-отшельников (Decapoda: Paguroidea) в заливе Восток Японского моря // Биол. моря. 2016. Т. 42. № 6. С. 458–464.
- Abucay L.R., Sorongon-Yap P., Kesner-Reyes K. et al. Scientific knowledge gaps on the biology of non-fish marine species across European Seas // Front. Mar. Sci. 2023. V. 10. Art. ID 1198137. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1198137>
- Asakura A. Sexual differences in life history and resource utilization by the hermit crab // Ecology. 1995. V. 76. № 7. P. 2295–2313. <https://doi.org/10.2307/1941703>
- Contreras-Garduño J., Córdoba-Aguilar A. Sexual selection in hermit crabs: a review and outlines of future research // J. Zool. 2006. V. 270. № 4. P. 595–605. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00182.x>
- Fotheringham N. Population consequences of shell utilization by hermit crabs // Ecology. 1976. V. 57. P. 570–578.
- Goshima S.K., Kawashima T., Wada S. Mate choice by males of the hermit crab, *Pagurus filholi*: do males assess ripeness and/or fecundity of females? // Ecol. Res. 1998. V. 13. P. 151–161.
- Høeg J.T. The biology and life cycle of the Rhizocephala (Cirripedia) // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1995. V. 75. P. 517–550.

- Jung J. Systematic study of the superfamily Paguroidea (Crustacea: Decapoda: Anomura) from Korea. Ph. D./ Sc. D. These. Dept. Biol. Sciences. College of Natural Sciences. Seoul. 2017.
URL: <http://s-space.snu.ac.kr/handle/10371/137154?mode=full> (дата обращения: 20.02.2018)
- Komai T., Saito Y., Myorin E. A new species of the hermit crab genus *Pagurus* Fabricius, 1775 (Crustacea: Decapoda: Anomura: Paguridae) from shallow coastal waters in Japan, with a checklist of the East Asian species of the genus // *Zootaxa*. 2015. V. 3918. № 2. P. 224–238.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3918.2.4>
- Korn O.M., Kornienko E.S., Selin N.I. Population biology and reproductive characteristics of the hermit crab *Pagurus minutus* Hess, 1865 (Decapoda: Anomura: Paguridae) in the northern part of the species range (Peter the Great Bay, the Sea of Japan) // *Mar. Biol. Res.* 2018. V. 14. № 8. P. 846–855.
<https://doi.org/10.1080/17451000.2018.1503685>
- Kornienko E.S., Selin N.I., Korn O.M. Population and reproductive characteristics of the hermit crab *Pagurus proximus* Komai, 2000 (Decapoda: Anomura: Paguridae) in the northern part of the species range // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 2019. V. 99. № 1. P. 101–109.
<https://doi.org/10.1017/S0025315417001679>
- Marin I.N. The records of *Pagurus trigenocheirus* (Stimpson, 1858) (Crustacea: Decapoda: Paguridae) from the continental coasts of the Peter the Great Bay of the Sea of Japan with the list of hermit crab species from the area // *Zootaxa*. 2020. V. 4869. № 2. Art. ID 2.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4869.2.7>
- Mishima S., Henmi Y. Reproduction and embryonic diapause in the hermit crab *Pagurus nigrofascia* // *Crust. Res.* 2008. № 37. P. 26–34.
https://doi.org/10.18353/crustacea.37.0_26
- Moriyasu M., Lantaigne C. Embryo development and reproductive cycle in the snow crab, *Chionoecetes opilio* (Crustacea: Majidae), in the southern Gulf of St. Lawrence, Canada // *Can. J. Zool.* 1998. V. 76. P. 2040–2048.
<https://doi.org/10.1139/z98-147>
- Nakano R., Yasuda C.I., Koga T. Temporal changes in egg number and size during a single breeding season in the hermit crab *Pagurus minutus* // *Jpn. J. Benthol.* 2016. V. 71. P. 32–36 (на яп. яз.).
<https://doi.org/10.5179/benthos.71.32>
- Reiss H., Knäuper S., Kröncke I. Invertebrate associations with gastropod shells inhabited by *Pagurus bernhardus* (Paguridae) – secondary hard substrate increasing biodiversity in North Sea soft-bottom communities // *Sarsia*. 2003. V. 88. P. 404–415.
<https://doi.org/10.1080/00364820310003235>
- Reisser C.E., Forward R.B.Jr. Effect of salinity on osmoregulation and survival of a rhizocephalan parasite, *Loxothylacus panopaei*, and its crab host, *Rhithropanopeus harrisfi* // *Estuaries*. 1991. V. 14. № 1. P. 102–106.
- Tolley S.G., Winstead J.T., Haynes L., Volety A.K. Influence of salinity on prevalence of the parasite *Loxothylacus panopaei* in the xanthid *Panopeus obesus* in SW Florida // *Dis. Aquat. Org.* 2006. V. 70. P. 243–250.
<https://doi.org/10.3354/dao070243>
- Tudge C.C., Asakura A., Ah Yong S.T. Infraorder Anomura MacLeay, 1838 // *The Crustacea*. Leiden; Boston: Brill. 2012. V. 9. Pt. B. P. 221–335.
- Turra A., Leite F.P.P. Embryonic development and duration of incubation period of tropical intertidal hermit crabs (Decapoda, Anomura) // *Rev. Bras. Zool.* 2007. V. 24. № 3. P. 677–686.
<https://doi.org/10.1590/S0101-81752007000300020>
- Wada S. Environmental factors affecting sexual size dimorphism in the hermit crab *Pagurus middendorffii* // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 1999. V. 79. P. 953–954.
<https://doi.org/10.1017/S0025315499001150>
- Wada S., Goshima S., Nakao S. Reproductive biology of the hermit crab *Pagurus middendorffii* Brandt (Decapoda: Anomura: Paguridae) // *Crustacean Res.* 1995. V. 24. P. 23–32.
https://doi.org/10.18353/crustacea.24.0_23
- Wada S., Sonoda T., Goshima S. Temporal size covariation of mating pairs of the hermit crab *Pagurus middendorffii* (Decapoda: Anomura: Paguridae) during a single breeding season // *Crustacean Res.* 1996. V. 25. P. 158–164.
- Wada S., Kitaoka H., Goshima S. Reproduction of the hermit crab *Pagurus lanuginosus* and comparison of reproductive traits among sympatric species // *J. Crustacean Biol.* 2000. V. 20. № 3. P. 474–478.
- Wada S., Mima A. Reproductive characters of the hermit crab *Pagurus proximus* Komai, 2000 in Hakodate Bay, Southern Hokkaido, Japan // *Crustacean Res.* 2003. V. 32. P. 73–78.
https://doi.org/10.18353/crustacea.32.0_73
- Waiho K., Glenner H., Mirolubov A. et al. Rhizocephalans and their potential impact on crustacean aquaculture // *Aquaculture*. 2021. V. 531. Art. ID 735876.
<https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.735876>
- Wear R.G. Incubation in British decapod Crustacea, and the effects of temperature on the rate and success of embryonic development // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 1974. V. 54. P. 745–762.
- Webb J.B., Eckert G.L., Shirley T.C., Tamone S.L. Changes in embryonic development and hatching in

- Chionoecetes opilio* (Snow Crab) with variation in incubation temperature // Biol. Bull. 2007. V. 213. P. 67–75.
<https://doi.org/10.2307/25066619>
- Williams J.D., McDermott J.J.* Hermit crab biocoenoses: a worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2004. V. 305. № 1. P. 1–128.
<https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.02.020>
- Yasuda C.I., Otda M., Nakano R. et al.* Seasonal change in sexual size dimorphism of the major cheliped in the hermit crab *Pagurus minutus* // Ecol. Res. 2017. V. 32. P. 347–357.
<https://doi.org/10.1007/s11284-017-1438-3>

Reproductive Characteristics of the Hermit Crab *Pagurus middendorffii* Brandt, 1851 (Decapoda: Paguridae) from Peter the Great Bay, Sea of Japan

E. S. Kornienko^a

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

Some aspects of the reproductive biology of the widespread boreal hermit crab *Pagurus middendorffii* Brandt, 1851 were studied. Samples were collected monthly from November 2022 to November 2023 at a depth of 1–3 m in Zhitkov Bay (Russky Island, Peter the Great Bay, Sea of Japan). About 38% of the specimens were infected with parasitic crustaceans. Among healthy hermit crabs, the size of the calcified part of the carapace (*SL*) ranged from 1.9 to 6.6 mm (average 4.53 ± 0.95) for males, from 1.9 to 5.5 mm (average 3.67 ± 0.68) for females, and from 1.9 to 5.3 mm (average 3.56 ± 0.62 mm) for ovigerous females. The male to female ratio during the study period varied from 0.6 to 4.0 with an average of 2.2. Spawning commenced in late October and ceased in late November, the incubation period lasted 6.5 months, and the embryonic diapause was absent. Repeated spawning was not observed. A comparative analysis of the reproductive characteristics of hermit crabs from different areas showed that changes in the temperature regime influence the timing of spawning and the duration of the incubation period, which significantly increases due to the slow embryo development at low temperatures in some species and due to the embryonic diapause in others.

Keywords: hermit crabs, spawning, incubation period, temperature, Peter the Great Bay, Sea of Japan

УДК 597.08.591.5

НАХОДКИ СПАРИВАЮЩИХСЯ ОСОБЕЙ СЕВЕРНОГО ЛИТОДА *LITHODES MAJA* LINNAEUS, 1758 (DECAPODA: LITHODIDAE) В РОССИЙСКИХ ВОДАХ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2024 г. С. М. Русяев¹ (ORCID: 0000-0003-0402-8425),
Л. В. Павлова² (ORCID: 0000-0003-4422-0366),
Ю. А. Зуев³, * (ORCID: 0000-0003-1935-9032)

¹Магаданский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ ВНИРО), Магадан 685000, Россия

²Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск 183010, Россия

³Санкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ ВНИРО), Санкт-Петербург 199053, Россия

*e-mail: yzuyev@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.02.2024 г.

После доработки 19.04.2024 г.

Принята к публикации 05.06.2024 г.

Сообщается о двух случаях обнаружения спаривающихся особей северного литода *Lithodes maja* в российских водах Баренцева моря. Крабоиды обнаружены во время водолазных погружений у Мурманского побережья на глубинах 7 и 15 м при температуре воды 5–7°C. Минимальные размеры половозрелых особей этого вида составили 104 мм по ширине карапакса для самцов и 75 мм для самок. Восточной границей репродуктивного ареала *L. maja* в Северной Атлантике можно считать координаты 68.59° N, 33.01° E.

Ключевые слова: размножение, крабоиды, размеры, Мурманское побережье, распространение

DOI: 10.31857/S0134347524050049

Процесс спаривания у Decapoda изучен достаточно хорошо. Сведения об этом биологическом процессе у настоящих крабов (*Brachyura*) обобщены в обзорных работах (Hartnoll, 1969; Christy, 1987). Среди неполнохвостых крабов (*Anomura*) процесс спаривания изучен в основном у промысловых видов рода *Paralithodes* (Русяев, Шацкий, 2020; Powell, Nickerson, 1965; Paul, Paul, 2001). Сведения по спариванию видов, относящихся к роду *Lithodes* (семейство Lithodidae), редки.

Спаривающиеся крабы и крабоиды отличаются пассивным поведением и отсутствием реакции на приманку, что делает их в этот период недоступными для облова ловушками. Спариваясь, особи крабоидов держатся клешнями несколько суток в позе “рукопожатия” (Wada et al., 1997). Считается, что этот процесс лишает других самцов доступа к созревшей самке

(Goshima et al., 1995). Самки линяют незадолго до начала или в самом начале процесса удерживания самцом. После линьки самки самец помещает половые продукты (сперматофоры) рядом с гонопорами самки, расположенными у основания ее ходильных ног. В этот момент самка откладывает яйца, которые прикрепляются к щетинкам плеоподов. При соприкосновении с яйцами сперматофоры раскрываются, освобождая сперматозоиды, и происходит оплодотворение (Reid et al., 2007).

Северный литод *Lithodes maja* (в англоязычной литературе — northern stone crab) — вид, распространенный в северной Атлантике от Гудзонова пролива до Баренцева моря (Макаров, 1938; Macpherson, 1988). Он предпочитает температуру воды выше 2.5°C и не встречается в водах с отрицательной температурой (Macpherson, 1988). В силу невысокой численности северного

литода попытки организовать его промысел оказались малоуспешными (Woll, Burmeister, 2002; Quigley et al., 2016). Этим объясняется слабая изученность вида. В Баренцевом море *L. maja* исключительно редко попадает в ловушки и другие орудия лова, статистика его прилова обычно даже не документируется. Имеется публикация отечественных ученых об эпифауне этого вида, основанная на водолажном сборе (Дворецкий, Дворецкий, 2019). Немногочисленные зарубежные исследования, выполненные в основном при обловах ловушками, посвящены вопросам распределения и размерного состава популяции (Hiscock, Grant, 2006), роста (Brown, Thatje, 2019), физиологическим и биохимическим аспектам личиночного развития (Anger, 1996), а также влиянию факторов среды на батиметрическое распределение представителей вида (Brown et al., 2017). Сведения о спаривании *L. maja* в литературе нами не обнаружены. Поэтому новые данные о процессе размножения этого вида представляют определенный интерес.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили данные, собранные авторами во время водолажных погружений при изучении распределения мегазообентоса и камчатского краба у побережья Мурмана в 2006–2009 гг. Северного литода *Lithodes maja* легко идентифицировать по внешней морфологии: ярко выраженный раздвоенный рострум отличает его от близкородственного камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* (Макаров, 1938), интродуцированного в Баренцево море в 1960–1970-х годах. У всех отловленных особей штангенциркулем измерили ширину (CW) и длину (CL) карапакса, у двух экземпляров на электронных весах с точностью до 1 г определили массу. Межлиночную категорию и стадию зрелости икры оценивали визуально (Инструкции ..., 2001). Отметим степень обрастания карапакса и наличие повреждений на нем. Глубину и температуру воды в местах нахождения крабов измеряли с помощью водолазного компьютера. Воду для определения солености отбирали в Кольском заливе на горизонтах, кратных 5 м, соленость определяли с помощью лабораторного солемера ГЭ-250.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Спаривающихся особей *Lithodes maja* в позе “рукопожатия” за все время исследований обнаружили дважды: в июле 2006 г. в южной части Кольского залива у п. Мишуково (68.59° N, 33.01° E) на глубине 15 м и в июле 2009 г. в губе Амбарная (69.40° N, 31.28° E) на глубине 7 м. Температура воды в месте поимки первой пары составила 5.1°C, второй – 7.2°C, соленость воды на участке обнаружения *L. maja* в Кольском заливе была близка к океанической – 34.1‰ (Зуев, Павлова, 2011).

В Кольском заливе спаривающиеся крабы обнаружены на металлической причальной конструкции в биотопе илисто-песчаных грунтов, в губе Амбарная – на небольшом уступе скалы, уходящей вертикально вниз, в биоценозе макрофитов и морских ежей *Strongylocentrotus droebachiensis*.

Первую пару образовали самец $CW \times CL = 104.5 \times 99.7$ мм (масса 698 г) и самка 78.9×79.0 мм (274 г); вторую – самец $CW \times CL = 109.0 \times 102.0$ мм и самка 75.0×75.5 мм. Соотношение размеров спаривающихся особей характерно для представителей этого рода, самцы всегда крупнее самок. Особи имели полный комплект конечностей, за исключением самки из первой пары, утратившей одну заднюю ногу. Обрастания экзоскелета у самцов представлены немногочисленной молодью полихет-спирорбисов. Обе пары составили перелинявшие особи, их карапакс уже отвердел, исключением стала самка из второй пары, карапакс которой оставался мягким. В паре из Кольского залива перелинявшая самка с отвердевшим карапаксом уже отложила икру грязно-розового цвета. Самка из губы Амбарная с мягким карапаксом еще не отнерестилась. В первой паре самец держал самку перед собой перевернутой (вероятно, это был последний этап спаривания), во второй он находился над самкой, предположительно, только готовясь к передаче сперматофоров (рис. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Температура в местах нахождения спаривающихся особей *Lithodes maja* соответствовала температуре (6–8°C) в области наиболее частых поимок северного литода в диапазоне глубин 0–100 м, приведенной в базе данных

OBIS (Ocean Biogeographic Information System) (Brown et al., 2017). Этот факт, очевидно, указывает на оптимальность условий спаривания северного литода на Мурманском побережье в исследуемый период. Размеры половозрелых особей этого вида ранее определялись исследователями либо по наличию у самок кладок икры (Quigley et al., 2016), либо на основе данных состояния половых желез вскрытых особей (Brown et al., 2017). Визуальное определение половозрелости по икре оправдано только в отношении самок, и зрелость половых желез не гарантирует репродуктивное поведение особей. Поэтому размеры найденных особей (CW = 104 мм для самцов и 75 мм для самок), реализующих физиологические кондиции через поведенческий механизм размножения, максимально объективно устанавливают их половозрелость.

Спаривание, откладка яиц и появление личинок у северного литода могут не иметь выраженного сезонного пика, что объясняется асинхронным репродуктивным циклом, который свойственен глубоководным литодидам. Асинхронность цикла и лецитотрофный тип развития личинок у литодов делает сроки размножения независимыми от пика развития планктона (Long, Van Sant, 2016). Показано, что выход личинок *L. maja* из кладки происходит одновременно: небольшое количество личинок ежедневно высвобождается в течение 1–2 месяцев (Anger, 1996; Brown et al., 2018). Эта репродуктивная особенность *L. maja*, в сочетании с низкой плодовитостью вида, делает поимку личинок крайне маловероятной. Так, при многолетнем изучении личиночного цикла камчатского краба в пробах планктона, отбиравшихся с февраля по май в губах Баренцева моря (Матюшкин, Ушакова, 2002; Шамрай, 2013), личинки северного литода обнаружены не были.

К. Anger (1996), инкубировавший кладки *L. maja* в лабораторных условиях, считает, что у берегов Скандинавии размножение этого вида возможно практически в течение всего года. Однако В.В. Кузнецов (1964) отмечал, что в прибрежье Восточного Мурмана ооциты в гонадах самок северного литода заканчивали созревание в весенний период. При этом он указывал на различия в стадии зрелости наружной

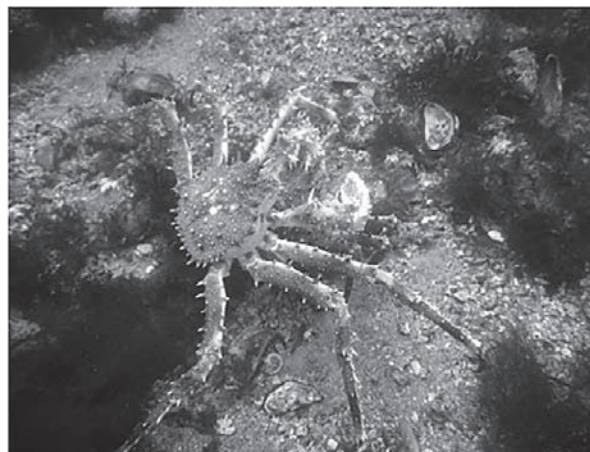


Рис. 1. Самец *Lithodes maja* удерживает самку перед собой. Баренцево море, губа Амбарная.

икры местных литодов, отловленных в весенние месяцы. Эти данные свидетельствуют о наличии растянутого во времени сезона размножения в прибрежье Мурмана, приходящегося на лето и осень. Этот предполагаемый период размножения *L. maja* в Баренцевом море подтверждает и температурный оптимум выклева его личинок (6 °C), определенный в лабораторных условиях (Anger, 1996). В других частях ареала *L. maja* откладка самками яиц также происходит в определенные сезоны: в европейских атлантических водах — зимой и весной (Thorson 1946; Macpherson, 1988), в северо-западной Атлантике (у берегов Канады) — летом (Squires, 1990).

Редкая встречаемость северного литода у Мурманского побережья, очевидно, обуславливается и краевой зоной его ареала в Баренцевом море. Численность *L. maja* здесь может поддерживаться постоянной иммиграцией взрослых особей из прибрежья Норвегии, близкого к центру ареала. Также возможен сезонный занос личинок из акватории северной Норвегии с прибрежной ветвью Северо-Атлантического течения, вплоть до побережья Мурмана. Такой путь пополнения популяций в Баренцевом море рассматривался для крабов *Geryon trispinosus* (Берестовский и др., 2000) и *Macropodia rostrata* (Соколов, 2003). Обнаружение спаривающихся особей *L. maja* и присутствие самок с икрой у Мурманского побережья, а также температура, соответствующая оптимальной для выклева личинок, свидетельствуют, что выход личинок

в планктон в этом районе возможен. При этом вопрос о выживании молоди северного литода в условиях южной части Баренцева моря остается открытым. В 1940–1950-х годах молодь *L. maja* была найдена в прибрежье Мурмана только один раз на глубине 180 м, в то время как у норвежского побережья на отрезке мыс Нордкап–Лофотенские острова она была довольно многочисленной (Кузнецов, 1964).

Таким образом, находка спаривающихся особей *L. maja* в Кольском заливе устанавливает восточную границу репродуктивного ареала этого вида: 68.59° N, 33.01° E. Опубликованные ранее сведения о поимках северного литода в Баренцевом море (Кузнецов, 1964) не указывают на его воспроизводство, так как самки с икрой могли мигрировать из западной части моря. По-видимому, размножение данного вида на краю ареала мало результативно и сопровождается выживанием незначительного количества молоди.

Факт спаривания (воспроизводства) северного литода в Баренцевом море не проясняет его находку в Белом море (координаты поимки не известны; Макаров, 1938), так как обитание вида не отмечено в других фаунистических обзорах для данной акватории (Дерюгин, 1928; Кузнецов, 1964).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данное исследование проведено при выполнении тематических планов ПИНРО и ММБИ и отчасти финансировалось за счет личных средств одного из соавторов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Экземпляры северного литода после процедур измерений и осмотра были возвращены в среду обитания. Северный литод отсутствует как объект регулирования в документе “Правила Рыболовства для Северного рыбохозяйственного бассейна”, тем самым не требуется разрешительных документов и для его изъятия. Иные нормативные акты для этого вида не обнаружены.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берестовский Е.Г., Семенов В.Н., Сенников А.М. О расширении ареала краба *Geryon tridens* в Баренцевом море // Биол. моря. 2000. Т. 26. № 3. С. 193–196.
- Дворецкий А.Г., Дворецкий В.Г. Эпибионты и комменсалы северного литода (*Lithodes maja*, Decapoda, Lithodidae) в Баренцевом море // Зоол. журн. 2019. Т. 98. № 4. С. 365–370.
- Дерюгин К.М. Фауна Белого моря и условия ее существования // Исследования морей СССР. Рос. гидрол. ин-т. 1928. Вып. 7–8. 511 с.
- Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2001. 291 с.
- Зув Ю.А., Павлова Л.В. Особенности распределения мегабентоса в верхней сублиторали Кольского залива (Баренцева моря) // Докл. Российской академии наук. 2011. Т. 439. № 5. С. 713–717.
- Кузнецов В.В. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого моря. 1964. М.-Л.: Наука, 242 с.
- Макаров В.В. Ракообразные. Anomura // Фауна СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Т. 10. Вып. 3. 324 с.
- Матюшкин В.Б., Ушакова М.Ф. Особенности личиночного цикла камчатского краба (*Paralithodes camtschaticus*) и рака-отшельника (*Pagurus pubescens*) в фьордовых водах Западного Мурмана // Биоресурсы и аквакультура в прибрежных районах Баренцева и Белого морей. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2002. С. 125–136.
- Русяев С.М., Шацкий А.В. О спаривании особей камчатского краба в сублиторали Мурманского побережья Баренцева моря // Промысловые беспозвоночные: Материалы IX Всерос. науч. конф. 30 сентября – 2 октября 2020 г. Симферополь: ИТ “Ариал”, 2020. С. 12–17.
- Соколов В.И. Фауна десятиногих ракообразных (Crustacea, Decapoda) Баренцева моря // Тр. ВНИРО. 2003. Т. 142. С. 25–76.
- Шамрай Т.В. Распределение пелагических личинок некоторых представителей отряда Decapoda в прибрежных водах Западного Мурмана // Биологические ресурсы промысла у берегов Мурмана. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2013. С. 129–140.
- Anger K. Physiological and biochemical changes during lecithotrophic larval development and early juvenile growth in the northern stone crab, *Lithodes maja* (Decapoda: Anomura) // Mar. Biol. 1996. V. 126. № 2. P. 283–296.

- Brown A., Thatje S., Morris J.P. et al. Metabolic costs imposed by hydrostatic pressure constrain bathymetric range in the lithodid crab *Lithodes maja* // J. Exp. Biol. 2017. V. 220. № 21. P. 3916–3926.
- Brown A., Thatje S., Oliphant A. et al. Temperature effects on larval development in the lithodid crab *Lithodes maja* // J. Sea Res. 2018. V. 139. P. 73–84.
- Brown A., Thatje S. Growth in the northern stone crab *Lithodes maja* Linnaeus, 1758 (Decapoda: Anomura: Lithodidae), a potential fishery target, in the laboratory // J. Crustacean Biol. 2019. V. 39. № 5. P. 582–585.
- Christy J.H. Competitive mating, mate choice and mating associations of brachyuran crabs // Bull. Mar. Sci. 1987. V. 41. P. 177–191.
- Goshima S., Ito K., Wada S., et al. Reproductive biology of the stone crab *Hapalogaster dentata* (Anomura: Lithodidae) // Crustacean Res. 1995. V. 24. P. 8–18.
- Hartnoll R.G. Mating in the Brachyura // Crustaceana. 1969. V. 16. № 2. P. 161–181.
- Hiscock W., Grant S.M. Northern Stone Crab (*Lithodes maja*) Distribution, Biology, and Fishery Potential, Centre for Sustainable Aquatic Resources, Fisheries and Marine Institute of Memorial University of Newfoundland, Canada, Technical Report P-204, St. John's, Newfoundland: Fish. Mar. Inst. Meml. Univ. of Newfoundland, 2006.
- Long W.C., Van Sant S.B. Embryo development in golden king crab (*Lithodes aequispinus*) // Fish. Bull. 2016. V. 114. P. 67–77.
- Macpherson E. Revision of the family Lithodidae Samouelle, 1819 (Crustacea, Decapoda, Anomura) in the Atlantic Ocean // Monogr. Zool. Mar. 1988. № 2. P. 9–153.
- Paul A.J., Paul J.M. Size of Maturity in Male Golden King Crab, *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae) // J. Crustacean Biol. 2001. V. 21. № 2. P. 384–387.
- Powell G.C., Nickerson R.B. Reproduction of king crabs, *Paralithodes camtschatica* (Tilesius) // J. Fish. Board of Can. 1965. V. 22. № 1. P. 101–111.
- Quigley D.T.G., Flannery K., MacGabhann D. The Northern Stone Crab (*Lithodes maja*) (Crustacea: Decapoda: Anomura) in Irish and UK waters // Ir. Nat. Jl. 2016. V. 35. P. 1–11.
- Reid W.D.K., Watts J., Clarke S. et al. Egg development, hatching rhythm and moult patterns in *Paralomis spinosissima* (Decapoda: Anomura: Paguroidea: Lithodidae) from South Georgia waters (Southern Ocean) // Polar Biol. 2007. V. 30. P. 1213–1218.
- Squires H.J. Decapod Crustacea of the Atlantic coast of Canada // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1990. V. 221. P. 1–532.
- Thorson G. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates // Medd. Komm. Dan. Fisk. Havunders., Ser. Plankton. 1946. V. 4. P. 1–523.
- Wada S., Ashidate M., Goshima S. Observations on the reproductive behavior of the spiny king crab *Paralithodes brevipes* (Anomura: Lithodidae) // Crustacean Res. 1997. V. 26. P. 56–61.
- Woll A.K., Burmeister A.D. Occurrence of northern stone crab (*Lithodes maja*) at southeast Greenland // Crabs in Cold Water Regions: Biology, Managements, and Economics. Fairbanks: Univ. of Alaska, 2002. P. 733–750.

Findings of Mating Individuals of the Northern Stone Crab *Lithodes maja* Linnaeus, 1758 (Decapoda: Lithodidae) in Russian Waters of the Barents Sea

S. M. Rusyaev^a, L. V. Pavlova^b, Yu. A. Zuyev^c

^aMagadan Branch, Federal Research Institute of Fishery and Oceanography (VNIRO), Magadan 685000, Russia

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

^cSaint Petersburg Branch, Federal Research Institute of Fishery and Oceanography (VNIRO), St. Petersburg 199053, Russia

Two cases of mating individuals of the northern stone crab *Lithodes maja* have been recorded from the Russian waters of the Barents Sea. These king crabs were found during diving near the Murman Coast at depths of 7 and 15 m at a water temperature of 5–7°C. The minimum sizes of the mature individuals of this species in carapace width were 104 mm for males and 75 mm for females. The eastern boundary of the breeding range for *L. maja* in the North Atlantic can be considered as 68.59° N, 33.01° E.

Keywords: reproduction, Norway king crabs, size, Murman Coast, distribution

УДК 556: 57.045

АМУРСКИЙ ЗАЛИВ: ГИДРОЛОГО-ГИДРОХИМИЧЕСКИЕ И МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ В ПЕРИОД ДЕЙСТВИЯ ЛЕТНЕГО МУССОНА

© 2024 г. А. Ю. Лазарюк^{1, 2} (ORCID: 0000-0003-4231-9653),
Н. К. Христофорова^{3, 4} (ORCID: 0000-0002-9559-8660),
Т. В. Бойченко³ (ORCID: 0000-0002-1338-9479)

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

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

³Дальневосточный федеральный университет (ДВФУ), Владивосток 690922, Россия

⁴Тихоокеанский институт географии (ТИГ) ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия
e-mail: lazaryuk@poi.dvo.ru

Поступила в редакцию 03.12.2023 г.

После доработки 18.06.2024 г.

Принята к публикации 19.06.2024 г.

Выполненная в июле 2022 г. комплексная гидролого-микробиологическая съемка Амурского залива показала, что уровни и распределение термохалинных и гидрохимических параметров отражают влияние летнего муссона и речного стока. Под воздействием южного ветра происходил сгон поверхностных вод вдоль западного берега, обуславливая относительно восточного побережья понижение температуры воды на 0.3–1°C и повышение солёности на 2.6 епс. Одновременно на северо-востоке залива наблюдался эффект нагона с запиранием опресненных и обогащенных биогенными элементами относительно теплых поверхностных вод. Эти благоприятные условия вызывали цветение фитопланктона, которое сопровождалось высокой концентрацией хлорофилла *a* (до 6–9 мкг/л) и насыщением вод кислородом (до 120%). В придонных слоях этого сектора, как следствие развития процесса эвтрофикации, наблюдалась гипоксия с концентрацией кислорода менее 5%. Согласно результатам микробиологического исследования, воды Амурского залива летом 2022 г. относились к мезосапробным, обогащенным органическими соединениями, накопление органического вещества преобладало над его деструкцией. На биологическое загрязнение вод указывала высокая численность бактерий санитарно-показательной группы, превышающая ПДК, а на активность растительных сообществ – присутствие в больших количествах фенол-резистентных микроорганизмов. Нефтяное загрязнение выявлено только вблизи источников поступления нефтеуглеводородов – нефтебазы и узловой железнодорожной станции. О незначительности специализированного (техногенного) пресса на воды залива на момент взятия проб свидетельствовала низкая численность металл-резистентных микроорганизмов.

Ключевые слова: STD-данные, гидрохимический анализ, микробная индикация, Амурский залив, Японское море, южный муссон

DOI: 10.31857/S0134347524050057

Амурский залив – полузакрытая северо-западная часть зал. Петра Великого Японского моря. Его западной границей является материковый берег, восточной – побережье п-ова Муравьева-Амурского и уходящих от него на юго-запад островов Русский, Попова, Рейнеке, Рикорда, Циволько и Желтухина. От южной границы (линии от мыса Брюса к о-ву Желтухина) залив вдаётся в материк на север на 70 км. На севере залива в него впадает

р. Раздольная — самая крупная после р. Туманной река южного Приморья, на северо-востоке — реки Шмидтовка и Богатая, на северо-западе — небольшие реки Амба, Барабашевка и Нарва. Дно залива представляет собой слабо-наклонную в сторону моря аккумулятивную равнину. Глубина залива нарастает постепенно от 0 до 53 м. Средняя глубина — 15 м. Полоса мелководья до 5 м огибает вершину залива (шириной 1–5 км) и северо-западный берег. Юго-восточный берег залива горист, западное и северное побережье почти на всем протяжении низменное, местами заболоченное с песчаным берегом. Особенностью подводного рельефа Амурского залива, как и Уссурийского, является наличие большого вала субширотного простираения. В Амурском заливе вал известен под названием Муравьевского порога, который поднимается над дном на 8–15 м. Вал простирается от южной оконечности п-ова Песчаный до о-ва Русский. Из-за вала в северной части залива происходит аккумуляция почти всего материала твердого стока р. Раздольная (Гомоюнов, 1927; Петренко, Мануйлов, 1988; Подорванова и др., 1989; Лоция ..., 1996).

Среди ряда акваторий дальневосточных морей России Амурский залив относится к наиболее продуктивным районам, испытывающим мощный антропогенный пресс (Шулькин, Семькина, 2012; Петухов и др., 2019; Лосев, 2019; Михайлик и др., 2020; Чернова, Коженкова, 2020; Тищенко и др., 2021; Semkin et al., 2022). На побережье залива расположен крупный город-порт Владивосток, а в бассейне его водосбора находится промышленный г. Уссурийск. В долине р. Раздольная развито сельское хозяйство. Залив характеризуется активным судоходством, на его берегах имеются портовые сооружения и судоремонтные предприятия, нефтебаза и рыбокомбинат. В то же время значительная часть побережья используется для рекреации, что приводит к появлению в среде большого количества аллохтонных микроорганизмов, включающих в свой пул условно-патогенную и патогенную микрофлору (Бойченко и др., 2009; Христофорова, Бойченко, 2018а). В результате акватория залива подвергается повышенной антропогенной нагрузке и требует постоянного контроля за состоянием среды и биоты (Христофорова, Бойченко, 2018б).

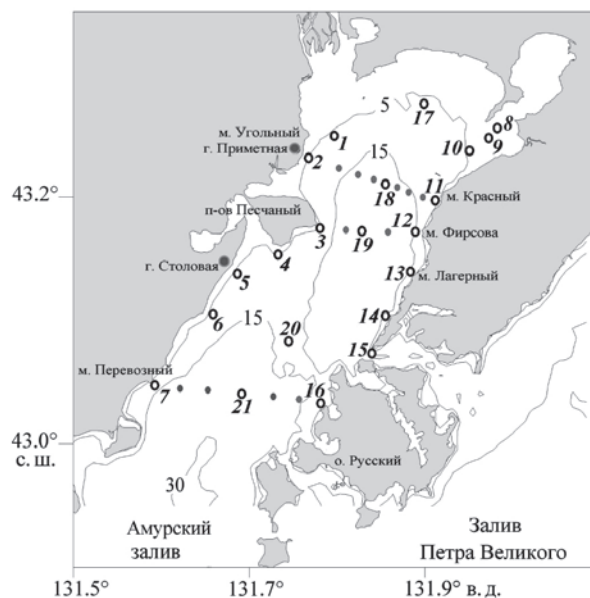


Рис. 1. Рельеф дна Амурского залива (изобаты 5, 15 и 30 м) и схема расположения гидрологических и микробиологических станций (отмечены цифрами).

В настоящем исследовании внимание акцентируется на гидролого-гидрохимических показателях водной толщи, а также на микробиологическом контроле поверхностных вод залива.

Цель работы — оценить современное состояние поверхностных вод Амурского залива в летнее время на основе данных STD профилирования водной толщи и микробной индикации поверхностных вод.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Гидролого-гидрохимическое обследование состояния вод Амурского залива проводили 2–3 июля 2022 г. Наблюдения включали профилирование водной толщи автономным STD зондом на 35-ти гидрологических станциях, на 21-й из них отбирали пробы воды из поверхностного слоя на микробную индикацию. Места отбора проб воды (номера станций указаны на рис. 1), которые определяли с учетом предполагаемых источников загрязнения, в основном располагались на мелководье вдоль западного (ст. 1–7) и восточного (ст. 8–16) побережий. Фоновые станции (ст. 17–21) выбраны на осевой линии залива, где глубина достигала 25 м. Предназначенные для уточнения распределения контролируемых параметров

Таблица 1. Метрологические характеристики автономного CTD-зонда ASTD102-Rinko

Характеристики	Диапазон	Точность	Разрешение	Инерционность, с
Температура, °C	−5±40	0.01	0.001	0.2
Электропроводность, мСм/см	0–65	0.01	0.001	0.2
Давление, дбар	0–1000	0.3	0.02	0.2
Соленость, епс*	2–40	0.02		
Мутность, NTU**	0–1000	2%	0.03	0.2
Концентрация хлорофилла, мкг/л	0–400	1%	0.01	0.2
Концентрация кислорода, мг/л	0–20	0.4	0.001	1

*Единица практической солености (The Acquisition, Calibration and Analysis ..., 1988).
**Условная единица мутности, 1 NTU = 1 мг/л (каолин)

дополнительные станции, на которых выполняли только CTD профилирование, располагались на трех поперечных разрезах: г. Приметная – мыс Красный (ст. 2, 18 и 11), п-ов Песчаный – мыс Фирсова (ст. 3, 19 и 12) и мыс Перевозный – мыс Михайловского на о-ве Русский (ст. 7, 21 и 16) (рис. 1).

Профилирование водной толщи залива осуществляли автономным CTD-зондом ASTD102 (JFE Advantech Co. Ltd., Япония), который с частотой 10 Гц измеряет температуру, давление, соленость и мутность воды, а также концентрации хлорофилла *a* и растворенного кислорода. Метрологические характеристики зонда ASTD102, заявленные изготовителем, представлены в табл. 1. По результатам первичной обработки CTD-данных, выполненной с применением оригинальных программных продуктов (Лазарюк, Кошелева, 2014), получены ряды параметров воды с оптимальным для последующего анализа шагом 0.5 м по глубине.

Координаты гидрологических станций определяли по навигатору Garmin eTrex. Погодные условия анализировали по архиву метеоданных WMO_ID = 31960, который содержит непрерывные ряды срочных (восемь раз в сутки) наблюдений на метеостанции Владивосток-гора (Архив погоды г. Владивосток, 2024).

Координаты станций отбора проб на микробиологический анализ приведены в табл. 2. Пробы воды отбирали из поверхностного слоя (10–20 см) в стерильные пластиковые емкости,

транспортировали в лабораторию согласно ГОСТ (ГОСТ 31942–12 ..., 2013) и анализировали с соблюдением сроков хранения проб.

Общую численность колониеобразующих сапрофитных гетеротрофных микроорганизмов в 1 мл воды определяли методом десятикратных разведений с последующим высевом аликвоты в трех повторностях на питательную среду для морских микроорганизмов с добавлением 1.5% агара (Наливайко, 2006; Youshimizu et al., 1976). Количество олиготрофов в 1 мл воды определяли этим же методом на твердой модифицированной для морских микроорганизмов среде Миллса (Ильинский и др., 2010). Нефте- и фенол-устойчивые микроорганизмы определяли на голодной среде, в которую добавляли нефть или фенол в конечной концентрации 0.1% как единственный источник углерода для развития бактерий (Руководство ..., 1980). Количество металл-резистентных форм в сообществе гетеротрофных культивируемых микроорганизмов определяли, используя селективные среды, приготовленные на основе среды для морских микроорганизмов с добавками солей металлов в концентрациях, ингибирующих рост чувствительных форм бактерий. В качестве добавок использовали хлориды тяжелых металлов Zn, Cu, Cd, Ni, Pb (Димитриева, 1999; Димитриева, Безвербная, 2002). Санитарно-показательные микроорганизмы – бактерии группы кишечной палочки (общие колиформные бактерии) обнаруживали, используя селективную среду Эндо. Определяли каталазоположительные и

Таблица 2. Координаты станций, время отбора проб воды на микробную индикацию и значения характеристик, измеренных зондом ASTD102 в поверхностном слое Амурского залива 2–3 июля 2022 г.

№ ст.	Дата	Время	Широта, N	Долгота, E	T, °C	S, епс	Chl, мкг/л	O ₂		Trb, NTU
								растворенный, мг/л	насыщение, %	
1	3.07	10:52	43° 15.0′	131° 47.7′	20.81	23.29	2.6	7.3	94.1	1.6
2	3.07	10:38	43° 14.2′	131° 46.0′	20.49	24.55	1.7	7.3	94.3	0.8
3	2.07	12:46	43° 10.5′	131° 46.9′	19.84	25.09	1.9	6.7	85.8	1.3
4	2.07	12:18	43° 9.2′	131° 44.0′	19.1	27.48	1.7	7.3	92.8	0.6
5	2.07	11:58	43° 8.5′	131° 41.4′	18.3	28.58	2.2	7.4	93.6	1.7
6	2.07	11:38	43° 6.4′	131° 40.0′	18.6	29.27	1.5	7.5	95.7	0.4
7	2.07	10:56	43° 2.82′	131° 35.28′	<i>17.88</i>	30.68	<i>0.8</i>	7.5	95.5	0.5
8	3.07	12:43	43° 15.46′	131° 58.91′	22.6	18.32	5.7	7.8	100	3.4
9	3.07	11:58	43° 14.94′	131° 58.43′	23.01	17.31	7	8.4	108.2	2.4
10	3.07	13:31	43° 14.2′	131° 57.0′	22.94	<i>16.08</i>	6.1	8.7	111.1	2.1
11	3.07	9:30	43° 11.98′	131° 54.9′	21.23	20.01	5.6	7.7	98.9	1.7
12	2.07	13:37	43° 10.4′	131° 53.3′	21.12	22.44	1.9	7.6	96.5	0.9
13	2.07	13:54	43° 8.4′	131° 53.4′	20.24	26.52	2.6	7.6	97.2	1
14	2.07	14:17	43° 6.2′	131° 51.5′	19.58	28.3	1.7	7.6	96.5	0.5
15	2.07	14:35	43° 4.37′	131° 50.6′	19.51	28.66	1.7	7.5	96.8	0.5
16	2.07	9:38	43° 2.0′	131° 47.2′	18.25	29.52	1.2	7.4	93.5	0.4
17	3.07	11:30	43° 16.7′	131° 54.0′	21.59	18.49	9.7	9.6	123.2	2.8
18	3.07	9:51	43° 12.3′	131° 52.9′	20.62	23.29	2.4	7.6	97.4	0.7
19	2.07	13:12	43° 10.4′	131° 50.0′	20.84	22.47	2.6	7.6	96.7	1.1
20	2.07	9:19	43° 5.0′	131° 45.0′	18.69	28.75	1.8	7.4	94.3	<i>0.5</i>
21	2.07	10:14	43° 2.55′	131° 41.5′	18.58	27.67	1.8	7.4	93.6	0.9

Примечание. Здесь и в табл. 3–5 полужирным шрифтом выделены наибольшие значения показателей, курсивом – наименьшие. Условные обозначения: T – температура, S – соленость, Chl – концентрация хлорофилла *a*, O₂ – концентрация растворенного кислорода, Trb – мутность.

оксидазоотрицательные грамотрицательные бактерии (Руководство ..., 1980). Данные, полученные по результатам лабораторных исследований, обрабатывали общепринятыми статистическими методами.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Согласно данным, полученным с помощью профилографа на станциях отбора проб воды (табл. 2), температура воды в поверхностном слое изменялась от 17.9°C до 23°C, наименьшее значение выявлено вблизи мыса Перевозный, наибольшее – на мелководье между мысом Де-Фриза и ж/д ст. Океанская. Пространственное распределение солености имело противоположный характер, варьируя от 16 до 30.7 епс. При этом пул станций с наименьшей величиной

солености и максимальной мутностью воды (до 3.4 NTU) концентрировался в северо-восточном секторе залива, вода на южных станциях была более соленой и прозрачной (менее 1 NTU). Концентрации хлорофилла *a* и растворенного кислорода повторяли абрис мутности, варьируя от 0.8 до 9.7 мкг/л и от 6.7 до 9.6 мг/л соответственно. При этом максимум насыщения вод кислородом достигал 123% на самой северной станции 17.

Общая численность гетеротрофов изменялась от 3×10^2 до 9×10^4 КОЕ/мл, хотя на большинстве станций наблюдали концентрацию $> 10^4$ КОЕ/мл. Численность олиготрофов была заметно ниже, варьируя от 10 до 10^4 КОЕ/мл с преобладанием 10^2 КОЕ/мл. На десяти из 21 станции обнаружены бактерии группы кишечной палочки, их максимальная концентрация, превышающая

Таблица 3. Численность эколого-трофических групп микроорганизмов и индекс олиготрофности в поверхностных водах Амурского залива 2–3 июля 2022 г.

№ ст.	Численность микроорганизмов, КОЕ/мл				Индекс олиготрофности
	КГМ	О	БГКП	Анаэробные	
1	$(4.8 \pm 0.22) \times 10^4$	$(3.0 \pm 0.13) \times 10^2$	0	$(3.9 \pm 0.14) \times 10$	<0.01
2	$(3.8 \pm 0.31) \times 10^4$	$(1.3 \pm 0.13) \times 10^4$	$(3.2 \pm 0.14) \times 10$	0	0.34
3	$(6.4 \pm 0.14) \times 10^3$	$(1.4 \pm 0.11) \times 10$	0	$(4.2 \pm 0.22) \times 10$	<0.01
4	$(8.5 \pm 0.23) \times 10^3$	$(8.7 \pm 0.13) \times 10$	0	$(2.7 \pm 0.23) \times 10$	0.01
5	$(3.5 \pm 0.21) \times 10^3$	$(3.7 \pm 0.18) \times 10^2$	0	0	1.05
6	$(9.4 \pm 0.14) \times 10^4$	$(1.4 \pm 0.13) \times 10$	$(2.8 \pm 0.12) \times 10^2$	$(1.4 \pm 0.13) \times 10$	<0.01
7	$(2.8 \pm 0.32) \times 10^4$	$(1.1 \pm 0.31) \times 10$	0	$(5.7 \pm 0.13) \times 10^2$	<0.01
8	$(3.3 \pm 0.13) \times 10^4$	$(5.3 \pm 0.13) \times 10$	$(8.7 \pm 0.22) \times 10$	0	<0.01
9	$(2.4 \pm 0.14) \times 10^4$	$(1.1 \pm 0.14) \times 10$	$(4.4 \pm 0.21) \times 10$	$(1.7 \pm 0.18) \times 10^2$	<0.01
10	$(3.5 \pm 0.23) \times 10^4$	$(1.5 \pm 0.23) \times 10$	$(4.6 \pm 0.13) \times 10^2$	0	<0.01
11	$(1.5 \pm 0.21) \times 10^4$	$(7.5 \pm 0.2) \times 10^3$	$(1.1 \pm 0.11) \times 10$	0	0.5
12	$(1.4 \pm 0.18) \times 10^4$	$(1.1 \pm 0.11) \times 10$	$(7.3 \pm 0.12) \times 10$	$(2.7 \pm 0.23) \times 10$	<0.01
13	$(8.8 \pm 0.22) \times 10^4$	$(1.2 \pm 0.18) \times 10^2$	$(1.3 \pm 0.17) \times 10^2$	$(4.6 \pm 0.23) \times 10^2$	<0.01
14	$(2.3 \pm 0.31) \times 10^3$	$(4.3 \pm 0.11) \times 10^3$	0	$(1.7 \pm 0.22) \times 10$	1.86
15	$(2.4 \pm 0.14) \times 10^3$	$(3.4 \pm 0.11) \times 10^3$	0	$(1.3 \pm 0.23) \times 10$	1.41
16	$(7.5 \pm 0.36) \times 10^4$	$(1.5 \pm 0.36) \times 10$	0	0	<0.01
17	$(4.5 \pm 0.24) \times 10^4$	$(1.5 \pm 0.24) \times 10^2$	$(5.1 \pm 0.28) \times 10$	$(4.9 \pm 0.27) \times 10$	<0.01
18	$(7.4 \pm 0.31) \times 10^4$	$(6.4 \pm 0.21) \times 10^2$	$(2.1 \pm 0.31) \times 10$	0	<0.01
19	$(9.8 \pm 0.26) \times 10^4$	$(3.4 \pm 0.17) \times 10^2$	0	$(3.5 \pm 0.35) \times 10$	<0.01
20	$(8.3 \pm 0.33) \times 10^2$	<i>$(1.1 \pm 0.33) \times 10$</i>	0	$(7.0 \pm 0.22) \times 10$	0.01
21	<i>$(3.4 \pm 0.21) \times 10^2$</i>	$(3.9 \pm 0.18) \times 10^2$	0	$(3.9 \pm 0.32) \times 10$	1.14

Условные обозначения: КГМ – колониеобразующие сапрофитные гетеротрофные микроорганизмы; О – олиготрофные микроорганизмы; БГКП – бактерии группы кишечной палочки.

10^2 КОЕ/мл, отмечена на восточном побережье в районе Первой речки (мыс Лагерный) и между о-вом Скребцова и мысом Де-Фриза, а также на западном побережье южнее устья р. Барабашевка (ст. 6). Бактерии-анаэробы отсутствовали на трети станций, в местах их преобладания численность превышала 10^2 КОЕ/мл (табл. 3).

Одновременное выявление сапрофитов и олиготрофов и сравнение их количества показывает степень минерализации органического вещества, а также дает количественный показатель – индекс олиготрофности, величина которого отражает степень обогащенности местообитания азотсодержащим органическим веществом и интенсивность его минерализации (Наливайко, 2006). Значения индекса,

превышающие 0.01, выявлены на шести станциях (табл. 3).

Бактерии, растущие на среде с сырой нефтью, проявились в пробах восьми станций, и только на четырех из них численность деструкторов нефти превышала 10^2 КОЕ/мл. Фенол-окисляющие бактерии присутствовали практически повсеместно, на половине станций их численность превышала 10^2 КОЕ/мл. Металл-резистентные микроорганизмы встречались редко и в малых количествах: Си-резистентные не выявлены вообще, Рb-резистентные обнаружены только на одной станции, устойчивые к Ni – на двух, к Zn – на восьми и к Cd – на девяти станциях (табл. 4).

Таблица 4. Численность индикаторных групп микроорганизмов в поверхностных водах Амурского залива 2–3 июля 2022 г.

№ ст.	Численность, КОЕ/мл				
	Фенол-резистентные	Нефть-резистентные	Cd-резистентные	Zn-резистентные	Ni-резистентные
1	$(8.9 \pm 0.17) \times 10$	$(2.5 \pm 0.25) \times 10$	0	0	0
2	$(4.9 \pm 0.14) \times 10^2$	0	$(6.0 \pm 0.33) \times 10$	$(4.6 \pm 0.21) \times 10$	0
3	$(6.0 \pm 0.33) \times 10$	0	$(1.1 \pm 0.24) \times 10$	$(2.0 \pm 0.13) \times 10$	$(1.2 \pm 0.11) \times 10$
4	$(2.0 \pm 0.15) \times 10$	$(3.0 \pm 0.22) \times 10$	0	0	0
5	0	$(1.8 \pm 0.24) \times 10^2$	0	0	0
6	$(1.3 \pm 0.23) \times 10^2$	0	0	$(7.9 \pm 0.16) \times 10$	0
7	$(1.1 \pm 0.13) \times 10$	$(3.7 \pm 0.14) \times 10^3$	0	0	0
8	$(2.6 \pm 0.11) \times 10^2$	$(9.0 \pm 0.23) \times 10^2$	$(7.9 \pm 0.31) \times 10$	$(9.2 \pm 0.33) \times 10$	0
9	$(4.5 \pm 0.24) \times 10^2$	0	$(3.0 \pm 0.21) \times 10$	$(7.0 \pm 0.31) \times 10$	0
10	$(2.0 \pm 0.25) \times 10$	$(4.0 \pm 0.18) \times 10$	0	0	0
11	$(4.7 \pm 0.22) \times 10^2$	0	$(9.2 \pm 0.17) \times 10$	$(8.7 \pm 0.15) \times 10$	0
12	$(1.2 \pm 0.17) \times 10^2$	0	$(2.0 \pm 0.11) \times 10$	0	$(2.8 \pm 0.2) \times 10$
13	$(3.7 \pm 0.14) \times 10^2$	$(2.6 \pm 0.11) \times 10^3$	0	$(5.9 \pm 0.18) \times 10$	0
14	$(3.2 \pm 0.31) \times 10^2$	0	0	0	0
15	$(1.7 \pm 0.12) \times 10^2$	0	$(3.1 \pm 0.12) \times 10$	$(2.0 \pm 0.13) \times 10$	0
16	$(3.0 \pm 0.11) \times 10$	0	0	0	0
17	$(9.7 \pm 0.21) \times 10$	0	0	0	0
18	$(2.9 \pm 0.31) \times 10^2$	$(3.0 \pm 0.22) \times 10$	$(7.5 \pm 0.31) \times 10$	0	0
19	$(4.3 \pm 0.27) \times 10^2$	0	$(2.9 \pm 0.17) \times 10$	0	0
20	$(2.0 \pm 0.12) \times 10$	0	0	0	0
21	$(1.3 \pm 0.22) \times 10$	0	0	0	0

Примечание. Cu-резистентные микроорганизмы не выявлены; Pb-резистентные обнаружены только на ст. 6 в количестве $(2.1 \pm 0.1) \times 10$.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наблюдения выполняли в течение двух дней с аномально теплой погодой, когда температура воздуха в полуденные часы достигала 26°C (рис. 2а), что характерно для южного муссона (Гайко, 2017). В течение первого дня съемки (2 июля), когда работы выполнялись в южной части акватории (включая разрез мыс Песчаный – мыс Фирсова), и в предшествующие сутки скорость ветра южных направлений достигала 5–7 м/с. Под его воздействием вдоль материкового побережья сформировался сгонный эффект, который проявился в пониженной температуре и повышенной солености вод, несмотря на значительные июньские осадки

(190 мм) и обильный сток рек Раздольная, Амба и Барабашевка. Например, на южном разрезе в поверхностном слое у мыса Перевозный температура воды и соленость составляли 17.88°C и 30.7 епс (ст. 7, табл. 2), у мыса Михайловского – $18.25^\circ\text{C}/29.5$ епс, а на разрезе мыс Песчаный – мыс Фирсова соответственно $19.8^\circ\text{C}/25.1$ епс и $21.1^\circ\text{C}/22.44$ епс. В следующие сутки съемка, начавшаяся при штилевой погоде, продолжилась при постепенном усилении южного ветра (рис. 2б). Характер распределения термохалинных параметров сохранялся. Так, у материкового берега вблизи горы Приметная (ст. 2), несмотря на влияние стока р. Раздольная, наблюдалась более холодная (20.5°C) и соленая

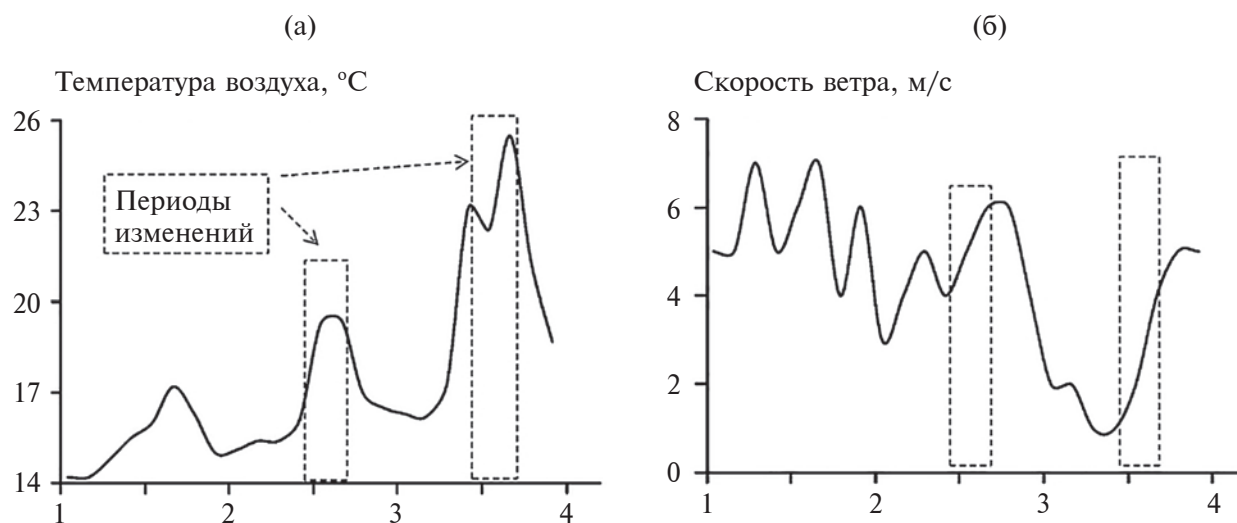


Рис. 2. Температура воздуха (а) и модуль скорости ветра (б) с 1 по 3 июля 2022 г. (по: Архив погоды ..., 2024).

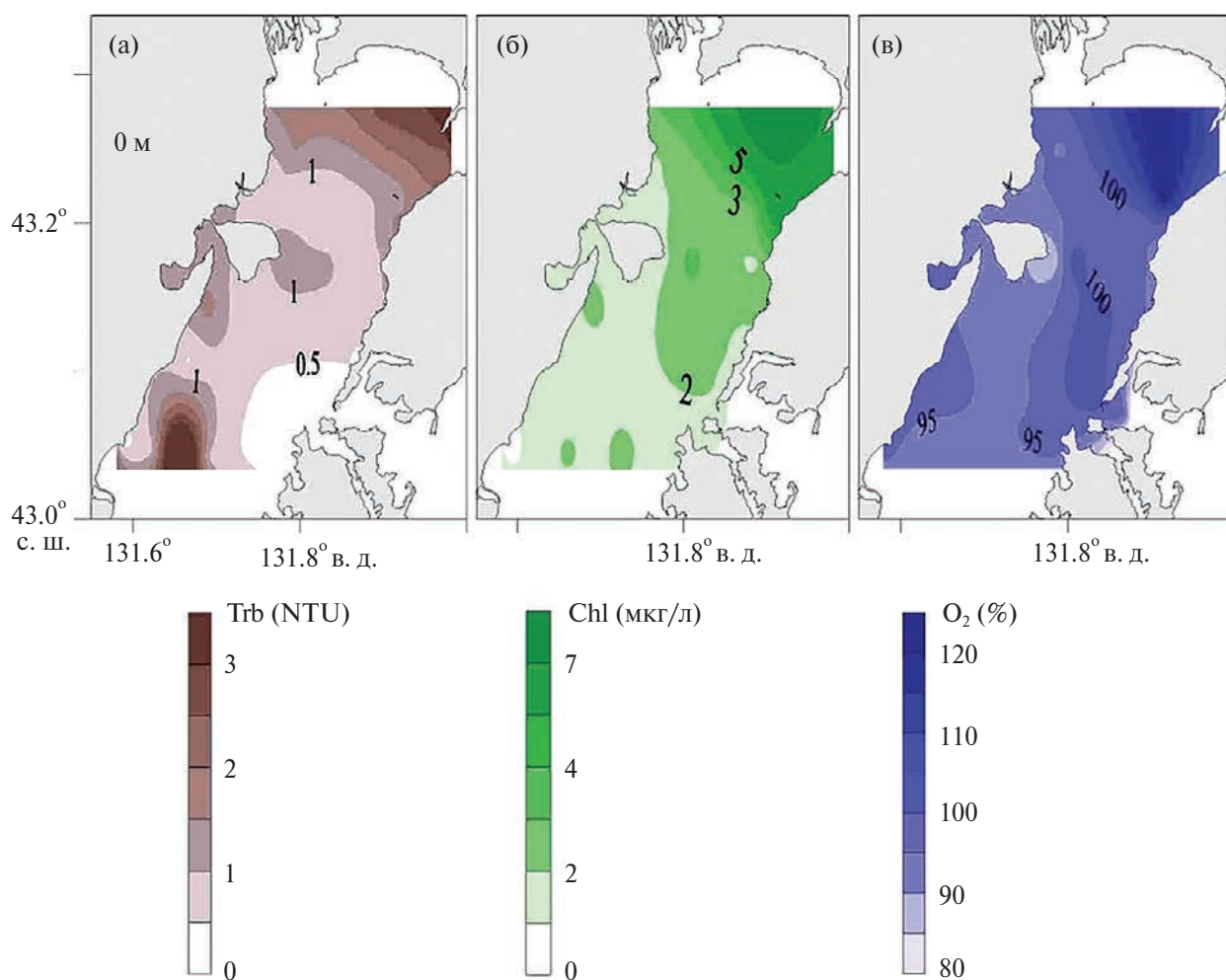


Рис. 3. Распределение мутности (а), концентрации хлорофилла *a* (б) и содержания растворенного кислорода (с) в поверхностном слое Амурского залива 2–3 июля 2022 г. Обозначения здесь и на рис. 4 и 5: Т – температура, S – соленость, Chl – концентрация хлорофилла *a*, Trb – мутность, O₂ – концентрация (насыщение, %) растворенного кислорода.

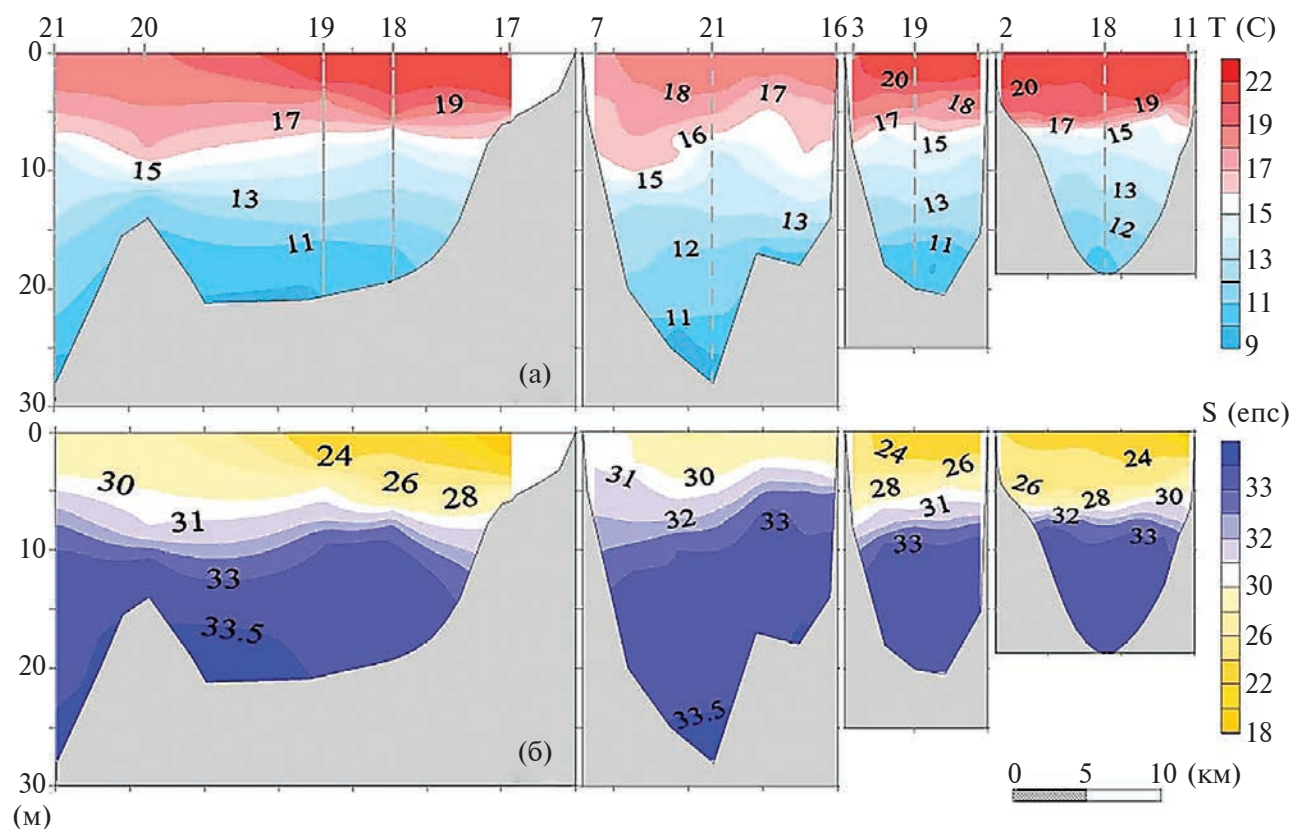


Рис. 4. Распределение температуры (а) и солёности (б) в толще вод залива на осевом и поперечных разрезах 2–3 июля 2022 г. Станции, расположенные на пересечении разрезов, отмечены вертикальными пунктирами.

(24.5 ‰) вода, чем у восточного побережья вблизи устья р. Седанка – 22.9°C/16 ‰ и у мыса Красный – 21.5°C/20 ‰. Параметры мутности, концентраций хлорофилла *a* и кислорода уточняют картину влияния динамических процессов на поверхностный слой Амурского залива. Пятнистое повышение мутности, вызванное прибрежным апвеллингом (рис. 3а–3в), наблюдалось вдоль западного побережья и распространялось сплошным полем на северном мелководье залива. В то же время на востоке и северо-востоке эффектом нагона вызвано нарастание содержания хлорофилла *a* и кислорода.

Более ярко сгонный эффект проявился в распределении всех параметров среды на осевом и трех поперечных разрезах (рис. 4а, 4б, 5а–5в). Разрез, расположенный южнее Муравьевского порога между мысом Михайловского и мысом Перевозный (рис. 1), в отличие от остальных, находится под влиянием открытых и более

свежих вод зал. Петра Великого. Это выражается повышенной солёностью 29–32 ‰ поверхностного 5-метрового слоя по сравнению с солёностью в водах севернее порога, которая ниже на 2–3 ‰ (рис. 4б). Сгонный эффект вблизи западного берега хорошо заметен по характерному изгибу изотерм и изогалин. Соответствующий интенсивный подъем вод из нижних слоев к поверхности приводит к выносу тонких илистых фракций и сопровождается повышением мутности вблизи дна на всем участке западного склона разреза. Пятно повышенной концентрации хлорофилла *a* в его центре, по-видимому, вызвано разнонаправленной динамикой поверхностных вод.

Проявление сгонного эффекта вблизи восточного берега Амурского залива, предположительно, обусловлено локальными особенностями орографии. При преимущественно юго-юго-восточном ветре (регистрируемом на метеостанции Владивосток-гора) эффект

фитопланктона. Падение содержания кислорода до 50% и менее в придонном слое севернее и южнее Муравьевского порога указывает на начало тотального развития сезонной гипоксии. Ее ежегодное присутствие в водах Амурского залива обусловлено эффектом эвтрофикации (Звалинский и др., 2012), который к моменту проведения съемки из-за муссонного нагона уже проявился на северо-восточном мелководье (о-в Скребцова – устье р. Седанка). Здесь из-за цветения микроводорослей в поверхностном слое содержание хлорофилла *a* достигало 6–9 мкг/л, процент насыщения вод кислородом превышал 100%, а в придонном слое кислород практически отсутствовал (<5%). В промежуточной толще вод на осевом и поперечных разрезах наблюдались лучшие экологические условия (70–80% кислорода).

Гетеротрофный бактериопланктон – это один из основных компонентов водных экосистем, через него проходит более 40% общего потока углерода в планктонных трофических цепях. Благодаря гетеротрофным микроорганизмам осуществляется деструкция органического вещества и обеспечивается самоочищение водных масс, по их количеству судят о сапробности вод (Общая и санитарная ..., 2004; Сахарова, Сахарова, 2011; Романова, Сажин, 2011). Численность колониеобразующих сапрофитных гетеротрофных микроорганизмов в поверхностных водах Амурского залива распределялась от станции к станции практически равномерно (табл. 3), варьировала от 10^3 до 10^5 КОЕ/мл, составив преимущественно 10^4 КОЕ/мл, что характеризовало воды как мезосапробные, обогащенные органическим веществом. Такое распределение, очевидно, обусловлено интенсивной рекреационной деятельностью и поступлением органического вещества, как автохтонного, так и аллохтонного происхождения, включая хозяйственно-бытовые стоки. Согласно полученным данным, наибольшие уровни численности сапротрофов ($>5 \times 10^4$ КОЕ/мл) регистрировались не только в местах явных источников загрязнения (напротив устья р. Барабашевка, выше которого находится крупное поселение; вблизи мыса Лагерный, аккумулирующего бытовые стоки Первореченского района г. Владивостока; у мыса Михайловского, рядом с которым в б. Воєвода расположены грязелечебница и хозяйства

марикультуры), но и на станциях осевого разреза в северной части залива. Здесь выявлена самая высокая численность сапротрофов (около 10^5 КОЕ/мл), вероятно, обусловленная сочетанием влияния основных источников загрязнения, таких как реки Раздольная и Шмидтовка, а также коллекторов канализационно-очистных систем “Северная” в районе п-ова Де-Фриза и “Центральная” в районе устья Второй речки, а также разнонаправленностью гидродинамических процессов, обсуждавшихся выше.

Низкую численность сапротрофов ($<3 \times 10^3$ КОЕ/мл) наблюдали в прибрежье п-ова Шкота (ст. 14 и 15), где отсутствуют выходы бытовых стоков. Довольно низкими показателями численности колониеобразующих сапрофитных гетеротрофных микроорганизмов ($<10^4$ КОЕ/мл) характеризовались поверхностные воды у п-ова Песчаный и южнее его. Наименьшее их содержание (3.4×10^2 КОЕ/мл) выявлено на самой южной станции осевого разреза.

Численность олиготрофной микрофлоры варьировала в более широких пределах, от 10 до 10^4 КОЕ/мл, хотя на большинстве станций не превышала 10^2 КОЕ/мл. Наиболее высокое количество олиготрофов ($>10^3$ КОЕ/мл) выявлено на станциях вдоль п-ова Шкота и вблизи горы Приметная (табл. 3).

В ходе экологического мониторинга водных экосистем для определения характера процессов аккумуляции и деструкции органического вещества используют количественные данные о содержании сапрофитных и олиготрофных микроорганизмов в составе микрофлоры водоема (Наливайко, 2006). Сапрофитная микрофлора в водоемах – наиболее активный участник процессов разложения органических веществ, надежный и экспрессный показатель качественной направленности многих экологических процессов. В нашем исследовании значение индекса олиготрофности, характеризующего степень минерализации органического вещества, превышало единицу только на двух станциях (табл. 3), т. е. на большей части акватории в поверхностном слое аккумуляция органического вещества в биоценозе преобладала над его деструкцией, и процессы самоочищения характеризовались низкой скоростью.

На половине станций отмечены бактерии группы кишечной палочки, указывающие

Таблица 5. Примерные критерии загрязненности акватории тяжелыми металлами (ТМ) на основе микробиологических показателей (по: Димитриева, Безвербная, 2002)

Микробиологический показатель	Загрязненность			
	фоновая (< ПДК)	незначительная (≈ ПДК)	ощутимая (1–3 ПДК)	значительная (>3 ПДК)
КГМ (кл/мл)	<10 ³	10 ³ –10 ⁴	10 ⁴ –10 ⁵	>10 ⁵
МИ				
Cd	<0.01	0.01–0.1	0.1–9	>9
Cu	<10	10–46	>46	нет данных
Pb	<10	10–46	>46	нет данных
Zn	<0.1	0.1–10	10–46	>46
Ni	<0.1	0.1–10	10–46	>46
Co	<1	1–20	20–46	>46

Условные обозначения: ПДК – предельно допустимая концентрация ТМ в воде (для водоемов рыбохозяйственного назначения); МИ – микробный индекс, % от численности колониеобразующих сапрофитных гетеротрофных микроорганизмов.

на биологическое загрязнение вод залива. Наибольшее количество бактерий (>10² КОЕ/мл) этой группы выявлено в предустье р. Барабашевка, напротив устья р. Седанка и у мыса Лагерный (табл. 3).

Анализ численности бактерий, растущих на среде с сырой нефтью, показал, что воды большей части Амурского залива не загрязнены углеводородами нефти. На восьми станциях численность устойчивых к нефти микроорганизмов превышала 10 КОЕ/мл; на станциях рядом с ж/д станцией Океанская и нефтебазой в районе Первой речки, а также у мыса Перевозный их численность достигала 10³ КОЕ/мл (табл. 4). На первых двух станциях этот техногенный эффект был ожидаемым, а максимальное количество нефтепродуктов, выявленное на самой южной, и, казалось бы, наименее загрязненной части акватории, вероятно, обусловлено отбором проб слишком близко к берегу, где наблюдались явные следы деятельности, связанной с регулярными погрузо-разгрузочными работами.

В ходе исследования выяснилось, что вся акватория залива в той или иной степени подвержена фенольному загрязнению, и концентрации фенол-резистентных организмов достигают 5×10² КОЕ/мл (табл. 4). Основными, но в нашем случае не актуальными, техногенными источниками фенолов являются предприятия

целлюлозно-бумажной, деревообрабатывающей промышленности (Сиротский, Климин, 2009) и применение хлорорганических пестицидов. Известно, что природным источником фенолов могут стать водоросли-макрофиты, а антропогенным – фекальные стеролы (Шрейбер, 1966; Сиренко, Козицкая, 1988). Поскольку фенолы являются опасными поллютантами и относятся к высокотоксичным веществам, то численность фенол-устойчивых микроорганизмов даже в 10² кл/мл, характеризует среду как ощутимо загрязненную (Димитриева, 1999).

Численность металл-резистентных микроорганизмов, относящихся к гетеротрофам, позволяет оценить уровень специализированного пресса на поверхностные воды залива. Если содержание ионов тяжелых металлов Cd, Pb, Ni и их комплексов в воде свидетельствует преимущественно о техногенном воздействии на среду, то присутствие Cu и Zn – об антропогенном (Христофорова, 1989). Результаты микробиологического обследования показали низкие значения численности металл-резистентных микроорганизмов и их мозаичное распределение (табл. 4); на десяти станциях металл-резистентные бактерии не отмечены. Наиболее распространенными эколого-трофическими группами, выявленными на большинстве станций, были Cd- и Zn-резистентные микроорганизмы, численность которых, однако, не превышала 10 КОЕ/мл. Cu-устойчивые микроорганизмы

не обнаружены. Рb-резистентные бактерии в минимальных количествах выявлены на одной станции (предустье р. Барабашевка).

Для перехода от микробиологических данных к экологической оценке степени загрязненности морской акватории тяжелыми металлами используется шкала, в которой микробный индекс (доля конкретной металл-резистентной группы в процентах от колониеобразующих сапрофитных гетеротрофных микроорганизмов) соотносится с ПДК тяжелых металлов для водоемов рыбохозяйственного назначения (Безвербная, 2002). Величина микробного индекса наглядно показывает степень устойчивости сообщества к воздействию поллютантов (табл. 5). При пересчете абсолютной численности металл-резистентных групп в формат микробных индексов и соотнесении их со шкалой оценки степени загрязненности по Димитриевой (Димитриева, 1999) мы наблюдаем относительно ровный фон в отношении всех металл-резистентных бактерий, свидетельствующий о концентрациях тяжелых металлов, не превышающих фоновых значений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты выполненной 2–3 июля 2022 г. комплексной гидролого-микробиологической съемки Амурского залива показали существенное влияние летнего муссона и речного стока на состояние среды и ее качество. Длительное воздействие южного ветра со скоростью до 7 м/с проявилось, прежде всего, в характерном сго-не поверхностных вод вдоль западного берега. Здесь, несмотря на обильные предшествующие осадки и большой объем поступающих пресных вод (реки Раздольная, Амба, Барабашевка), фиксировали пониженную на 0.3–1°C температуру и повышенную до 2.6 епс соленость относительно противоположной стороны залива. Соответственно, в северо-восточном секторе залива наблюдался эффект нагона, способствующий запиранию опресненных речным стоком поверхностных вод с характерным повышением температуры воды на 3–5°C, достигавшей 23°C, и понижением солености до 17–18 епс. Обогащенные биогенными элементами воды поверхностного слоя способствовали активному развитию фитопланктона (с концентрацией хлорофилла *a* до 6–9 мкг/дм³) и насыщению

кислородом (более 100%). Одновременно в придонных слоях этого сектора наблюдалась гипоксия с пониженными концентрациями кислорода (менее 5%), отражая развитие процесса эвтрофикации.

Согласно результатам микробиологического контроля, воды Амурского залива во время обследования летом 2022 г. относились к категории мезосапробных, обогащенных органическими соединениями; процессы накопления органического вещества в них преобладали над его деструкцией. На большинстве станций в достаточном количестве встречались бактерии санитарно-показательной группы, указывающие на биологическое загрязнение вод. На всех без исключения станциях обнаружены фенол-резистентные микроорганизмы, что же касается нефтяного загрязнения, то оно в заметном количестве выявлено только на станциях, расположенных вблизи нефтебазы и ж/д станции Океанская. Из анализа распределения металл-резистентных микроорганизмов следует, что на момент взятия проб уровень специализированного (техногенного) пресса на поверхностные воды залива был незначителен: микробные индексы, соответствующие относительной численности металл-резистентных микроорганизмов, были минимальными, указывая на концентрации металлов, не превышающие фоновых уровней.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны рецензентам за ценные замечания, которые были учтены при подготовке настоящей рукописи к печати. Гидрологическое оборудование предоставлено Центром коллективного пользования “Морской биобанк” ННЦМБ ДВО РАН.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Гидрологическая часть работы выполнена по госбюджетной теме №124042300003-5. Анализ биологических параметров осуществляли при финансовой поддержке Федеральной службы по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды Договор № 169-15-2023-002 от 01.03.2023 г. Микробиологическая оценка морской среды проводили при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, проект № FZNS-2023-0011.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архив погоды г. Владивосток. URL: https://rp5.ru/Архив_погоды_во_Владивостоке (дата обращения: 14.06.2024).
- Безвербная И.П. Отклик микроорганизмов прибрежных акваторий Приморья на присутствие в среде тяжелых металлов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВГУ, 2002. 26 с.
- Бойченко Т.В., Христофорова Н.К., Бузолева Л.С. Микробная индикация прибрежных вод северной части Амурского залива // Изв. ТИНРО. 2009. Т. 158. С. 324–332.
- Гайко Л.А. Гидрометеорологический режим залива Восток (Японское море). Владивосток: ТОИ ДВО РАН. 2017. 229 с. Деп. в ВИНТИ 28.11.2006. № 1471-B2006.
- Гомоюнов К.А. Гидрологический очерк Амурского залива и реки Суйфуна // Труды I конф. Производительные силы Дальнего Востока. Владивосток, 1927. Вып. 2. С. 73–91.
- ГОСТ 31942–2012 (ISO 19458:2006). Межгосударственный стандарт. Вода. Отбор проб для микробиологического анализа. М.: Стандартинформ, 2013. 23 с.
- Димитриева Г.Ю. Планктонные и эпифитные микроорганизмы: индикация и стабилизация состояния прибрежных морских экосистем: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 1999. 47 с.
- Димитриева Г.Ю., Безвербная И.П. Микробная индикация — эффективный инструмент для мониторинга загрязнения прибрежных морских вод тяжелыми металлами // Океанология. 2002. Т. 42. № 3. С. 408–415.
- Звалинский В.И., Тищенко П.П., Михайлик Т.А., Тищенко П.Я. Эвтрофикация Амурского залива // Современное экологическое состояние залива Петра Великого Японского моря. Владивосток: Изд-во ДВФУ, 2012. С. 76–113.
- Ильинский В.В., Шадрин Н.А., Комарова Т.И. Гетеротрофные бактерии городских родников: Московский заповедник “Крылатские холмы” // Водные ресурсы. 2010. Т. 37. № 4. С. 494–501.
- Лазарюк А.Ю., Кошелева А.В. Коррекция данных глубоководных гидрологических наблюдений STD-зондов (“STD-data_Processing”) (Электронный ресурс). Электрон. дан. и прогр. Владивосток: ТОИ ДВО РАН. 2014. № гос. регистрации RU2014619779.
- Лосев О.В. Анализ источников загрязнения залива Угловой (залив Петра Великого) и факторов его загрязненности // Вестн. ДВО РАН. 2019. № 2. С. 95–103.
- Лоция северо-западного берега Японского моря. СПб.: ГУНИО МО, 1996. 354 с.
- Михайлик Т.А., Недашковский А.П., Ходоренко Н.Д., Тищенко П.Я. Особенности эвтрофикации Амурского залива (Японское море) рекой Раздольной // Изв. ТИНРО. 2020. Т. 200. Вып. 2. С. 401–411. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-401-411>
- Наливайко Н.Г. Микробиология воды: учеб. пособие. Томск: Изд-во Томск. политехн. ун-та, 2006. 139 с.
- Общая и санитарная микробиология с техникой микробиологических исследований. М.: Медицина, 2004. 576 с.
- Петренко В.С., Мануйлов В.А. Физическая география залива Петра Великого. Владивосток: ДВГУ, 1988. 147 с.
- Петухов В.И., Петрова Е.А., Лосев О.В. Загрязнение вод залива Угловой тяжелыми металлами и нефтепродуктами в феврале 2010–2016 гг. // Водные ресурсы. 2019. Т. 46. № 1. С. 102–113.
- Подорванова Н.Ф., Иващинникова Т.С., Петренко В.С. и др. Основные черты гидрохимии залива Петра Великого (Японское море). Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. 114 с.
- Романова Н.Д., Сажин А.Ф. Методические аспекты определения численности, биомассы и продуктивности бактериопланктона // Океанология. 2011. Т. 51. № 3. С. 550–560.
- Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений. Л.: Гидрометеиздат, 1980. 193 с.
- Сахарова Т.Г., Сахарова О.В. Водная микробиология. Владивосток: Дальрыбвтуз, 2011. 250 с.
- Сиренко Л.А., Козицкая В.Н. Биологически активные вещества водорослей и качество воды. Киев: Наукова думка, 1988. 256 с.
- Сиротский С.Е., Климин М.А. Источники поступления фенольных соединений в природные воды на

- примере бассейна реки Амур // Вопросы рыболовства. 2009. Т. 10. № 3 (39). С. 598–617.
- Тищенко П.П., Звалинский В.И., Михайлик Т.А., Тищенко П.Я. Гипоксия залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. 2021. Т. 201. Вып. 3. С. 600–639.
- Христофорова Н.К. Биоиндикация и мониторинг загрязнения морских вод тяжелыми металлами. Л.: Наука, 1989. 192 с.
- Христофорова Н.К., Бойченко Т.В. Микробная индикация состояния некоторых акваторий залива Петра Великого (Японское море) // Геосистемы в Северо-Восточной Азии. Типы, современное состояние и перспективы развития. Владивосток: Дальнаука, 2018а. С. 659–666.
- Христофорова Н.К., Бойченко Т.В. Сравнение экологического состояния прибрежных вод Амурского и Уссурийского заливов с использованием микробной индикации [Электронный ресурс] // Природа без границ: материалы XII Междунар. экол. форума (Владивосток, 18–19 окт. 2018 г.). Владивосток: Изд-во ДВФУ, 2018б. С. 233–236.
- Чернова Е.Н., Коженкова С.И. Пространственная оценка загрязнения залива Петра Великого (Японское море) металлами с помощью бурой водоросли *Sargassum miyabei* // Океанология. 2020. Т. 60. № 1. С. 49–56.
- Шрейбер М.И. О значении фенола фекального происхождения // Гигиена и санитария. 1966. № 5. С. 78–79.
- Шулькин В.М., Семькина Г.И. Поступление загрязняющих веществ в залив Петра Великого и оценка их вклада в создание экологических проблем // Современное экологическое состояние залива Петра Великого Японского моря. Владивосток: Изд-во ДВФУ, 2012. С. 252–287.
- Semkin P., Tishchenko P., Pavlova G. et al. O₂ and CO₂ responses of the synaptic period to under-Ice phytoplankton bloom in the eutrophic Razdolnaya River estuary of Amur Bay, the Sea of Japan // J. Mar. Sci. Eng. 2022. V. 10. № 12. Art. ID 1798. <https://doi.org/10.3390/jmse10121798>
- Yoshimizu M., Kimura T. Study of intestinal microflora of Salmonids // Fish. Pathol. 1976. V. 10. № 2. P. 243–259.
- The Acquisition, Calibration and Analysis of CTD Data: A Report of SCOR Working Group 51, UNESCO Technical Papers in Marine Science, № 54. Paris: UNESCO, 1988. P. 92.

Amur Bay: Hydrological, Hydrochemical, and Microbiological Characteristics during Summer Monsoon

A. Yu. Lazaryuk^{a, b}, N. K. Khristoforova^{c, d}, T. V. Boychenko^c

^aIl'ichev Pacific Oceanological Institute, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

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

^cFar Eastern Federal University, Vladivostok 690922, Russia

^dPacific Geographical Institute, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

An integrated hydrological and microbiological survey of Amur Bay in July 2022 showed that the levels and distribution of values of the thermohaline and hydrochemical parameters indicate the effect of the summer monsoon and river runoff. Under southerly winds, there was a setdown of the water surface along the western coast, which resulted in a decrease in temperature by 0.3–1°C and an increase in salinity by 2.6 psu relative to those near the eastern coast. At the same time, a setup effect with blocking of freshened and warm, nutrient-enriched surface waters was observed in the northeastern part of the bay. These favorable conditions caused phytoplankton blooms accompanied by high concentrations of chlorophyll a (up to 6–9 µg/L) and oxygen saturation of water (up to 120%). In the near-bottom layers of this sector, hypoxia with oxygen concentrations lower than 5% was observed as a consequence of developing eutrophication. According to the results of microbiological testing, the waters of Amur Bay in the summer of 2022 were classified as mesosaprobic, enriched in organic compounds, with accumulation of organic matter prevailing over its degradation. The biological pollution of water was evidenced by a high abundance of bacteria of the sanitary indicator group, which exceeded the maximum permissible concentration; the activity of plant communities was indicated by a high abundance of phenol-resistant microorganisms. Oil pollution was detected only in vicinities of sources of petroleum hydrocarbons: an oil terminal and a junction railway station. The low abundance of metal-resistant microorganisms indicated the insignificance of specialized (technogenic) pressure on the waters of the bay by the sampling time.

Keywords: CTD data, hydrochemical analysis, microbial indication, Amur Bay, Sea of Japan, southern monsoon

УДК 577.114.15.593.95

ВЛИЯНИЕ ФЛОРЕТОЛА БУРОЙ ВОДОРΟΣЛИ *COSTARIA COSTATA* (TURN.) SAUND (ОТРЯД LAMINARIALES) НА ГАМЕТЫ И ЭМБРИОГЕНЕЗ МОРСКОГО ЕЖА *STRONGYLOCENTROTUS INTERMEDIUS* (A. AGASSIZ, 1864)

© 2024 г. М. И. Киселева¹, * (ORCID: 0009-0000-5816-5500),
Т. И. Имбс¹, И. Ю. Бакунина¹ (ORCID: 0000-0003-4039-5927)

¹Тихоокеанский институт биоорганической химии им. Г.Б. Елякова (ТИБОХ) ДВО РАН,
Владивосток 690022, Россия
*e-mail: mikiseleva@mail.ru

Поступила в редакцию 22.12.2023 г.
После доработки 07.06.2024 г.
Принята к публикации 10.06.2024 г.

Изучено влияние фракции флоретол (CcPh), одного из полифенольных соединений, выделенных из бурой водоросли *Costaria costata* (Turn.) Saund (отряд Laminariales), на гаметы и эмбриогенез морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz, 1864). На модели развивающихся эмбрионов морского ежа показано, что флоретол в концентрациях ≤ 700 мкг/мл не оказывал цитотоксического действия на ранних стадиях развития (от зиготы до стадии 16 бластомеров). Эмбриотоксическое влияние флоретол, вызывающее гибель 50% эмбрионов, проявлялось в диапазоне концентраций (I) $50 < I \leq 100$ мкг/мл только через 24 ч инкубации, на стадии бластулы. При его действии в концентрациях ≥ 100 мкг/мл эмбрионы, дожившие до стадии бластулы, дальше не развивались и погибали через 36 ч инкубации. Под влиянием флоретол у сперматозоидов и яйцеклеток морского ежа снижалась способность к оплодотворению. Концентрация флоретол, ингибирующая оплодотворение на 50% (ИК₅₀) при действии на спермии составляла 1.28 ± 0.38 мкг/мл, при действии на яйцеклетки — 3.83 ± 0.82 мкг/мл. Таким образом, флоретол снижает способность гамет морского ежа к оплодотворению в концентрациях, намного ниже эмбриотоксических, и, возможно, обладает потенциалом практического применения в составе новых контрацептивных препаратов для млекопитающих и человека.

Ключевые слова: бурые водоросли, *Costaria costata*, эмбрионы, спермии, яйцеклетки, морской еж, *Strongylocentrotus intermedius*, флоретол, полифенолы

DOI: 10.31857/S0134347524050068

Бурые водоросли синтезируют полифенольные соединения, которые проявляют широкий спектр биологической активности и действуют в малых концентрациях (Имбс, Звягинцева, 2018). Флоротаннины — основные полифенольные соединения бурых водорослей. Мономерной единицей флоротаннинов является флороглюцин (1,3,5-тригидроксibenзол). По типу связи между мономерами флоротаннины можно разделить на четыре класса: фугалолы и флоретолы (эфирная связь), фуколы (фенильная связь), фукофлоретолы (эфирная и фенильная связи), эколы и кармалолы

(дибензодиоксиновая связь). Внутри каждого класса связывание мономеров друг с другом может происходить в разных положениях флороглюцинового кольца, что приводит к образованию и структурных, и конформационных изомеров. Показано, что один вид водорослей может продуцировать флоротаннины разной структуры и разной степени полимеризации (Имбс, Звягинцева, 2018).

Ранее показано, что фракция флоретол, выделенная из бурой водоросли *Costaria costata* (Turn.) Saund (отряд Laminariales), ингибирует

действие ферментов морских бактерий, разрушающих фукоидан (Silchenko et al., 2017; Imbs et al., 2018), снижает биосинтез иммунодепрессивного фермента α -N-ацетилгалактозаминидазы в клеточных линиях аденокарциномы двенадцатиперстной кишки HuTu 80 и меланомы SK-MEL-28, а также необратимо ингибирует эти ферменты, выделенные из культуры клеток, связываясь в их активном центре (Bakunina et al., 2023).

Морские ежи (тип Echinodermata, класс Echinoidea) широко распространены в Мировом океане. Известно около 900 видов этих беспозвоночных. Обитающий у побережья Приморского края морской еж *Strongylocentrotus intermedius* — один из 20 видов, известных в морях России. Гаметы и эмбрионы морского ежа — это удобная и чувствительная модель для токсикологических, фармакологических и других биологических исследований. Это обусловлено возможностью проведения искусственного оплодотворения и наличием быстрого синхронного развития эмбрионов, которые обладают оптической прозрачностью и хорошей проницаемостью для многих соединений (Бузников, Подмарев, 1975; Анисимов и др., 1995; Киселева и др., 2015; Kobayashi, 1984).

Целью настоящей работы стало изучение влияния полифенольного соединения флоретол бурой водоросли *C. costata* на гаметы и эмбриогенез морского ежа *S. intermedius*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В эксперименте использовали фракцию полифенольных соединений, выделенную ранее (Imbs et al., 2018) из водно-этанольного экстракта бурой водоросли *Costaria costata*, собранной в б. Троицы, зал. Петра Великого Японского моря. Фракция полифенолов была очищена с использованием жидкостной экстракции органическими растворителями и хроматографией на носителях: силикагель 100, полихром 1 и силикагель С-18, и охарактеризована методами ЯМР-спектроскопии и масс-спектрометрии высокого разрешения как флоретол (CсPh) с молекулярной массой 1490–3102 Da.

Биологические эксперименты проводили на морской экспериментальной станции Тихоокеанского института биоорганической химии

им. Г.Б. Елякова ДВО РАН (Хасанский район, Приморский край, Россия). Морских ежей собирали в сентябре-октябре в б. Троицы, зал. Петра Великого Японского моря.

Выделение половых продуктов и оплодотворение морского ежа

Нерест особей морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* провоцировали механическим встряхиванием. Сперму и яйцеклетки собирали в разные емкости с фильтрованной морской водой. Яйцеклетки пропускали через мельничный газ (размер ячеек 100×100 мкм) и дважды промывали морской водой. Оплодотворение проводили в соответствии с известными методиками (Бузников, Подмарев, 1975; Киселева и др., 2015, 2021) с некоторыми модификациями. В экспериментах использовали яйцеклетки со степенью оплодотворения не менее 98%. Время от получения яйцеклеток до их оплодотворения не превышало 1 ч. Все опыты проводили одновременно в 12-луночных планшетах компании ООО “БиолоТ” (Россия) при температуре 20.0±0.5°C на одних и тех же партиях эмбрионов в каждом эксперименте, используя стандартный протокол ОСС-биотеста (Диннел, 1995; Lera et al., 2006).

Влияние флоретол на эмбриогенез морского ежа

Для изучения эмбриотоксической активности флоретол использовали оплодотворенные яйцеклетки (зиготы) морского ежа *S. intermedius*. Флоретол добавляли в инкубационную смесь через 3–5 мин после оплодотворения яйцеклеток. Инкубационная смесь содержала: 0.1 мл флоретол и 0.9 мл суспензии оплодотворенных яйцеклеток (2.5×10^3 /мл) в морской воде. Конечная концентрация флоретол в инкубационной смеси составляла 10, 50, 100, 500 и 700 мкг/мл. В качестве контроля использовали эмбрионы в морской воде, которые инкубировали в течение 84 ч до стадий среднего плутуса 1 и 2 (стадии 25 и 26 — здесь и далее в скобках курсивом обозначены стадии развития по: Бузников, Подмарев, 1975). В инкубационной смеси с разной концентрацией флоретол эмбрионы выдерживали до их гибели. За влиянием флоретол на развивающиеся эмбрионы наблюдали в микроскоп “Motic AE 21” (КНР)

и визуально определяли основные признаки и стадии (Бужников, Подмарев, 1975). Стандартными критериями для положительной оценки действия флоретолы были синхронность деления бластомеров, нормальное функционирование и жизнеспособность эмбрионов. При этом регистрировали такие нарушения, как лизис бластомеров, аномалии и отставание в развитии эмбрионов (Kobayashi, 1984; Kobayashi, Okamura, 2002), а также определяли интервал концентраций, вызывающий гибель 50% эмбрионов ($ИК_{50}$). Жизнеспособность эмбрионов оценивали как отношение времени их жизни под действием разных концентраций флоретолы (ч) ко времени жизни в контрольном эксперименте (ч). Эксперименты действия флоретолы в разных концентрациях выполняли одновременно, в одинаковых условиях с использованием одной партии эмбрионов в каждом из 3–5 параллельных опытов с тремя повторами для каждой концентрации вещества.

Влияние флоретолы на гаметы морского ежа

Для определения способности гамет морского ежа к оплодотворению после действия на них флоретолом СсPh сперматозоиды (1.5×10^7 /мл) или зрелые яйцеклетки (2.5×10^3 мл) выдерживали в фильтрованной морской воде в течение 30 мин с разными концентрациями СсPh (0.5–15.0 мкг/мл). Затем к 0.9 мл суспензии спермиев с флоретолом добавляли 0.1 мл интактных яйцеклеток (2.5×10^4 /мл), к 0.9 мл суспензии неоплодотворенных яйцеклеток с флоретолом добавляли 0.1 мл спермиев (1.5×10^8 /мл). Обе суспензии инкубировали 30 мин. В каждом варианте эксперимента количество оплодотворенных яйцеклеток считали с помощью инвертированного микроскопа “Motic AE 21” (КНР) в камере Горяева в пяти полях зрения, затем определяли долю оплодотворенных яйцеклеток от их общего числа. Концентрацию соединений, при которой наблюдали 50% ($ИК_{50}$) и 100% ($ИК_{100}$) ингибирование оплодотворения, определяли из графика зависимости доли оплодотворенных яйцеклеток от концентрации СсPh. В работе представлены результаты, полученные из трех независимых экспериментов с тремя повторами для каждой концентрации флоретолы (Киселева и др., 2015).

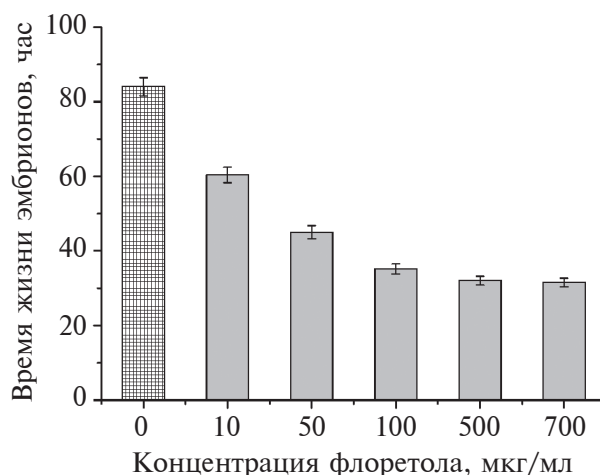


Рис. 1. Влияние разных концентраций флоретолы бурой водоросли *Costaria costata* на жизнеспособность эмбрионов морского ежа *Strongylocentrotus intermedius*: средние значения времени жизни эмбрионов $\pm$ среднеквадратичная ошибка (вертикальные линии) при доверительной вероятности $p \leq 0.05$.

Достоверность результатов оценивали с помощью статистических программ дисперсионного анализа ANOVA к необработанным данным в пакете прикладных программ Origin 8.1 (“OriginLab”, США). Уровень значимости в каждом случае составлял $p \leq 0.05$; медианные эффективные концентрации ($ИК_{50}$) со стандартным отклонением рассчитывали путем аппроксимации кривых “доз-зависимости” по методу нелинейной регрессии в том же пакете программ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Цито- и эмбриотоксическое действие флоретолы

Согласно результатам экспериментов (табл. 1), на ранних стадиях развития (от зиготы до стадии 16 бластомеров) флоретол СсPh во всех испытанных концентрациях не оказывал цитотоксического действия. Присутствие в инкубационной среде СсPh в концентрациях 10–100 мкг/мл не влияло на развитие эмбрионов в течение 8 ч, до стадии ранней бластулы (стадии 8–9) (табл. 1). Увеличение концентрации СсPh до 500 мкг/мл уже через 2 ч инкубации вызывало асинхронное деление бластомеров, через 8 ч возникали аномалии, а перед вылуплением, на стадии ранней бластулы, наблюдалась 50% гибель эмбрионов. Эмбриотоксическое действие флоретолы

Таблица 1. Влияние флоретола бурой водоросли *Costaria costata* (CcPh) на развивающиеся эмбрионы морского ежа *Strongylocentrotus intermedius*

Доза CcPh, мкг/мл	Время инкубации после оплодотворения, ч						
	2.0	8.0	12.0	24.0	36.0	48.0	84.0
Стадии развития							
00, контроль	3–4	9	10 < 11, вылупление	15–16	22–24	23–24	25–26
10	3–4	8–9	10 < 11	15–16, Г 30%	22–24, Г 30%	22–24, ан., Г 30%	Г
50	3–4	8–9	9–10	9–10, Г 30%	10–12, ан., Г 30%	15, ан., Г 50%, Л 10%	Г
100	3–4	8–9	9–10	9–10, Г 50%	Г, Л	–	–
500–700*	1–4	1–9, ан.	8–9, ан., Г 50%	9–10, ан., Г 50%	Г, Л	–	–

*В этом диапазоне концентраций результаты влияния флоретола были одинаковыми.

Примечание. Действие флоретола в концентрации выше 700 мкг/мл не исследовали. Контроль – развитие эмбрионов в морской воде. Стадии развития: 1 и 2 – появляется оболочка оплодотворения; 3 и 4 – 2 и 4 blastomeres соответственно; 5, 6 и 7 – 8, 16 и 32 blastomeres соответственно; 8 и 9 – ранняя blastula 1 и 2 соответственно; 10 и 11 – средняя blastula 1 и 2 (вылупление) соответственно; 12 и 13 – поздняя blastula 1 и 2 соответственно; 14 и 15 – ранняя gastrula 1 и 2 соответственно; 16 – средняя gastrula 1; 22, 23 и 24 – ранний pluteus 1, 2 и 3 соответственно; 25 и 26 – средний pluteus 1 и 2 соответственно (по: Бузников, Подмарев, 1975); плотность клеток в инкубационной среде 2500 кл/мл. Условные обозначения: Г – гибель эмбрионов; Л – лизис эмбрионов; ан. – аномальное развитие эмбрионов; “–” – эксперимент завершен, все эмбрионы погибли. В таблице приведены данные трех экспериментов, доверительный интервал $p \leq 0.05$.

в концентрациях 10–100 мкг/мл появлялось только через 24 ч инкубации, на стадии blastula, когда в зависимости от концентрации отмечалось заметное отставание в развитии и гибель 30–50% эмбрионов (табл. 1). Оставшиеся в живых эмбрионы после инкубации с флоретолом в концентрациях ≥ 100 мкг/мл, дальше не развивались и через 36 ч инкубации погибали, оставаясь на стадии blastula. В контроле эмбрионы через 36 ч инкубации достигали стадии раннего pluteus (стадии 22–24) (табл. 1). Через 48 ч инкубации при концентрации флоретола 50 мкг/мл наблюдали заметное отставание в развитии (стадия 15), появление множества аномалий и 50% гибель эмбрионов. Изменение времени жизни развивающихся эмбрионов морского ежа в зависимости от исследуемых концентраций флоретола по сравнению с контролем представлено на рис. 1. Продолжительность жизни эмбрионов в контроле, которую принимали за 100%, составила 84 ч (табл. 1, рис. 1).

В течение эксперимента установлено, что эмбриотоксическое действие флоретола в зависимости от его концентрации проявлялось в разное время, при этом концентрация флоретола, снижающая продолжительность жизни

эмбрионов на 50% (ИК₅₀) была $50 < I \leq 100$ мкг/мл (рис. 1). Присутствие в инкубационной среде флоретола в концентрации 50 мкг/мл также приводило к появлению аномальных эмбрионов и гибели, но на стадии gastrula, после 36–48 ч инкубации. В контроле за это время эмбрионы достигли стадии pluteus. Самая низкая из испытанных концентраций флоретола – 10 мкг/мл не оказывала влияния на стадии развития, но вызывала гибель 30% эмбрионов через 24 ч инкубации и более раннюю гибель всех эмбрионов по сравнению с контролем (табл. 1, рис. 1).

Влияние флоретола на гаметы морского ежа

На основе экспериментов по влиянию флоретола на гаметы морского ежа построены графики эффективности оплодотворения *S. intermedius* в (рис. 2) зависимости от концентрации флоретола при действии на сперматозоиды (1) и яйцеклетки (2). Анализ сигмоидальных кривых с помощью уравнения Хилла позволил определить значения констант ингибирования оплодотворения (ИК₅₀), которые после действия флоретола на спермии оказались в 3 раза ниже, чем после действия этого

вещества на яйцеклетки, и составили 1.28 ± 0.38 и 3.83 ± 0.82 мкг/мл соответственно. Минимально эффективные дозы СсРф, вызывающие 100% ингибирование оплодотворения (ИК₁₀₀), при действии на спермии составили 7.8 ± 0.2 мкг/мл, а на яйцеклетки — 12.7 ± 0.2 мкг/мл (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

По данным ЯМР-спектроскопии и масс-спектрометрического анализа флоротаннины бурой водоросли *Costaria costata* представляют собой высокомолекулярную фракцию флоретолов (СсРф) со степенью полимеризации (СП), равной 11–25 единиц флороглюцина. Ранее было показано, что СсРф ингибировал действие фукоидан-гидролаз морских организмов (Imbs et al., 2018); в нетоксичных концентрациях ингибировал образование колоний в клетках рака толстой кишки человека НСТ 116 и НТ-29 и значительно повышал их чувствительность к низкотоксичному рентгеновскому облучению (Malyarenko et al., 2020).

Цитотоксические и ингибирующие свойства фракции СсРф исследованы на гаметах и развивающихся эмбрионах морского ежа *Strongylocentrotus intermedius*. В отличие от низкомолекулярной фракции фукофлоретолов FeРф (СП = 3) из бурой водоросли *Fucus evanescens*, которая в концентрациях ≥ 50 мкг/мл проявляла ярко выраженное цитотоксическое действие на ранних стадиях, ингибируя деление яйцеклеток (Киселева и др., 2021), флоретол СсРф, добавленный на стадии зиготы, во всех исследованных концентрациях не оказывал цитотоксического действия на оплодотворенные яйцеклетки морского ежа. На развитие эмбрионов СсРф в концентрациях 10–100 мкг/мл, добавленный к оплодотворенным яйцеклеткам, не влиял в течение 8 ч инкубации, до стадии ранней бластулы (стадии 8–9). Его действие проявлялось только на стадии бластулы, через 24 ч инкубации. Эмбриотоксическое действие флоретолов СсРф развивалось постепенно, в течение всего инкубационного периода, вызывая отставание в развитии, аномалии и гибель эмбрионов. Это отличает флоретол от обладающих ярко выраженным цитотоксическим действием тритерпеновых и стероидных гликозидов, которые блокировали дробление и

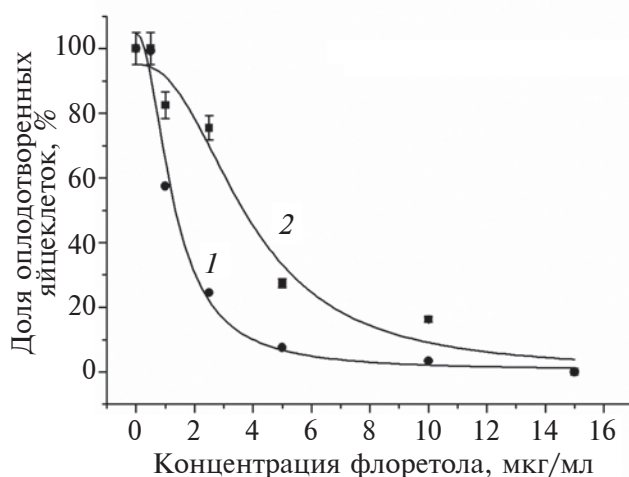


Рис. 2. Эффективность оплодотворения морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* в зависимости от концентраций флоретолов бурой водоросли *Costaria costata*, использованных при обработке сперматозоидов (1) и яйцеклеток (2).

вызывали лизис зигот (Анисимов и др., 1995; Прокофьева и др., 2002; Prokof'eva et al., 2003).

Эмбриотоксическое действие флоретолов СсРф зависело от концентрации и времени инкубации оплодотворенных яйцеклеток, чем выше была концентрация вещества, тем раньше наступала гибель эмбрионов. В концентрациях ≤ 100 мкг/мл действие СсРф проявлялось только через 36 ч инкубации, после вылупления эмбрионов на стадии бластулы. В контроле за это время эмбрионы развивались до стадии среднего плутеуса (табл. 1). Подобным образом влияли на эмбриогенез такие фенольные соединения, как эхинохром — пигмент морского ежа *Echinothrix diadema* и производные нафтазарина (Похило и др., 2008, 2011; Pokhilo et al., 2015).

Было исследовано действие флоретолов СсРф на гаметы морского ежа и их способность к оплодотворению. Известно, что яйцеклетки морского ежа не чувствительны к большинству токсинов (Диннел, 1995). Флоретол СсРф, как и ранее изученный фукофлоретол FeРф (Киселева и др., 2021), подавлял способность гамет морского ежа к оплодотворению, при этом спермии были более чувствительны, чем яйцеклетки. ИК₅₀ СсРф после обработки спермиев составила 1.28 ± 0.38 мкг/мл, а после действия на яйцеклетки в три раза больше — 3.83 ± 0.82 мкг/мл (рис. 2). Следует отметить, что ИК₅₀ СсРф при

воздействию на гаметы морского ежа была значительно ниже, чем его концентрации, влияющие на жизнеспособность эмбрионов ($50 < I \leq 100$ мкг/мл).

Таким образом, флоретол из *C. costata* не только эффективно подавляет ферменты из раковых клеток, но и ингибирует оплодотворение яйцеклеток морского ежа, демонстрируя при этом низкое цитотоксическое действие. Соединение, блокирующее взаимодействие сперматозоидов и яйцеклеток в дозах, которые намного ниже цитотоксических, возможно, имеет потенциал практического применения в составе новых контрацептивных препаратов для млекопитающих и человека.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Тихоокеанского института биоорганической химии им. Г.Б. Еякова ДВО РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анисимов М.М., Лихацкая Г.Н., Шенцова Е.Б. и др. Использование яйцеклеток и эмбрионов морского ежа для биотестирования и изучения связи структура – активность природных и синтетических биологически активных соединений // Биол. моря. 1995. Т. 21. № 6. С. 417–420.
- Бузников Г.А., Подмарев В.К. Морские ежи *Strongylocentrotus droebachiensis*, *St. nudus*, *St. intermedius*. Методы биологии развития. М.: Наука, 1975. С. 188–222.
- Диннел П.А. Эволюция и современный статус биотеста, основанного на оценке оплодотворяющей способности сперматозоидов морского ежа (Sea urchin sperm test) // Биол. моря. 1995. Т. 21. № 6. С. 390–397.
- Имбс Т.И., Звягинцева Т.Н. Флоротаннины – полифенольные метаболиты бурых водорослей // Биол. моря. 2018. Т. 44. № 4. С. 217–227.
- Киселева М.И., Ермакова С.П., Звягинцева Т.Н. Действие белков и полисахаридов бурых водорослей на оплодотворение яйцеклеток и развитие эмбрионов морского ежа *Strongylocentrotus intermedius*. А. Agassiz, 1863² // Биол. моря. 2015. Т. 41. № 6. С. 437–446.
- Киселева М.И., Имбс Т.И., Авиллов С.А., Бакунина И.Ю. Влияние полифенольных примесей, содержащихся в образцах фукоидана из бурой водоросли *Fucus distichus* subsp. *evanescens* (С. Agardh) Н.Т. Powell, 1957, на эмбриогенез морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (А. Agassiz, 1864) и эмбриотоксическое действие кукумариозида // Биол. моря. 2021. Т. 47. № 4. С. 290–299. <https://doi.org/10.31857/S0134347521040070>
- Похило Н.Д., Киселева М.И., Маханьков В.В., Ануфриев В.Ф. Цитотоксическая активность полупродуктов и побочных продуктов синтеза эхинохрома // Химия природ. соедин. 2008. № 3. С. 428–231.
- Похило Н.Д., Киселева М.И., Ануфриев В.Ф. Синтез и цитотоксическая активность азидонафтазариннов // Хим.–фарм. журн. 2011. Т. 45. № 9. С. 77–81.
- Прокофьева Н.Г., Анисимов М.М., Киселева М.И. и др. Цитотоксическое действие даммарановых три-терпеноидов, выделенных из листьев берез // Изв. АН. Сер. биол. 2002. С. 645–649.
- Bakunina I., Imbs T., Likhatskaya G. et al. Effect of phlorotannins from brown algae *Costaria costata* on α -N-acetylgalactosaminidase produced by duodenal adenocarcinoma and melanoma cells // Mar. Drugs. 2023. V. 21. № 1. P. 33–51. <https://doi.org/10.3390/md21010033>
- Imbs T.I., Silchenko A.S., Fedoreev S.A. et al. Fucoidanase inhibitory activity of phlorotannins from brown algae // Algal Res. 2018. V. 32. № 1. P. 54–59. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2018.03.009>
- Kobayashi N. Marine ecotoxicological testing with echinoderms // Ecotoxicological Testing for the Marine Environment: Proc. Int. Symp. (Ghent, Belgium, September 12–14, 1983), Belgium: State Univ. of Ghent. 1984. V. 1. P. 341–405.
- Kobayashi N., Okamura H. Effects of new antifouling compounds on the development of sea urchin // Mar. Pollut. Bull. 2002. V. 44. № 8. P. 748–751. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(02\)00052-8](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(02)00052-8)

- Lera S., Macchia S., Pellegrini D. Standardizing the methodology of sperm cell test with *Paracentrotus lividus* // Environ. Monit. Assess. 2006. V. 122. P. 101–109.
https://doi.org/10.1007/s10661-0059167-4
- Malyarenko O.S., Imbs T.I., Ermakova S.P. In vitro anticancer and radiosensitizing activities of phlorethols from the brown alga *Costaria costata* // Molecules. 2020. V. 25. № 14. Art. ID 3208.
https://doi.org/10.3390/molecules25143208
- Pokhilo N.D., Melman G.I., Kiseleva M.I. et al. Synthesis, cytotoxic and contraceptive activity of 6,8,9-Trihydroxy-2-methyl-2H-naphtho[2,3-b]pyran-5,10-dione, a Pigment of *Echinothrix diadema*, and its Analogs // Nat. Prod. Commun. 2015. V. 10. № 7. P. 1243–1246.
https://doi.org/10.1177/1934578X1501000727
- Prokof'eva N.G., Chaikina E.L., Kicha A.A., Ivanchina N.V. Biological activities of steroid glycosides from starfish // Comp. Biochem. Physiol., Part B: Biochem. Mol. Biol. 2003. V. 134. P. 695–701.
https://doi.org/10.1016/S1096-4959(03)00029-0
- Silchenko A.S., Imbs T.I., Zvyagintseva T.N. et al. Brown alga metabolites – inhibitors of marine organism fucoidan hydrolases // Chem. Nat. Compd. 2017. V. 53. № 2. P. 345–350.
https://doi.org/10.1007/s10600-017-1985-4

Effect of Phlorethol from the Brown Alga *Costaria costata* (Turn.) Saund. (Order Laminariales) on Gametes and Embryogenesis of the Sea Urchin *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz, 1864)

M. I. Kiseleva^a, T. I. Imbs^a, I. Yu. Bakunina^a

^aElyakov Pacific Institute of Bioorganic Chemistry, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia

The effect of a fraction of phlorethol (CcPh), one of the polyphenolic compounds isolated from the brown alga *Costaria costata* (Turn.) Saund (Laminariales), on gametes and embryogenesis of the sea urchin *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz, 1864) was studied. Using a model of developing sea urchin embryos, it was shown that phlorethol at concentrations ≤ 700 $\mu\text{g/mL}$ did not exert cytotoxic effect on early developmental stages (from zygote to 16-celled stage blastomere). The embryotoxic effect of phlorethol, causing death of 50% of embryos, was expressed in a concentration (I) range of $50 < I \leq 100$ $\mu\text{g/mL}$ only after 24 h of incubation, in the blastula stage. When exposed to concentrations of ≥ 100 $\mu\text{g/mL}$, embryos that survived to the blastula stage did not develop further and died after 36 h of incubation. Under the effect of phlorethol, the fertilizing capacity of sea urchin spermatozoa and oocytes reduced. The concentration of phlorethol inhibiting fertilization by 50% (IC_{50}) when acting on sperm was 1.28 ± 0.38 $\mu\text{g/mL}$ and when acting on oocytes was 3.83 ± 0.82 $\mu\text{g/mL}$. Thus, phlorethol reduces the fertilizing capacity of sea urchin gametes at concentrations much lower than embryotoxic concentrations and can potentially find practical application as part of new contraceptive drugs for mammals and humans.

Keywords: brown algae, *Costaria costata*, embryos, sperm, oocytes, sea urchin, *Strongylocentrotus intermedius*, phlorethol, polyphenols

УДК 597.5:591.5

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО РАСПРЕДЕЛЕНИЮ И БИОЛОГИИ ЯПОНСКОГО ВОЛОСОЗУБА *ARCTOSCORPUS JAPONICUS* (STEINDACHNER, 1881) В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ ОСТРОВА САХАЛИН

© 2024 г. Э. Р. Ившина¹, *, А. В. Метленков¹

¹Сахалинский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии (СахНИРО), Южно-Сахалинск 693023, Россия

*e-mail: ivshinaer@sakhniro.vniro.ru

Поступила в редакцию 12.10.2023 г.

После доработки 10.06.2024 г.

Принята к публикации 11.06.2024 г.

На основе материалов учетных съемок, выполненных с применением закидных неводов и сетей, описано распределение японского волосозуба *Arctoscorpus japonicus* (Steindachner, 1881) в прибрежной зоне о-ва Сахалин в мае–октябре 1998–2022 гг. Показано, что в Татарском проливе, у юго-восточного побережья острова и в зал. Анива волосозуб является обычным, но малочисленным видом и в летние месяцы составляет не более 1% численности и биомассы в уловах. Максимальные по плотности скопления в июле–августе образует молодь, а в сентябре – половозрелые рыбы, подходящие на нерест. В прибрежье при доминировании 3–5-летних особей длиной до 21 см отмечены экземпляры размером до 27 см в возрасте до 6+ лет.

Ключевые слова: *Arctoscorpus japonicus*, о-в Сахалин, закидной невод, сети, распределение, размерный состав, возраст, рост

DOI: 10.31857/S0134347524050071

Японский волосозуб *Arctoscorpus japonicus* (Steindachner, 1881), представитель семейства Trichodontidae, широко распространен в Охотском и Японском морях. Ведет придонно-пелагический образ жизни, встречаясь на глубине до 550 м, замечен в эстуариях рек и солоноватых озерах. У побережья Корейского полуострова и островов Японии является промысловым видом и объектом искусственного разведения. На Дальнем Востоке России не относится к объектам промысла, поэтому отдельные аспекты биологии и экологии японского волосозуба в российских водах обсуждаются лишь в небольшом количестве работ (Новиков и др., 2002; Федоров и др., 2003; Колпаков, 2004; Фадеев, 2005; Дылдин и др., 2020; Панченко, Антоненко, 2021; Зуенко, Панченко, 2023; Panchenko, Zuenko, 2022). Данные по биологии *A. japonicus* у берегов о-ва Сахалин ограничены. В двух работах характеризуется этот вид рыб

в зал. Терпения в период нереста (Ширманкина, 1996а, 1996б). В ряде работ приводятся отдельные упоминания о размерах, численности и распределении японского волосозуба на ограниченной прибрежной акватории в Татарском проливе (Минёва, 1955; Сафронов, Никитин, 2017), а также краткая характеристика его питания в зал. Терпения (Табунков, Чернышова, 1985). У сахалинского побережья максимальная длина рыб, отмеченная в зал. Терпения, составляла 27 см, у юго-западного Сахалина – 22 см. Показано, что у этого вида выражен половой диморфизм, а половозрелость наступает при длине от 12 см (Минёва, 1955; Ширманкина, 1996а). Эти данные сопоставимы с информацией о размерах особей из других районов азиатской части ареала (Колпаков, 1999; 2004; Соколовская, Епур, 2001; Новиков и др., 2002; Черешнев и др., 2003; Панченко, Антоненко, 2021; Nagasawa, Torisawa, 1991; Yang et al., 2008;



Рис. 1. Схема района проведения учетных съемок у западного и юго-восточного побережий о-ва Сахалин.

Таблица 1. Количественные показатели распределения японского волосозуба *Argoscorus japonicus* у побережья острова Сахалин в разные годы (по данным уловов закидными неводами)

Район	Период работ	Число станций	Частота встречаемости, %	Доля в суммарном улове рыб, %		Плотность, средние значения для всех станций	Плотность, средние значения для станций с уловами волосозуба		Средняя масса одной особи, г*	
				N	B		N, экз./м ²	B, г/м ²		
Западное побережье										
От мыса Крильон до мыса Ламанон	август 1998 г.	34	14.7	3.30	0.10	0.0009	0.0011	0.0063	0.0074	1.2
	июль—август 2009 г.	42	17.0	0.65	0.16	0.0057	0.0044	0.0340	0.0266	0.8
	сентябрь 2009 г.	18	5.6	0.04	0.04	+	0.00064	0.0004	0.0120	27.8
Юго-восточное побережье										
От р. Найба до р. Промысловая	июнь 2005 г.	19	21.1	0.07	0.03	+	0.0010	0.0002	0.0054	34.0
	Зал. Анива									
От р. Урюм до р. Новикова	май—июнь 2001 г.	47	21.3	—	0.10	—	0.1970	—	0.9240	—
От р. Урюм до р. Новикова	май 2005 г.	11	36.4	2.83	0.83	0.0012	0.0225	0.0027	0.0496	18.4
От р. Урюм до р. Новикова	май 2013 г.	18	11.1	0.02	0.003	+	0.0007	0.0002	0.0067	28.0
От р. Урюм до оз. Буссе	май 2022 г.	21	12.0	0.31	0.07	0.0002	0.0034	0.0017	0.0240	13.5

*Отношение суммарной массы всех отловленных в ходе работ особей к их количеству.
Условные обозначения: N – численность, B – биомасса, “–” – нет данных, “+” – средняя плотность менее 0.0001 экз./м².

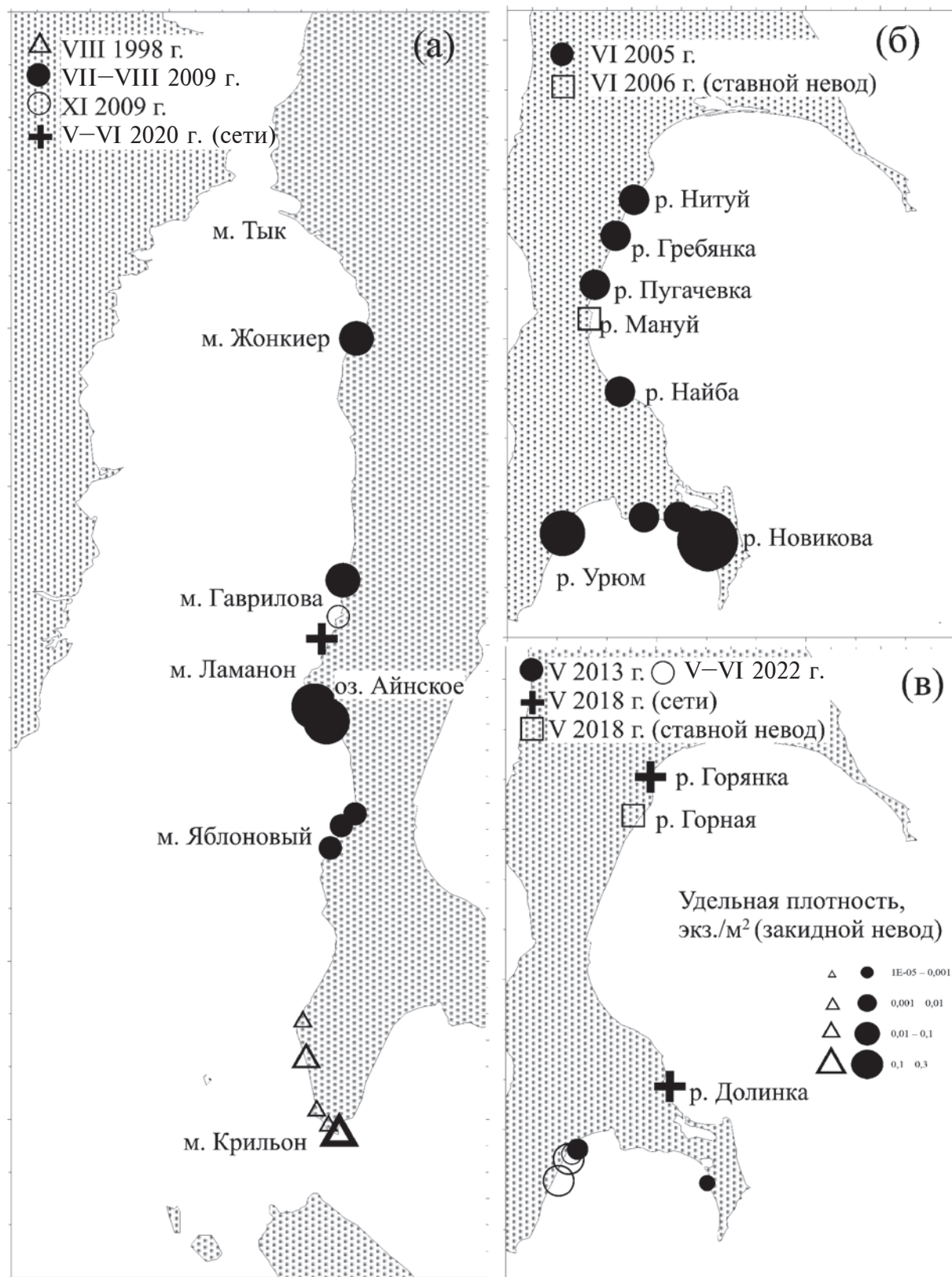


Рис. 2. Места поимок японского волосозуба *Arctoscopus japonicus* у западного (а) и юго-восточного побережья (б, в) о-ва Сахалин в разные годы.

Cho et al., 2020; Stock assessment ..., 2024). По отрывочным сведениям известно также, что в омывающих о-ва Сахалин водах японский волосозуб относится к обычным немногочисленным представителям ихтиофауны. Встречается в открытом море, в прибрежье, включая устьевые участки рек, и в озерах лагунного типа Птичьё и Буссе (Великанов, Стоминоков, 2004; Ким, 2007; Галенко, 2012; Лабай и др., 2014; Сафронов, Никитин, 2017). Нерестится волосозуб у берегов о-ва Сахалин и в сопредельных водах дальневосточных морей в сентябре—октябре на глубине менее 10 м (Ширманкина, 1996а; Колпаков, 1999; Соколовская, Епур, 2001; Черешнев и др., 2003).

Ряд исследований прибрежной ихтиофауны о-ва Сахалин, выполненных в последние годы, а также накопленные к настоящему времени неопубликованные сведения об *A. japonicus* позволяют более детально рассмотреть распределение и некоторые черты биологии волосозуба японского у побережья острова, что является целью представленной работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основой для анализа распределения и биологии *Arctoscopus japonicus* послужили сборы, проведенные сотрудниками СахНИРО в ходе учетных съемок в мае—октябре 1998—2022 гг. у западного (от мыса Тык до мыса Крильон), юго-восточного (от р. Промысловая до р. Долинка) побережий о-ва Сахалин и в зал. Анива (от р. Урюм до р. Новикова) (рис. 1). Всего обработаны данные 11-ти съемок. Орудиями лова служили закидные неводы разного размера: длина 30, 50, 90, 100 и 240 м, высота стенки 3—4 м, размер ячеи 10 и 12 мм. Площадь облова на разных станциях в зависимости от параметров закидного невода, рельефа и уклона дна изменялась от 300 до 12000 м². Дополнительно использовали ставные сети длиной от 5 до 100 м и высотой стенки от 5 до 10 м, размер ячеи в сетях варьировал от 15 до 30 мм. Глубина облова закидными неводами от уреза воды достигала 2.5—4.0 м, глубина постановки ставных сетей изменялась от 2 до 5 м.

Для унификации данных выполнили расчет относительной численности (N , экз./м²) и биомассы (B , г/м²) рыб, исходя из площади облова

и количественных показателей уловов закидным неводом (Аксютин, 1970). Коэффициент уловистости неводов во всех съемках приняли равным единице. Данные по уловам сетей использовали только для учета районов поимки и оценки размеров волосозуба. Для этих же целей привлекли данные за июнь 2006 и май 2018 гг. из уловов промысловых малых ставных неводов, а также архивные данные за сентябрь—октябрь 1995 г. У вновь пойманных экземпляров определяли длину с точностью до миллиметра по Смитту (АС) и массу с точностью до грамма по общепринятой методике (Правдин, 1966). Для определения возраста использовали особей, отобранных в мае 2018 г. у юго-восточного побережья о-ва Сахалин из сетных уловов и промыслового малого ставного невода (108 самок и 49 самцов). Возраст рыб оценивали по плоскому шлифу отолитов в отраженном свете с помощью бинокуляра МБС-10 при 32-кратном увеличении.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Японский волосозуб *Arctoscopus japonicus* встречался практически повсеместно в Татарском проливе от мыса Крильон до мыса Жонкиер, а также в зал. Анива и у юго-восточного побережья о-ва Сахалин, включая зал. Терпения (рис. 2). По данным уловов закидными неводами, доля волосозуба в прибрежном сообществе рыб у о-ва Сахалин была невелика и составляла обычно 0.01—0.8%, лишь в отдельных случаях приближаясь к 3% от численности и биомассы всех видов рыб, отмеченных в ходе учетных съемок (табл. 1).

В мае—июне 2020 г. в Татарском проливе частота встречаемости *A. japonicus* была минимальной, в закидной невод он не попадался, в уловах сетей единично отмечен вблизи мыса Гаврилова (3 особи длиной 20.4—24.6 см) (рис. 2а).

В зал. Анива в мае частота встречаемости волосозуба в разные годы изменялась от 11.1 до 36.4%, составляя в среднем 20.2%. Плотность скоплений, по данным уловов закидного невода, находилась на уровне 0.00003—0.0012 экз./м², биомасса — 0.0067—0.0024 г/м².

У юго-восточного побережья острова в июне 2005 г. единичные экземпляры японского волосозуба обнаружены в неводных уловах вблизи

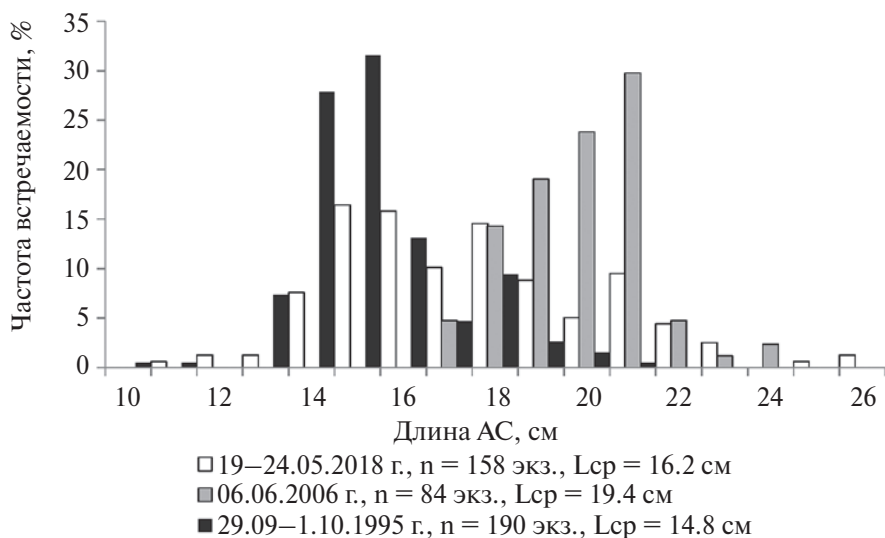


Рис. 3. Размерный состав уловов японского волосозуба *Arctoscopus japonicus* у юго-восточного побережья о-ва Сахалин весной и осенью в разные годы.

рек Нитуй, Гребянка, Пугачевка и Найба. Частота встречаемости — 21% (на четырех станциях из 19 выловлены 4 особи массой от 21 до 53 г.) Средняя плотность скоплений на станциях с уловами составляла 0.0002 экз./м², средняя биомасса — 0.0054 г/м² (табл. 1, рис. 2б). В мае 2014 и 2018 гг. в ловах закидным неводом волосозуб не встретился, но в мае 2018 г найден в сетных уловах в районе рек Горянка и Долинка; встречался в уловах малых ставных неводов, работающих в промысловом режиме (рис. 2в). В июне 2006 г. в узкой прибрежной зоне у юго-восточного побережья острова вблизи рек Горянка, Мануй и Долинка сетями и ставным неводом пойманы половозрелые особи длиной от 10 до 26 см. Основу уловов (88–92%) составляли экземпляры длиной 14–21 см (рис. 3).

В мае 2018 г. на юго-востоке о-ва Сахалин сетью и малым ставным неводом отлавливались самцы длиной 10.8–20.3 см и массой 13–91 (среднее 15.1 см и 32.3 г) и самки длиной 11.6–25.8 см, массой 13–146 г (среднее 17.9 см и 54.2 г). Возраст самцов варьировал от 2+ до 5+, самок — от 2+ до 6+, с доминированием особей в возрасте 3+ (78%) и 3+ и 4+ (84%) соответственно (рис. 4).

Несмотря на различающийся размерный состав самцов и самок (рис. 4) зависимость длина–масса особей сходна у обоих полов и описывается уравнением степенной функции $W = 0.013 \cdot L^{2.86}$ ($R^2 = 0.936$; $N = 49$) для самцов и

$W = 0.0077 \cdot L^{3.04}$ ($R^2 = 0.962$; $N = 108$) для самок. При этом в одинаковом возрасте длина самок несколько превышает длину самцов. Например, в возрасте 3+ средняя длина самок составляла 16.5 см (41 г), а самцов — 15.5 (33 г). Изменение линейных и весовых характеристик разновозрастных особей японского волосозуба показано на примере рыб, отловленных у юго-восточного побережья о-ва Сахалин в мае 2018 г. (табл. 2).

В летние месяцы численность волосозуба в прибрежье увеличивалась, но биомасса оставалась на минимальном уровне. В Татарском проливе, где летом *A. japonicus* встречался вдоль всего островного побережья, средняя удельная численность рыб составляла 0.0004 – 0.0340 экз. м², удельная биомасса — 0.0074–0.0270 г/м² (табл. 1). Но на отдельных станциях, например, в районе мыса Крильон в конце августа 1998 г. численность рыб на замет невода достигала 142 экз. (0.03 экз./м²), а в районе оз. Айнское в конце июля 2009 г. — 186 и 307 экз. (0.09 экз./м² и 0.13 экз./м² соответственно) (рис. 2а). Как показали результаты лова закидными неводами, во второй половине лета в Татарском проливе на мелководье концентрируется преимущественно молодь. В конце августа 1998 г. встречались экземпляры длиной 4.0–5.5 см (среднее 4.7 см; $n = 16$ экз.). В конце июля 2009 г. облавливались мальки длиной 3.6–5.9 см, массой 0.3–1.6 г (средние показатели 4.9 см и 0.9 г соответственно, $n = 81$ экз.) с преобладанием (71.6%) особей длиной 4.5–5.0 см.

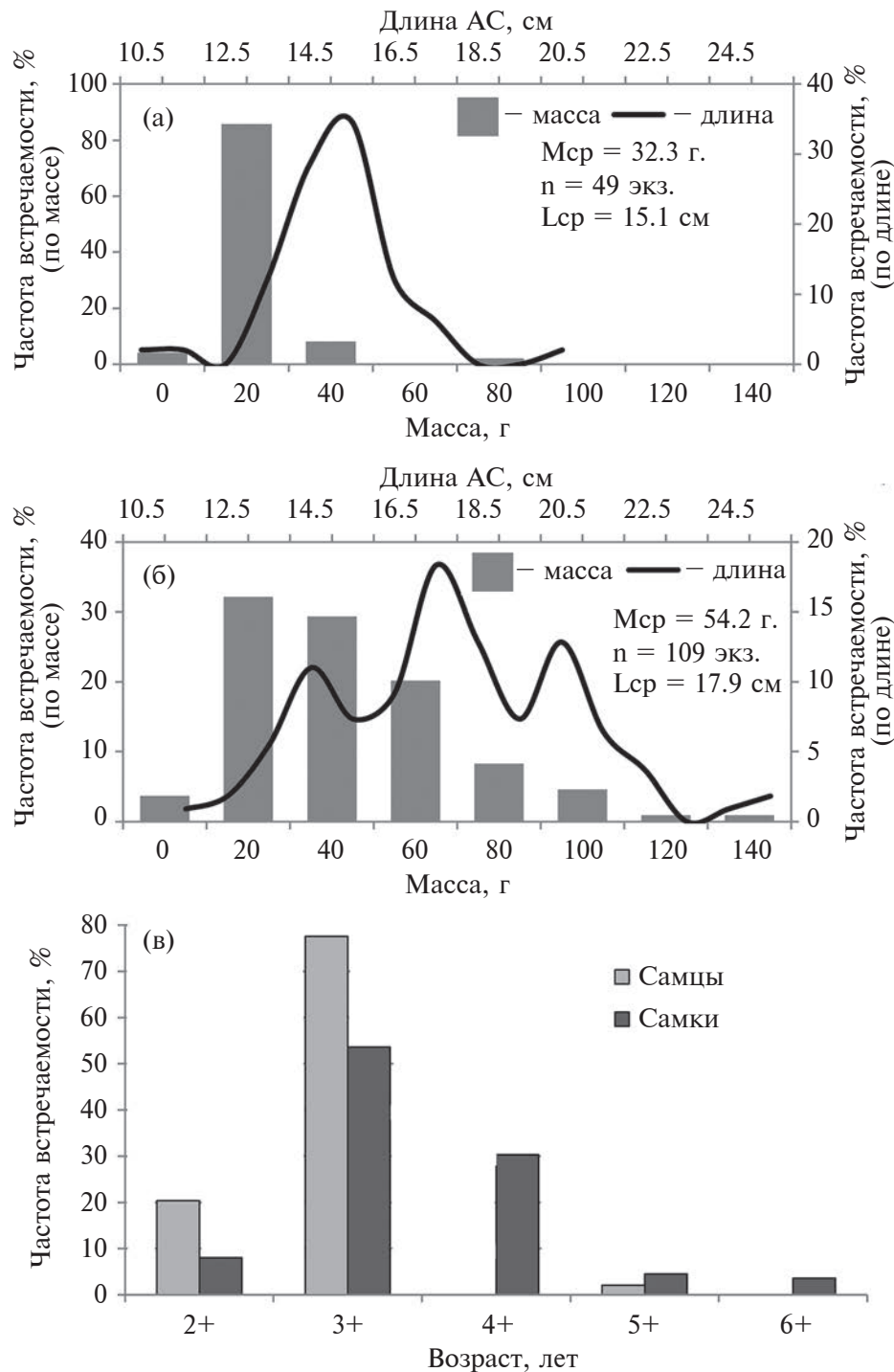


Рис. 4. Размерный состав уловов самцов (а), самок (б) и возрастной состав уловов (в) японского волосозуба *Arctoscopus japonicus* обоих полов у юго-восточного побережья о-ва Сахалин в мае 2018 г.

В зоне, доступной для облова закидными неводами, у юго-восточного побережья Сахалина и в зал. Анива волосозуб отмечен в мае–июне при температуре воды от 0 до 14.0°C, а у западного побережья острова – в июле–августе в диапазоне температуры 12.2–22.2°C (рис. 5). Наибольшие

по плотности скопления *A. japonicus* зафиксированы в Татарском проливе южнее мыса Ламанон вблизи оз. Айнское в конце июля при температуре воды 15.2–15.8°C и у восточного берега зал. Анива в районе р. Новикова в начале июня при температуре воды 10.6°C.

Таблица 2. Линейный и весовой рост японского волосозуба *Arctoscopus japonicus*, юго-восточное побережье о-ва Сахалин, май 2018 г.

Возраст	Самки			Самцы		
	Длина, см	Масса, г	n	Длина, см	Масса, г	n
2+*	<u>11.6–14.8</u> 13.5	<u>13–26</u> 21	9	<u>10.8–14.8</u> 13.6	<u>13–30</u> 23	10
3+	<u>13.8–19.5</u> 16.5	<u>21–69</u> 41	57	<u>14.0–17.8</u> 15.5	<u>24–47</u> 33	38
4+	<u>17.8–21.5</u> 19.9	<u>48–107</u> 71	34	—	—	—
5+	<u>21.0–22.8</u> 22.1	<u>48–107</u> 71	34	20.3	91	1
6+	<u>22.7–25.8</u> 24.5	<u>88–103</u> 98	4	—	—	—

*На отолитах заметна минимальная зона прироста, которую принимаем как начало нового годового кольца (+).
Примечание. Над чертой — диапазон значений, под чертой — среднее; n — число исследованных особей.

В сентябре в зал. Терпения численность японского волосозуба определялась подходом нерестовых особей. В ставных неводах отмечали половозрелых рыб длиной от 10 до 26 см, среди которых 86.8% были представлены особями длиной 14–18 см (рис. 3). В октябре в Татарском проливе на песчаных грунтах вблизи мыса Гаврилова обнаружена лишь одна особь, в пересчете на единицу площади плотность составила 0.0004 экз./м², биомасса — 0.012 г/м².

ОБСУЖДЕНИЕ

В Татарском проливе, зал. Анива и на юго-восточном побережье о-ва Сахалин на глубине до 3–5 м *Arctoscopus japonicus* является обычным второстепенным малочисленным видом, в отличие, например, от вод на севере Приморья, где в прибрежной зоне он входит в пятерку массовых видов, как и у побережья о-ва Хоккайдо (Колпаков, 2004; Долганова и др., 2006; Nagasawa, Torisawa, 1991). Данные по встречаемости волосозуба в прибрежье о-ва Сахалин и изменениям в размерном составе в течение весны–осени в полной мере соответствуют известной схеме сезонных миграций рыб этого вида в дальневосточных морях (Соколовская, Епур, 2001; Колпаков, 2004; Панченко, Антоненко, 2021; Зуенко, Панченко, 2023).

Минимальная численность волосозуба у сахалинского побережья наблюдается в мае–июне, в месяцы, приходящиеся на период гидрологической весны (Пищальник, Бобков, 2000). Доля

японского волосозуба в уловах закидного невода, как правило, не более 1% по численности и биомассе, плотность скоплений в местах поимки около 0.001 экз./м², удельная биомасса около 0.005 г/м². В весенний период при повсеместной низкой численности в прибрежье наиболее часто особи волосозуба встречались в зал. Анива, в среднем 20% случаев за период наблюдений. Доля *A. japonicus* у юго-восточного побережья в весенних уловах также была низкой, вид встречался не регулярно. В частности, если в июне 2005 и мае 2018 гг. в районе р. Долинка этот вид был довольно обычным, хотя и немногочисленным (рис. 2в), то в мае–июле 2019 г. он не встретился в уловах закидного невода и сетей (Лабай и др., 2020). В мае–июне его не обнаружили и в лагунном оз. Птичье, где единично (1–4 экз. на порядок разноразмерных сетей) волосозуб встречался в июле–августе, октябре–ноябре и феврале, с долей в суммарном улове рыб менее 0.1% (Галенко и др., 2013).

Весной у япономорского и охотоморского побережий о-ва Сахалин обычно встречаются взрослые рыбы длиной 10–27 см в возрасте от 2+ до 6+ лет, основу скоплений формируют особи 14–21 см в возрасте от 3+ до 4+ лет. Параметры линейного роста волосозуба из сахалинских вод близки к таковым особей из северного Приморья. Он занимает промежуточное положение между тугорослыми рыбами из северной части Охотского моря (Тауйская губа) и рыбами с повышенным темпом роста из корейских и

Таблица 3. Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) *Arctoscopus japonicus* в зал. Терпения (по: Ширманкина, 1995)

Длина АС, см	Средняя масса, г	ИАП	Число проб
12–14	26.8	277	1
15–17	48.8	<u>221–1065</u> 622	34
18–20	70.2	<u>228–1244</u> 833	52
21–23	103.2	<u>135–1705</u> 1173	19
24–26	149.3	<u>1728–2232</u> 1980	2

Примечание. Над чертой — диапазон значений, под чертой — среднее.

японских вод (Черешнев и др., 2003; Колпаков, 2004; Yang et al., 2008; Stock assessment ..., 2024).

В самые теплые месяцы года численность волосозуба в прибрежном сообществе увеличивается (табл. 1). Максимальные скопления, достигающие на отдельных станциях 0.13 экз./м² с биомассой 0.09 г/м², образуются в конце июля — августе за счет сеголетков волосозуба длиной 3–6 см. В это время года вода прогревается до 15–16°C, что согласуется с данными о термотаксии рыб этого вида в российских водах Охотского и Японского морей (Ширманкина, 1995; Ширманкина, 1996а; Колпаков, 1999; Черешнев и др., 2003; Панченко, Антоненко, 2021). Повышенные уловы и наибольшая частота встречаемости рыб выявлены от мыса Яблонный до мыса Ламанон (рис. 2а), в пределах Чехов-Ильинского мелководья, одного из наиболее продуктивных районов в сахалинских водах (Шунтов, 2001). Половозрелые рыбы в летний период единично встречаются в прибрежье вдоль всего побережья острова, придерживаясь, как и в других частях ареала, зарослей макрофитов на песчаных и галечных грунтах (Колпаков, 1999; Черешнев и др., 2003; Сафронов, Никитин, 2017).

Судя по уловам рыб в зал. Терпения и в Татарском проливе, осенью сеголетки в прибрежье не встречаются, для особей этой возрастной группы характерна миграция в мористые участки шельфа (Зуенко, Панченко, 2023). В сентябре–октябре в прибрежье возрастает численность половозрелых рыб, обусловленная

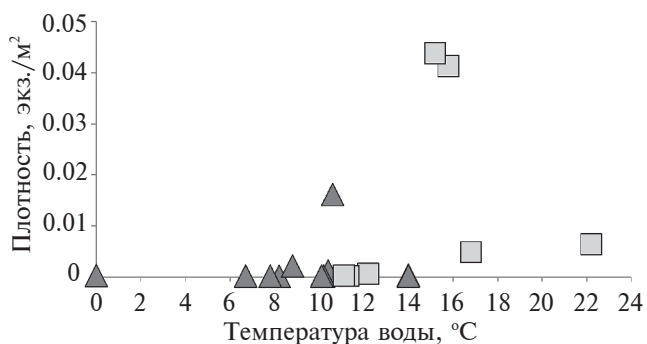


Рис. 5. Плотность скоплений японского волосозуба *Arctoscopus japonicus* в зависимости от температуры воды. Условные обозначения: треугольник — зал. Анива и юго-восточное побережье о-ва Сахалин (май 2013 и июнь 2005 гг.); квадрат — зал. Терпения (июль–август 2009 г.).

миграцией на нерест. Так, в западной части зал. Терпения 21 сентября — 2 октября 1995 г. в ставных неводах, выставленных на глубине 6–7 м, доля волосозуба по численности составила 78% уловов, остальная часть приходилась на навагу, сельдь и камбалу. В уловах отмечались особи *A. japonicus* длиной 9–23 см и массой 20–140 г, средние показатели 14.9 см и 37.2 г соответственно (Ширманкина, 1995), среди которых присутствовала молодь 9–12 см (Ширманкина, 1996а).

Из литературных источников известно, что нерестовые подходы и нерест волосозуба обычно проходят на небольшой глубине при температуре воды менее 10°C. В наиболее близких к о-ву Сахалин районах наблюдаются в сентябре–октябре (Колпаков, 1999, 2004; Соколовская, Епур, 2001; Черешнев и др., 2003; Панченко, Антоненко, 2021; Nagasawa, Torisawa, 1991; Yang et al., 2009). Достоверные сведения о нересте волосозуба в сахалинских водах известны только для зал. Терпения, где нерест проходит в конце августа — сентябре. По архивным данным СахНИРО, первые кладки икры появляются в западной части залива в конце августа. Следовательно, начало нереста приходится на вторую половину августа. Нерест длится в течение сентября с пиком во второй половине месяца, к октябрю основная масса рыб завершает нерест. Например, в уловах донного трала 27.08.1995 г. текущие половые продукты были только у 1% особей, отнерестившиеся рыбы отсутствовали. В улове 19.09.1995 г. отнерестившиеся особи волосозуба составляли 64.8%. В трал попадали темно-зеленые

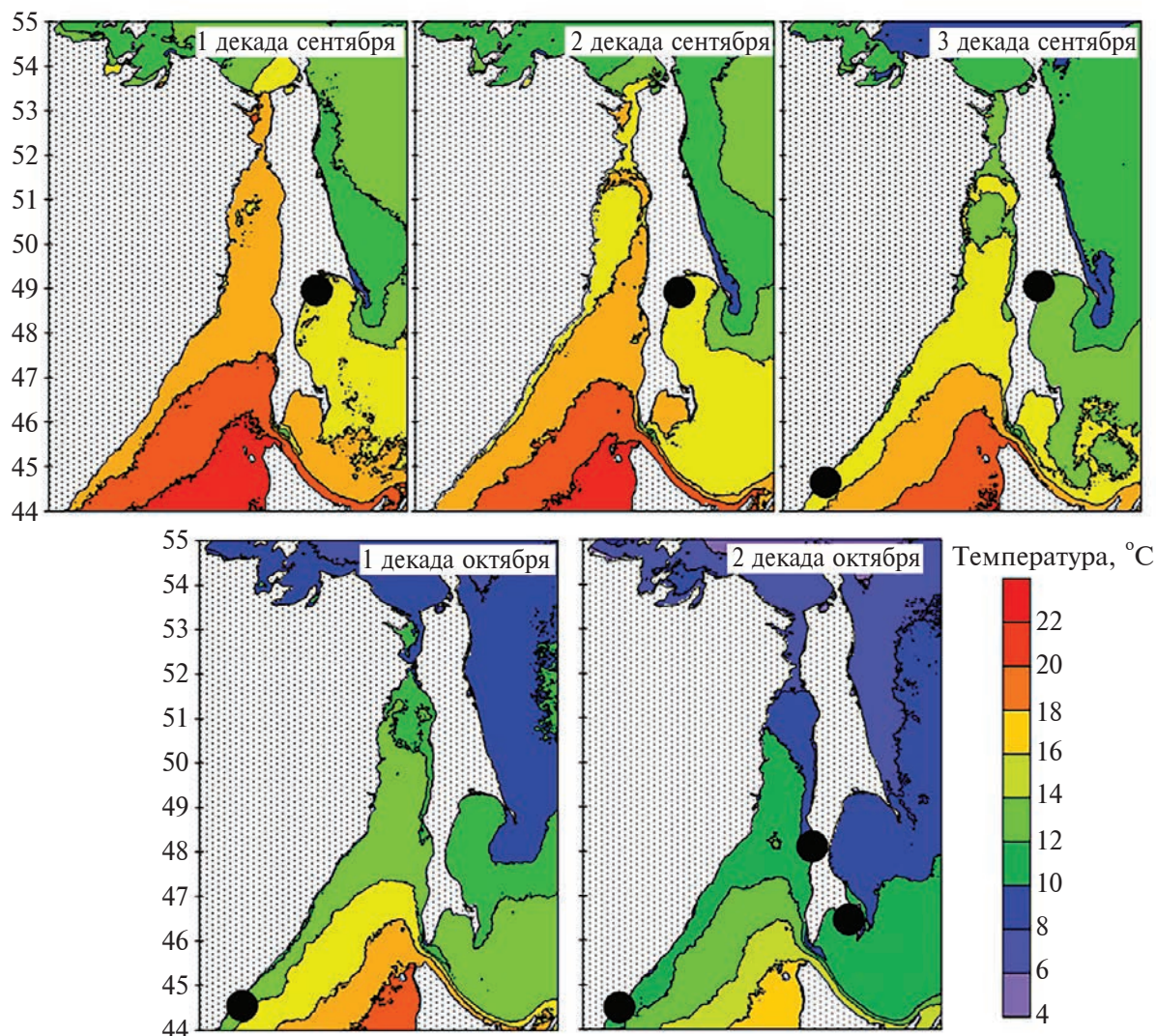


Рис. 6. Поверхностная температура воды у побережья о-ва Сахалин и прилегающей акватории в сентябре–октябре (осредненные данные спутниковой системы “Terascan” за 1997–2022 гг.). Точками отмечены известные места нерестовых подходов и выбросов кладок икры японского волосозуба *Arctoscopus japonicus*.

шарообразные кладки икры *A. japonicus* диаметром 3 см. В уловах ставного невода 21.09.1995 г. среди проанализированных рыб ($n = 415$) 37.8% особей находились в преднерестовом состоянии, 43.6% — в нерестовом и 5.5% — в посленерестовом. В начале октября в заливе все особи в уловах невода были отнерестившимися.

Нерестовые скопления в зал. Терпения были представлены половозрелыми особями длиной 10.8–27.0 см. Средняя индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) волосозуба в зал. Терпения составляла 842.5 икринок, варьируя в зависимости от размеров самок в пределах 221–2232 икринки (Ширманкина, 1996а).

Значения ИАП волосозуба из зал. Терпения в зависимости от длины и массы (табл. 3) взяты из отчета о НИР Людмилы Семеновны Ширманкиной (Ширманкина, 1995). Данные показатели близки к значениям ИАП японского волосозуба, обитающего вдоль северного побережья Приморья — 845.7 икринок (Колпаков, 1999), но заметно выше, чем у рыб из Тауйской губы — 469 икринок (Черешнев и др., 2003).

В зал. Анива нерест японского волосозуба, предположительно, приходится на сентябрь–октябрь; его икру находили в выбросах у восточного побережья залива в районе р. Островка в середине октября. Инкубация икры длится

от двух—двух с половиной до нескольких месяцев, поэтому поимка 15 декабря личинки волосозуба длиной 9.6 мм в составе ихтиопланктонного сообщества в северной части зал. Анива в районе р. Меря служит косвенным свидетельством осеннего нереста этого вида (Мухометова, 2019). Указанный случай, скорее всего, характеризует лишь появление отдельных личинок, и его нельзя относить к информации о массовой продолжительности развития икры волосозуба у восточного Сахалина.

Исходя из того, что продолжительность инкубации икры повсеместно в Японском и Охотском морях определяется температурными условиями и выклев личинок приходится на постзимовальный период (Черешнев и др., 2003; Колпаков, 2004; Панченко, Антоненко, 2021; Okiyama, 1990), а также учитывая гидрологический режим зал. Анива (Пищальник, Бобков, 2000), можно предположить, что массовое появление личинок японского волосозуба в заливе проходит не ранее апреля, периода наступления гидрологической весны.

Для Сахалинского побережья Татарского пролива нет данных о сроках нереста *A. japonicus*, однако есть сведения о выбросах икры в середине октября в районе устья р. Красноярка вблизи мыса Слепиковского (Загуменская, 2019). На сопредельной акватории Японского моря у материкового побережья на севере Приморья нерест наблюдается в конце сентября—октябре и длится около месяца (Колпаков, 1999). Учитывая это, а также принимая во внимание сходную сезонную динамику температуры воды в материковом побережье и у юго-западного Сахалина (Власов и др., 2008; Зуенко, 2008; Шевченко, Частиков, 2020) можно предположить, что нерест японского волосозуба в указанных районах проходит в близкие сроки. Это подтверждает поимка в одни и те же сроки (в июле—августе) одноразмерных сеголетков длиной около 3—6 см у материкового и сахалинского побережий Японского моря (Колпаков, 2004).

Значения температуры поверхности воды в сентябре и октябре 1997—2022 гг. у побережья о-ва Сахалин (зал. Анива) и берегов северного Приморья, взятые из осредненных подекадно спутниковых данных (рис. 6), не характеризуют в полной мере гидрологические условия в побережье, однако показывают, что температура воды в этот период около 10°C, что близко

к оптимальной для начала нерестовых подходов и нереста волосозуба. В зал. Терпения подходящие условия в побережье наступают примерно на полмесяца раньше, в начале—середине сентября. (Ширманкина 1995, 1996а, 1996б; Колпаков, 1999, 2004; Загуменская, 2019).

Разница в сроках нереста *A. japonicus* у берегов Сахалина обусловлена разным температурным режимом вод в описываемых районах. В отличие от сравнительно теплых вод Японского моря и зал. Анива, зал. Терпения характеризуется более суровыми условиями. Здесь выхолаживание прибрежных вод до температуры около 10°C и ниже происходит во второй половине сентября, а в зал. Анива и у юго-западного Сахалина — в октябре (Пищальник, Бобков, 2000; Власова и др., 2008; Каев и др., 2014; Шевченко, Частиков, 2020). В целом, нерест волосозуба в сахалинских водах приходится на сезон окончания гидрологического лета — начало гидрологической осени и в зависимости от района отмечается в основном в сентябре (зал. Терпения) и в октябре (зал. Анива и юго-западный Сахалин). По окончании летнего нагула и нереста (к ноябрю) волосозуб мигрирует с мелководья на глубину, наряду с некоторыми видами камбал, лисичек и бычков (Табунков, Чернышова, 1985). В ноябре и в зимние месяцы в побережье и лагунных озерах (оз. Буссе, зал. Анива и оз. Птичье, юго-восточный Сахалин) отлавливали единичных половозрелых особей длиной 14—21 см (Галенко, 2012; Галенко и др., 2013).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Японский волосозуб в прибрежной зоне о-ва Сахалин в Татарском проливе, у юго-восточного побережья острова и в зал. Анива является типичным, но малочисленным видом. Массовые скопления рыб на разных стадиях жизненного цикла образуются на глубине менее 10 м в короткий период во второй половине лета и первой половине осени. В весенний период численность *Arctoscopus japonicus* повсеместно минимальная, при этом наибольшая плотность скоплений и частота встречаемости характерна для зал. Анива. Повышенная концентрация волосозуба возникает в июле—августе за счет сеголетков длиной 3—6 см, а осенью — при появлении половозрелых нерестовых рыб. Сроки нереста определяются гидрологическими

условиями: массовый нерест в зал. Терпения проходит в сентябре, а в более теплых водах в зал. Терешенко и Татарского пролива — в октябре. С наступлением гидрологической осени в конце сентября — октябре волосозуб мигрирует с мелководья. В холодное время года в прибрежье единично встречаются половозрелые особи.

Весной и осенью скопления в прибрежье образуют половозрелые особи *A. japonicus* длиной 10–27 см в возрасте 2+ — 6+ лет. Основу скоплений, как правило, составляют 3–5-летние экземпляры длиной 14–21 см. Размерный и возрастной составы, а также линейный рост и параметры плодовитости волосозуба из сахалинских вод сопоставимы с этими характеристиками рыб у северных берегов Приморья.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность всем сотрудникам СахНИРО, принимавшим участие в сборе и обработке первичных материалов, использованных в статье, и отдельно Д.М. Ложкину, специалисту лаборатории океанографии, предоставившему материалы по поверхностной температуре воды. Мы искренне благодарны анонимным рецензентам за конструктивные замечания и предложения.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета ФГБНУ “ВНИРО” в рамках государственного задания №076-00007-22-00, тема “Осуществление государственного мониторинга водных биологических ресурсов во внутренних водах, в территориальном море Российской Федерации, на континентальном шельфе Российской Федерации и в исключительной экономической зоне Российской Федерации, в Азовском и Каспийском морях”.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Комиссия по биомедицинской этике Сахалинского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии считает, что проведенные экспериментальные процедуры с рыбами (отлов сетными орудиями и умерщвление с целью изучения морфологических особенностей их строения) соответствуют действующим российским и международным нормам права и нормативным актам по проведению исследований с лабораторными животными.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксютин З.М. Количественная оценка скопления рыб методом изолиний // Тр. ВНИРО. 1970. Т. 71. С. 302–308.
- Великанов А.Я., Стоминок Д.Ю. Современное состояние ихтиофауны залива Анива (о. Сахалин) // Тр. СахНИРО. 2004. Т. 6. С. 55–69.
- Власова Г.А., Васильев А.С., Шевченко Г.В. Пространственно-временная изменчивость структуры и динамики вод Охотского моря. М.: Наука, 2008. 359 с.
- Галенко К.Г. Некоторые данные о видовом составе и распределении рыб в лагуне Буссе (о. Сахалин) // Современные научные исследования на Дальнем Востоке. Материалы молодёжного научного симпозиума (4–7 октября 2011 года). Южно-Сахалинск, 2012. С. 152–156.
- Галенко К.Г., Квашин А.С., Маринченко Р.А. и др. Рыболовственная характеристика озера Птичь: Отчет о НИР // Арх. СахНИРО. 2013. № 11826. 78 л.
- Долганова Н.Т., Колпаков Н.В., Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения рыб прибрежных вод северного Приморья // Изв. ТИНРО. 2006. Т. 144. С. 140–179.
- Дылдин Ю.В., Орлов А.М., Великанов А.Я. и др. Ихтиофауна залива Анива (остров Сахалин, Охотское море). Новосибирск: ИЦ НГАУ “Золотой колос”, 2020. 396 с.
- Загуменская А. Сахалинский берег засыпало шариками из разноцветной икры. URL: <https://sakh.online/news/18/2019-10-15/sahalinskiy-bereg-zasypalo-sharikami-iz-raznotsvetnoy-ikry-187796>
- Зуенко Ю.И. Промысловая океанология Японского моря. Владивосток: ТИНРО-центр, 2008. 227 с.
- Зуенко Ю.И., Панченко В.В. Влияние структуры вод в заливе Петра Великого (Японское море) на сезонные миграции японского волосозуба *Arctoscopus japonicus* // Изв. ТИНРО. 2023. Т. 203. Вып. 3. С. 650–667. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2023-203-650-667>
- Каев А.М., Кусайло О.В., Цхай Ж.Р., Шевченко Г.В. Динамика уловов горбуши у юго-восточного побережья Сахалина в связи с вариациями температуры воды // Бюлл. № 9 изучения тихоокеанских лососей на Дальнем Востоке. 2014. С. 150–153.

- Ким Сен Ток. Современная структура и тенденции изменения ресурсов демерсальных рыб в восточно-сахалинских водах // Изв. ТИНРО. 2007. Т. 148. С. 74–92.
- Колпаков Н.В. Некоторые черты биологии японского волосозуба *Arctoscopus japonicus* из вод северного Приморья // Изв. ТИНРО. 1999. Т. 126. Ч. 1. С. 318–326.
- Колпаков Н.В. Рост и продукционные характеристики японского волосозуба *Arctoscopus japonicus* из вод северного Приморья // Изв. ТИНРО. 2004. Т. 138. С. 273–281.
- Лабай В.С., Атаманова И.А., Заварзин Д.С. и др. Водоемы острова Сахалин: от лагун к озёрам. Южно-Сахалинск: ГБУК “Сахалинский областной краеведческий музей”, 2014. 208 с.
- Лабай В.С., Заварзин Д.С., Заварзина Н.К. и др. Питание некоторых массовых видов рыб в прибрежье юго-восточного Сахалина у впадения р. Долинка // Тр. СахНИРО. 2020. Т. 16. С. 186–215.
- Минёва Т.А. Некоторые данные по биологии волосозуба обыкновенного // Изв. ТИНРО. 1955. Т. 43. С. 195–198.
- Мухаметова О.Н. Состояние ихтиопланктонного комплекса в заливе Невельского (юго-западный Сахалин) после аварийного разлива нефтепродуктов с танкера “Надежда” // Тр. СахНИРО. 2019. Т. 15. С. 202–223.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы Приморья. Владивосток: Дальрыбвтуз, 2002. 552 с.
- Панченко В.В., Антоненко Д.В. Батиметрическое распределение японского волосозуба *Arctoscopus japonicus* (Steindachner, 1881) (Trichodontidae) в заливе Петра Великого (Японское море) и замечания по его биологии // Биол. моря. 2021. Т. 47. № 6. С. 400–410.
<https://doi.org/10.31857/S0134347521060103>
- Пищальник В.М., Бобков А.О. Океанографический атлас шельфовой зоны острова Сахалин. Часть 1. Южно-Сахалинск: СахГУ, 2000. 174 с.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
- Сафронов С.Н., Никитин В.Д. Видовая структура и численность ихтиофауны в морском прибрежье гор. Холмск (юго-западный Сахалин) в летний период // Интернет-журнал СахГУ: Наука, образование, общество. 2017. № 1. С. 1–19. URL: http://sakhgu.ru/wp-content/uploads/page/record_28458/2017_04/Manuscript-Safronov_Nikitin_2017.pdf
- Соколовская Т.Г., Енур И.В. Особенности раннего онтогенеза японского волосозуба *Arctoscopus japonicus* (Trichodontidae) в северо-западной части Японского моря // Изв. ТИНРО. 2001. Т. 128. Ч. 3. С. 761–767.
- Табунков В.Д., Чернышева Э.Р. Питание непромысловых видов рыб в заливе Терпения // Изв. ТИНРО. 1985. Т. 110. С. 98–104.
- Фадеев Н.С. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2005. 367 с.
- Федоров В.В., Черешнев И.А., Назаркин М.В. и др. Каталог морских и пресноводных рыб северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 2003. 204 с.
- Черешнев И.А., Шестаков М.В., Назаркин М.В. Новые данные по биологии японского волосозуба *Arctoscopus japonicus* (Trichodontidae) из Тауйской губы Охотского моря // Вопр. ихтиологии. 2003. Т. 43. № 5. С. 718–720.
- Шевченко Г.В., Частиков В.Н. Сезонные вариации океанологических условий у юго-восточного побережья о. Сахалин // Метеорология и гидрология. 2008. № 8. С. 70–86.
- Ширманкина Л.С. Отчет о НИР в заливе Терпения с 23 августа по 5 октября 1995 года // Арх. СахНИРО. 1995. № 7025. 36 л.
- Ширманкина Л.С. Результаты первого этапа исследований по волосозубу японскому в Сахалино-Курильском районе // Науч. тр. Дальрыбвтуза. 1996а. Вып 8. С. 44–46.
- Ширманкина Л.С. Результаты первого этапа исследований по волосозубу японскому в Сахалино-Курильском рыбопромысловом районе // Рыбохозяйственные исследования океана: Материалы юбилейной научной конференции 8–12 апреля 1996 г. Владивосток: Дальрыбвтуз, 1996б. С. 199–200.
- Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России. Т. 1. Владивосток: ТИНРО-центр, 2001. 580 с.
- Cho G., Kim D., Jung S. et al. Estimating age-specific natural mortality for Sandfish in the eastern coastal waters of Korea // Mathematics. 2020. V. 8. № 9. Art. ID 1612. <https://doi.org/10.3390/math8091612>
- Nagasawa K., Torisawa M. Fishes and Marine Invertebrates of Hokkaido: Biology and Fisheries. Sapporo: Kita-nihon Kaiyo Center Co., 1991.
- Okiyama M. Contrast in reproductive style between two species of sandfishes (family Trichodontidae) // Fish Bull. 1990. V. 88. № 3. P. 543–549.
- Panchenko V.V., Zuenko Y.I. Distribution of Japanese sandfish *Arctoscopus japonicus* (Steindachner, 1881)

- (Trichodontidae) in Peter the Great Bay (Japan Sea) with respect to environmental conditions // Oceanology (Engl. Transl.). 2022. V. 62. № 6. P. 823–832. <https://doi.org/10.1134/S000143702240003X>
- Stock Assessment and Evaluation for Japanese Sandfish (Fiscal Year 2023). Marine Fisheries Assessment and Evaluation for Japanese Waters, no. FRA-SA2024-AC053, Tokyo: Jpn. Fish. Res. Educ. Agency, 2024
- (in Japanese). URL: https://abchan.fra.go.jp/wpt/wp-content/uploads/2024/03/details_2023_53.pdf (date of application: June 24, 2024).
- Yang J.-H., Lee S.-I., Cha H.-K. et al. Age and growth of the sandfish, *Arctoscopus japonicus* in the East Sea of Korea // J. Korean Soc. Fish. Ocean Tech. 2008. V. 44. № 4. P. 312–322. <https://doi.org/10.3796/KSFT.2008.44.4.312>

Some Data on Distribution and Biology of the Japanese Sandfish *Arctoscopus japonicus* (Steindachner, 1881) in Coastal Waters of Sakhalin Island

E. R. Ivshina^a, A. V. Metlenkov^a

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

The distribution of the Japanese sandfish *Arctoscopus japonicus* (Steindachner, 1881) in the coastal zone of Sakhalin Island in May–October 1998–2022 is described on the basis of materials of beach seine and set gillnet surveys. In the Tatar Strait, off the southeastern coast of the island, and in Aniva Bay, the Japanese sandfish is shown to be a common species but with low abundance, accounting for less than 1% of numbers and biomass in catches during the summer months. Aggregations with the highest density are formed by juveniles in July–August and by spawning adults in September. The coastal area is dominated by 3–5-year-old fish up to 21 cm in length; individuals aged 6+ yr and up to 27 cm in length have also been recorded.

Keywords: *Arctoscopus japonicus*, Sakhalin Island, beach seine, gillnets, distribution, size composition, age, growth

УДК 598.243.5(571.63)

**ЧИСЛЕННОСТЬ ТОНКОКЛЮВОЙ КАЙРЫ *URIA AALGE*
(PONTORPIDAN, 1763) (CHARADRIIFORMES: ALCIDAE)
ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ**

© 2024 г. И. М. Тиунов¹, * (ORCID: 0000-0001-8394-6245),
И. О. Катин² (ORCID: 0000-0002-9601-7100)

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

²Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия
*e-mail: ovsianka11@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.01.2024 г.

После доработки 18.04.2024 г.

Принята к публикации 05.06.2024 г.

Масштабное обследование морского побережья зал. Петра Великого (Японское море), проводившееся с 2017 по 2023 гг., показало, что в настоящее время на территории Приморского края единственным местом гнездования тонкоклювой кайры *Uria aalge* (Pontoppidan, 1763) является о-в Карамзина. По результатам нескольких учетов, в том числе с использованием квадрокоптера, численность кайры оценена в диапазоне от 7 до 8 тыс. пар.

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

DOI: 10.31857/S0134347524050089

Тонкоклювая кайра *Uria aalge* (Pontoppidan, 1763) — малочисленный, локально гнездящийся обычный кочующий и зимующий в Приморском крае вид. Согласно литературным данным, колонии кайры ранее отмечали на некоторых островах зал. Петра Великого. Так, по словам М.А. Фирсова, в 1906 г. кайры “образовывали большую гнездовую колонию” на о-ве Русский (Шульпин, 1936). Хотя никто из последующих исследователей гнездящихся кайр здесь не находил, информация о гнездовании вида на этом острове (со ссылкой, либо без ссылки на вышеупомянутый источник) в литературе встречается неоднократно (Воробьев, 1954; Лабзюк и др., 1971; Шибаев, 1987; Нечаев, Гамова, 2009; Глущенко и др., 2016). По сообщениям местных жителей, в зал. Петра Великого тонкоклювые кайры якобы гнездились на о-вах Фуругельма и Веры (Лабзюк и др., 1971), но при всех последующих детальном обследовании этих островов

размножающихся кайр там не находили (Шибаев, 1987; наши данные) (рис. 1).

Помимо зал. Петра Великого, на территории Приморского края гнездование указывалось для зал. Ольги. По сведениям В.И. Лабзюка (1975), в начале 1970-х годов на северном участке побережья этот вид был малочислен. Кайры гнездились одиночными парами и группами, состоящими из трех–четырех пар. Самки, добытые здесь 2 августа 1972 г. и 18 июня 1973 г., имели наседные пятна; 8 августа 1974 г. был добыт слеток. Взрослых самок в зал. Ольги добывали 31 июля и 4 сентября 1975 г. (Нечаев, Чернобаева, 2006), но позднее информация о размножении, либо летнем пребывании рассматриваемого вида из этого района не поступала.

В 2017–2018 гг. для уточнения данных о распределении и численности колоний морских птиц было обследовано побережье зал. Петра Великого от мыса Островок Фальшивый до мыса Поворотный, включая все острова и кекуры (Тиунов, Катин, 2020). В ходе обследования выяснили,



Рис. 1. Карта-схема зал. Петра Великого, на врезке — о-в Карамзина, серым цветом обозначены поселения тонкоклювой кайры.

что единственным местом гнездования тонкоклювой кайры на территории Приморского края в настоящее время является расположенный в зал. Петра Великого о-в Карамзина.

Остров Карамзина — это памятник природы местного значения, он представляет собой скалистый остров, лишенный древесно-кустарниковой растительности, высотой до 107 м и общей площадью в 0.09 км². Здесь расположена крупная колония морских птиц, представленная, помимо тонкоклювой кайры, пестролицым буревестником *Calonectris leucomelas* (Temminck, 1836), малой качуркой *Oceanodroma monorhis* (Swinhoe, 1867), японским *Phalacrocorax capillatus* (Temminck et Schlegel, 1849) и беринговым *Ph. pelagicus* Pallas, 1811 бакланами, тихоокеанской *Larus schistisagus* Stejneger, 1884 и чернохвостой *L. crassirostris* Vieillot, 1818 чайками, очковым чистиком *Cephus carbo* Pallas, 1811, стариком *Synthliboramphus antiquus* (J.F. Gmelin, 1789) и тупиком-носорогом *Cerorhinca monocerata* (Pallas, 1811).

Впервые эту колонию обследовали в 1965–1966 гг. Одни авторы оценили ее численность в 150 пар (Нечаев, Юдаков, 1968), а другие — в 200 пар (Лабзюк и др., 1971). В 1970 г. здесь гнездились около 800 пар, а в 1982 г. — 600–700 пар (Шибает, 1987; Litvinenko,

Shibaev, 1991). Согласно последней опубликованной информации (Шибает, 2016), численность тонкоклювой кайры на острове оценена примерно в 1900 особей. Однако в публикации не указывается, в каком году был произведен учет и на чем основана данная экспертная оценка численности.

Для учета птиц мы посещали эту колонию в 2017–2023 гг.: 31 мая 2017 г. и 7 мая 2023 г. проводили фотосъемку периметра о-ва Карамзина с помощью фотоаппаратов Panasonic Lumix FZ 50 (2017 г.) и Nikon D800 (2023 г.); 26 мая 2019 г. и 28 мая 2021 г. — с квадрокоптера Phantom 4 Pro. Отмечено, что основные поселения кайры расположены в южной части острова, где скальные обрывы достигают наибольшей высоты (рис. 1, врезка).

При учете кайр на колониях, принято условно принимать количество учтенных особей за число гнездящихся пар, предполагая, что один из партнеров в данный момент находится вне колонии (Артюхин, 1999; Пилипенко, 2021).

Анализ фотоснимков выявил присутствие в 2017 г. 4620 особей тонкоклювых кайр, в 2019 г. — 6472, в 2021 г. — 8887 и в 2023 г. — 7670 особей.

Принимая во внимание, что количество учтенных птиц может превышать число размножающихся

пар (растянутый период откладки яиц, присутствие не размножающихся и неполовозрелых птиц), и не исключая вероятность пропуска части птиц при подсчете (сидящих в расщелинах, за камнями или скрытых массой птиц на переднем плане), мы оцениваем численность группировки тонкоклювых кайр, гнездящихся в настоящее время на о-ве Карамзина, в диапазоне от 7 до 8 тыс. пар. Для более точного учета гнездящихся птиц необходимо провести на пробных площадках выборочный подсчет присутствующих кайр с последующим учетом числа насиживаемых яиц. Это позволит выявить соотношение размножающихся птиц к присутствующим в колонии. Для тонкоклювой кайры показано, что величина такого коэффициента для одной колонии из года в год остается довольно постоянной (Hedgren, 1975; Birkhead, 1978 цит., по: Birkhead, Nettleship, 1980; Harris, 1989). Это позволит не только более точно определить число кайр, размножающихся на острове, но и даст возможность провести сравнение полученных данных с данными последующего мониторинга.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (темы № 121031000116-2 и № 1021062912499-0).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Эксперименты над животными (птицами) не проводились. Наблюдение велось дистанционно.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артюхин Ю.Б. Кадастр колоний морских птиц Командорских островов // Биология и охрана птиц Камчатки. 1999. № 1. С. 25–35.
- Воробьев К.А. Птицы Уссурийского края. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 360 с.
- Глуценко Ю.Н., Нечаев В.А., Редькин Я.А. Птицы Приморского края: краткий фаунистический обзор. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2016. 523 с.
- Лабзюк В.И. Летняя авифауна морского побережья в районе залива Ольги // Орнитологические исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 279–284.
- Лабзюк В.И., Назаров Ю.Н., Нечаев В.А. Птицы островов северо-западной части залива Петра Великого // Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1971. С. 52–78.
- Нечаев В.А., Гамова Т.В. Птицы Дальнего Востока России (аннотированный каталог). Владивосток: Дальнаука, 2009. 564 с.
- Нечаев В.А., Чернобаева В.Н. Каталог орнитологической коллекции Зоологического музея Биолого-почвенного института Дальневосточного отделения Российской академии наук. Владивосток: Дальнаука, 2006. 436 с.
- Нечаев В.А., Юдаков А.Г. О гнездовании морских птиц на островах залива Петра Великого (Южное Приморье) // Изв. Сибир. отд-ния. АН СССР. 1968. № 15. Вып. 3. С. 93–97.
- Пилипенко Д.В. Морские колониальные птицы острова Медного (Командорские острова) // Вестн. КамчатГТУ. 2021. № 58. С. 104–119.
- Тиунов И.М., Катин И.О. Колониально гнездящиеся птицы залива Петра Великого Японского моря (Пеликанообразные, Аистообразные) // Биол. моря. 2020. Т. 46. № 6. С. 377–383.
- Шибает Ю.В. Кадастр колоний и мониторинг некоторых видов птиц залива Петра Великого (Японское море) // Распространение и биология морских птиц Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1987. С. 43–59.
- Шибает Ю.В. Острова Верховского и Карамзина // Морские ключевые орнитологические территории Дальнего Востока России. М.: РОСИП, 2016. С. 118–119.
- Шульпин Л.М. Промысловые, охотничьи и хищные птицы Приморья. Владивосток: Тип. им. Волина, 1936. 436 с.
- Litvinenko N.M., Shibaev Yu.V. Seabirds Status and Conservations: A Supplement, International Council for Bird Preservation Technical Publication, V. 11. Cambridge: BirdLife Int., 1991. P. 175–204.
- Birkhead T.R., Nettleship D.N. Census Methods for Murres, Uria Species: A Unified Approach, Canadian Wildlife Service Occasional Papers, V. 43. Ottawa: Can. Wildl. Serv., 1980. P. 1–25.
- Harris M.P. Variation in the correction factor used for converting counts of individual Guillemots *Uria aalge* into breeding pairs // Ibis. 1989. V. 131. № 1. P. 85–93.

**Abundance of Common Murre, *Uria aalge* (Pontoppidan, 1763)
(Charadriiformes: Alcidae), in Peter the Great Bay, Sea of Japan**

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

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

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

A large-scale survey of the sea coast of Peter the Great Bay, Sea of Japan, conducted in 2017–2023, showed that currently the only nesting ground in Primorsky Krai for the Common Murre, *Uria aalge* (Pontoppidan, 1763), is Karamzin Island. According to the results of several, including quadcopter-based, surveys, the number of common murres was estimated at between 7000 and 8000 pairs.

Keywords: colonial birds, abundance, distribution, Peter the Great Bay, Common Murre