

ISSN 0134-3475

Том 49, Номер 1

Январь - Февраль 2023



БИОЛОГИЯ МОРЯ

www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Том 49, номер 1, 2023

Оригинальные статьи

Иммунологические показатели горбуши <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> и кеты <i>O. keta</i> (Salmonidae) в морской период жизни <i>И. И. Гордеев, Д. В. Микряков, Т. А. Суворова, С. В. Кузьмичева, А. В. Герман</i>	3
Феномен сбрасывания слоя гликокаликса у скребня <i>Corynosoma strumosum</i> (Rudolphi, 1802) (Acanthocephala: Polymorphidae) в паратенических хозяевах в природе и эксперименте <i>Е. М. Скоробрехова, В. П. Никишин</i>	8
Влияние голодания на антиоксидантный комплекс двустворчатого моллюска <i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906) из Черного моря <i>О. Л. Гостюхина, А. А. Солдатов</i>	17
Ранние стадии развития ковровой солеи <i>Liachirus melanospilos</i> (Bleeker, 1854) (Pleuronectiformes: Soleidae) из Южно-Китайского моря (Центральный Вьетнам) <i>А. М. Шадрин, А. В. Семенова, Нгуен Тхи Хай Тхань</i>	27
Оценка пространственной неоднородности условий культивирования тихоокеанской устрицы <i>Magallana gigas</i> (Thunberg, 1793) с помощью модели управления марифермами FARM в бухте Воевода (Японское море) <i>С. В. Катрасов, А. Н. Бугаец, В. В. Жариков</i>	37
Генетическое разнообразие мтДНК дальневосточного трепанга <i>Apostichopus japonicus</i> (Selenka, 1867) (Echinodermata: Holothuroidea) в заливе Петра Великого Японского моря <i>В. Д. Ягодина, В. А. Брыков</i>	45
Первичная продукция фитопланктона в акватории Шантарского архипелага <i>П. П. Тищенко, П. Я. Тищенко, П. Ю. Семкин, М. Г. Швецова</i>	56
Морфологическая изменчивость корюшек (Osmeriformes: Osmeridae) Дальнего Востока России <i>Н. С. Романов</i>	66

Contents

Volume 49, No 1, 2023

Original papers

Immunological Indicators of Pink Salmon <i>Oncorhynchus</i> during the Marine Phase of their Life Cycles <i>I. I. Gordeev, D. V. Mikryakov, T. A. Suvorova, S. V. Kuzmicheva and A. V. German</i>	3
The Phenomenon of the Glycocalyx Layer Loss in the Acanthocephalan <i>Corynosoma strumosum</i> (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904 (Acanthocephala: Polymorphidae) in Paratenic Hosts in Nature and in Experiment <i>E. M. Skorobrekova and V. P. Nikishin</i>	8
The Effect of Starvation on the Antioxidant Complex of the Bivalve Mollusk <i>Anadara kagoshimensis</i> (Tokunaga, 1906) from the Black Sea <i>O. L. Gostyukhina and A. A. Soldatov</i>	17
Early Developmental Stages of the Carpet Sole <i>Liachirus melanospilos</i> (Bleeker, 1854) (Pleuronectiformes: Soleidae) from the South China Sea (Central Vietnam) <i>A. M. Shadrin, A. V. Semenova, and Nguyen Thị Hai Thanh</i>	27
Evaluation of the Spatial Heterogeneity of the Pacific Oyster <i>Magallana gigas</i> (Thunberg, 1793) Cultivation Conditions Using the FARM Marifarm Management Model in Voevoda Bay <i>S. V. Katrasov, A. N. Bugayets, and V. V. Zharikov</i>	37
Genetic Diversity of mtDNA of the Far Eastern Sea Cucumber <i>Apostichopus japonicus</i> (Selenka, 1867) (Echinodermata: Holothuroidea) in Peter the Great Gulf, Sea of Japan <i>V. D. Yagodina and V. A. Brykov</i>	45
Phytoplankton Primary Production in the Coastal Water surrounding Shantar Archipelago <i>P. P. Tishchenko, P. Ya. Tishchenko, P. Yu. Semkin, and M. G. Shvetsova</i>	56
Morphological Variability of the Smelts (Osmeriformes: Osmeridae) of the Russian Far East <i>N. S. Romanov</i>	66

УДК [597.553.2:612.017](26)

ИММУНОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* И КЕТЫ *O. KETA* (SALMONIDAE) В МОРСКОЙ ПЕРИОД ЖИЗНИ

© 2023 г. И. И. Гордеев^{1,2}, Д. В. Микряков³, *, Т. А. Суворова³, С. В. Кузьмичева³, А. В. Герман³

¹Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва 105187, Россия

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва 119991, Россия

³Институт биологии внутренних вод РАН, пос. Борок, Ярославской области 152742, Россия

*e-mail: daniil@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 15.03.2022 г.

После доработки 02.08.2022 г.

Принята к публикации 06.10.2022 г.

Проведено сравнительное исследование некоторых параметров неспецифического иммунитета у половозрелых особей горбуши и кеты, отловленных в июне–июле 2018 г. эпипелагическим тралом в открытых водах северо-западной части Тихого океана. Изучен уровень антимикробных свойств сыворотки крови и неспецифических иммунных комплексов в тканях почки, селезенки и печени, определена доля иммунодефицитных особей. Исследование показало значимые различия показателей антимикробных свойств сыворотки крови и иммунодефицитных особей. Выявленные различия, вероятно, обусловлены видовыми особенностями, а также преднерестовым периодом годового цикла у горбуши.

Ключевые слова: Тихий океан, горбуша *Oncorhynchus gorbuscha*, кета *Oncorhynchus keta*, гуморальный иммунитет, антимикробные свойства сыворотки крови, неспецифические иммунные комплексы

DOI: 10.31857/S0134347523010035, **EDN:** LRVRL

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) и кета *Oncorhynchus keta* Walbaum, 1792 – наиболее распространенные представители семейства Salmonidae (Salmoniformes) и одни из основных объектов промысла на Дальнем Востоке России, а также у западного побережья Канады и США. У этих рыб сложный жизненный цикл, сопряженный со сменой среды обитания. В морской период жизни лосося, нерестящиеся в реках российского побережья, нагуливаются в океанических водах северо-западной части Тихого океана, в основном в Беринговом море и прилегающих акваториях (Гриценко, 2002). При этом кета и горбуша значительно различаются по продолжительности жизненного цикла и времени, проведенном в океане: кета проводит в море от двух до пяти лет, а горбуша относится к короткоцикловым видам и совершает преднерестовую миграцию к устьям рек на следующий год после ската молоди (Атлас пресноводных рыб, 2002; Промысловые рыбы России, 2006).

Во время речного периода жизни и в искусственных условиях обитания у лососевых видов рыб определены различные морфофизиологические показатели (Сергеенко, 2007; Изергина и др., 2014; Ronald et al., 2019). Некоторые морфо-

метрические, гематологические и биохимические исследования проведены на лососях, выращенных в сетчатых загонах в морских условиях (Sandnes et al., 1988; Dessen et al., 2020). С конца прошлого века изучение иммунологических показателей рыб – актуальное направление исследований в аквакультуре, пастбищном рыбоводстве и при оценке естественной среды обитания. С помощью данных показателей можно проанализировать состояние здоровья рыб и их способность к адаптации к различным условиям обитания. В работах, посвященных иммунологии лососевых, показаны возрастные, межпородные и сезонные отличия уровня бактерицидной активности, лизоцима, комплемента, бета-лизинов, неспецифических иммунных комплексов в сыворотке крови и иммунокомпетентных тканях, а также изменение активности гуморальных факторов иммунитета в зависимости от трофического статуса водоема и условий обитания (Ивановский, 1995; Киташева, 2002; Кондратьева и др., 2002; Силкина и др., 2014; Силкина, Суворова, 2014а, 2014б). Однако в доступной литературе отсутствуют аналогичные данные о состоянии иммунной системы лососевых во время морского периода жизни. В настоящее время такая информация приобретает боль-

шое значение для определения источника заражения рыб возбудителями разных болезней. В частности, в последнее время проводятся комплексные исследования для определения возможных причин распространения язвенного некроза кожи лососевых (другие названия — ульцеративный дермальный некроз, УДН, Ulcerativedermalnecrosis, UDN) в популяциях атлантического лосося, заходящего на нерест в водоемы на Севере Российской Федерации. По уровню неспецифического иммунитета и количеству иммунодефицитных особей в популяции также можно косвенно судить о выживаемости лососевых рыб в данный период жизни.

В настоящей статье приведены результаты сравнительного исследования некоторых иммунологических показателей горбуши и кеты в морской период их жизни.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Половозрелые особи горбуши и кеты были отловлены 06.06–01.07.2018 г. эпилагическим тралом в открытых водах северо-западной части Тихого океана (к востоку от Курильской гряды) с борта научно-исследовательского судна “Профессор Кагановский” в ходе траловой съемки тихоокеанских лососей в морской период жизни (Гордеев и др., 2018). Всего из улова было исследовано по 12 экз. кеты и горбуши средней массой 844.91 ± 27.60 и 1592.00 ± 105.50 г и длиной (TL) 441.25 ± 5.44 и 547.66 ± 9.46 см соответственно. У рыб для исследования отбирали периферическую кровь из хвостовой вены, а также кусочки почки, селезенки и печени, которые после вскрытия рыб помещали в сухие стерильные пробирки. Кровь центрифугировали для получения сыворотки (Сборник инструкций..., 1999). Пробы сыворотки крови и органов замораживали в морозильной камере при температуре -18 – -20°C и транспортировали в специальных термоконтейнерах. В лабораторных условиях непосредственно перед анализом пробы размораживали при комнатной температуре. Для дальнейших исследований из почки, селезенки и печени готовили гомогенат с физиологическим раствором в соотношении 1 : 6.

В сыворотке крови изучали бактериостатическую активность (БАСК), в гомогенатах тканей почки, селезенки и печени — содержание неспецифических иммунных комплексов (ИК).

БАСК оценивали нефелометрическим методом в модификации Микрякова (1991). Данный показатель определяли по влиянию разведенной в 5 раз рыбо-пептонным бульоном сыворотки крови на рост и развитие 50 млн тест-микробов вида *Aeromonas hydrophila*. Выбор *A. hydrophila* обусловлен тем, что этот вид относится к условно-

патогенным и широко распространенным в природе микроорганизмам, а также является одним из этиологических факторов краснухи — аэромонадной инфекции пресноводных и морских костистых рыб (Schäperclaus, 1979). Тест-культура была получена из лаборатории ихтиопатологии Филиала по пресноводному рыбному хозяйству Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИИПРХ). Скорость роста бактерий в рыбо-пептонном бульоне в присутствии сыворотки (опыт) и без нее (контроль) определяли после 5–6-часовой инкубации при температуре 26°C . Скорость роста тест-микробов оценивали по изменению оптической плотности бульона до и после инкубации бактерий в опыте по сравнению с таковой в контроле. При нулевом уровне БАСК особи считали иммунодефицитными (ИМД).

Содержание ИК определяли спектрофотометрически при длине волны 450 нм методом селективной преципитации с 4% полиэтиленгликолем молекулярной массой 6000 (Гриневич, Алферов, 1981).

Статистическая обработка результатов исследования выполнена с помощью пакета программ Statistica v. 6.0 с использованием t -теста Стьюдента. Различия считали значимыми при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Полученные данные показали, что наибольшие межвидовые различия наблюдались по уровню БАСК (см. табл. 1). У горбуши этот показатель составлял 6.66 ± 5.12 , а у кеты он был достоверно выше — 30.00 ± 10.00 . Доля ИМД особей у горбуши достигала 80%, а у кеты — 50%. У самок горбуши по сравнению с самцами выявлены более высокий уровень БАСК и меньшее содержание ИМД особей, а у кеты — наоборот. Наибольшие различия наблюдались между самцами кеты и горбуши.

Значимых межвидовых и межполовых различий по содержанию ИК в исследуемых тканях печени, почки и селезенки не выявлено. Более высокий уровень этого параметра отмечен в тканях печени горбуши (5.60 ± 0.68) и кеты (4.80 ± 0.83), а далее в порядке убывания в почке — 3.83 ± 0.58 и 3.91 ± 0.82 и селезенке — 2.67 ± 0.43 и 3.11 ± 0.88 соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ

БАСК — интегральный показатель функционального состояния гуморального иммунитета. Он объединяет большинство врожденных факторов иммунной системы сыворотки крови: систему комплемента, лизоцим, пропердин, иммуноглобулины, противомикробные пептиды, лектины, преципитины, В-лизин и др. (Микряков, 1991;

Таблица 1. Иммунологические показатели

Показатель	Горбуша			Кета		
	самки	самцы	среднее	самки	самцы	среднее
БАСК, %	10 ± 7.56	0	6.66 ± 5.12	20 ± 11.34	50 ± 17.32*	30.00 ± 10.00*
ИМД особи, %	75	100	80	62.5	25	50
ИК, у. е.						
Печень	5.61 ± 0.84	5.60 ± 1.34	5.60 ± 0.68	5.84 ± 1.10	2.97 ± 0.68	4.80 ± 0.83
Почка	3.56 ± 0.61	4.37 ± 1.34	3.83 ± 0.58	3.18 ± 0.70	6.45 ± 2.35	3.91 ± 0.82
Селезенка	2.61 ± 0.44	2.90 ± 1.60	2.67 ± 0.43	3.64 ± 1.18	1.80 ± 0.20	3.11 ± 0.88

*Значимое различие между особями горбуши и кеты при $p \leq 0.05$.

Ройт и др., 2000; Койко и др., 2008; Van Muiswinkel, Vervoorn-Van der Wal, 2006; Van der Marel, 2012, и др.). Более высокий уровень БАСК у кеты, скорее всего, обусловлен видовыми различиями активности иммунной системы. Полученные данные, относящиеся к обоим видам, отличаются от аналогичных показателей, полученных для черноморской кумжи и радужной форели из рыбоводных хозяйств Краснодарского края (Силкина, Суворова, 2014а, 2014б; Силкина и др., 2014). Возможно, это связано в том числе с тем, что в организме горбуши происходили изменения, обусловленные предстоящим нерестом. Известно, что у рыб в преднерестовый, нерестовый и посленерестовый периоды понижаются иммунореактивность, а также устойчивость к возбудителям заболеваний. В это время у разных по экологии видов рыб — налима *Lota lota*, синца *Abramis ballerus*, плотвы *Rutilus rutilus*, леща *Abramis brama*, речного окуня *Perca fluviatilis*, карпа *Cyprinus carpio* и синца *Abramis ballerus* — наблюдалось изменение уровня БАСК и снижение устойчивости к бактериальной инфекции (Микряков, Силкин, 1978; Микряков, 1984; Лысанов, Микряков, 1990; Микряков и др., 2021; Schäperclaus, 1979). Выявленные межполовые различия, возможно, связаны с различным уровнем половых гормонов, которые оказывают влияние на активность гуморального звена иммунитета рыб (Slater, Schreck, 1993; Wang, Belosevic, 1994, 1995; Slater et al., 1995; Wendelaar Bonga, 1997).

Различия в уровне БАСК у обоих видов рыб не повлияли на количественное содержание ИК в исследованных тканях печени, почки и селезенки. ИК состоят из антигена, антител и связанных с ними компонентов системы комплемента. Они играют важную роль в процессах регуляции иммунных реакций, элиминации антигенов из организма и поддержания иммунофизиологического гомеостаза. На макрофагах, нейтрофилах и эритроцитах экспрессирован рецептор CR1, который через компоненты комплемента C4b и C3b связывает растворимые ИК и доставляет их к макрофагам селезенки и печени. Это обеспечивает кли-

ренс крови, однако при нарушении данного механизма происходит избыточное образование ИК. В результате комплексы выпадают в осадок, прежде всего в почках, что может приводить к развитию патологии и супрессии клиринговой функции клеток фагоцитарной системы (Ройт и др., 2000; Койко и др., 2008). Содержание ИК у горбуши и кеты было значительно ниже по сравнению с таковым в печени молоди черноморской кумжи из р. Шахе и рыбоводного пункта “Джегош” Краснодарского края (Силкина, Суворова, 2014а). У речной молоди уровень ИК составлял 54.45 ± 2.11 , а у заводской — 60.66 ± 2.43 . Вероятно, это связано с разной активностью механизмов иммунной защиты рыб.

Анализ полученных результатов показал значительные различия уровня БАСК и ИМД и незначительные различия содержания ИК в тканях и органах горбуши и кеты. Выявленные различия, вероятно, обусловлены видовыми особенностями и разными периодами годового цикла у исследованных видов рыб.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121050500046-8.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность научной группе НИС “Профессор Кагановский” за помощь в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России / Под ред. Ю.С. Решетникова. М.: Наука. 2002. Т. 1. 379 с.
- Гордеев И.И., Старовойтов А.Н., Пономарев С.С. и др. Траловая учетная съемка тихоокеанских лососей на НИС “Профессор Кагановский” в северно-западной части Тихого океана (май–июль 2018 г.) // Тр. ВНИРО. 2018. № 171. С. 198–203.
- Гриневич Ю.А., Алферов А.Н. Определение иммунных комплексов в крови онкологических больных // Лаб. дело. 1981. № 8. С. 493–496.
- Гриценко О.Ф. Атлас распределения в море различных стад тихоокеанских лососей в период весенне-летнего нагула и преднерестовых миграций. М.: Изд-во ВНИРО. 2002. 190 с.
- Ивановский В.С. Характеристика иммунобиохимических показателей радужной форели: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург. 1995. 20 с.
- Изергина Е.Е., Изергин И.Л., Изергин Л.И. Атлас клеток крови лососевых рыб материкового побережья северной части Охотского моря. Магадан: Кордис. 2014. 127 с.
- Киташова А.А. Реакции врожденного и приобретенного иммунитета у рыб в естественных и экспериментальных условиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 2002. 23 с.
- Койко Р., Саншайн Д., Бенджамини Э. Иммунология. М.: Академия. 2008. 368 с.
- Кондратьева И.А., Киташова А.А., Наумова Л.Ю. Действие лекарственных препаратов на молодь радужной форели // Вопр. рыболовства. 2002. Т. 3. № 1 (9). С. 125–136.
- Лысанов А.В., Микряков В.Р. Особенности сезонной динамики общего белка и бактериоагглютининов у карпа (*Cyprinus carpio* L.) в условиях тепловодного хозяйства // Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1990. № 86. С. 49–51.
- Микряков В.Р. Закономерности функционирования иммунной системы пресноводных рыб: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. 1984. 37 с.
- Микряков В.Р. Закономерности формирования приобретенного иммунитета у рыб. Рыбинск: Изд-во ИБВВ РАН. 1991. 153 с.
- Микряков В.Р., Силкин Н.Ф. Сезонная динамика антимикробных свойств сыворотки крови у различных по экологии видов рыб // Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1978. № 39. С. 63–68.
- Микряков Д.В., Пронина Г.И., Суворова Т.А. и др. Некоторые показатели неспецифического иммунитета различных селекционных групп карпа в разные периоды годового цикла // Изв. РАН. Сер. биол. 2021. № 5. С. 556–560.
- Промысловые рыбы России. В 2 т. / Под ред. О.Ф. Гриценко, А.Н. Котляра, Б.Н. Котенева. М.: ВНИРО. 2006. Т. 1. 656 с.
- Ройт А., Бростовф Дж., Мейл Д. Иммунология. М.: Мир. 2000. 592 с.
- Сборник инструкций по борьбе с болезнями рыб. 1999. М.: Отдел маркетинга АМБ-агро. Ч. 2. 234 с.
- Сергеенко Т.М. Морфофизиологическая характеристика молоди кеты (*Oncorhynchus keta* Walbaum) при ее воспроизводстве на лососевых рыбоводных заводах Сахалина: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Южно-Сахалинск. 2007. 25 с.
- Силкина Н.И., Микряков Д.В., Суворова Т.А. Морфофизиологические и иммунологические показатели радужной форели *Parasalmo* (*Oncorhynchus*) *mykiss* разных селекционных групп // Пробл. биол. продуктивных животных. 2014. № 2. С. 65–69.
- Силкина Н.И., Суворова Т.А. Сравнительные характеристики некоторых иммунобиохимических показателей молоди черноморской кумжи *Salmo trutta labrax* из естественных и заводских условий // Вопр. рыболовства. 2014а. Т. 15. № 3. С. 329–332.
- Силкина Н.И., Суворова Т.А. Сравнительный анализ некоторых показателей иммуно-биохимического статуса радужной форели *Parasalmo mykiss irideus* из рыбоводных хозяйств Кавказского региона // Вопр. рыболовства. 2014б. Т. 15. № 2. С. 344–348.
- Dessen J.-E., Østbye T.K., Ruyter B. et al. Sudden increased mortality in large seemingly healthy farmed Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) was associated with environmental and dietary changes // J. Appl. Aqua. 2020. P. 1–18.
- Ronald L., Alfaro A.C., Merien F. et al. Characterisation of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) blood and validation of flow cytometry cell count and viability assay kit // Fish & Shellfish Immunol. 2019. V. 88. P. 179–188.
- Sandnes K., Lie Ø., Waagbø R. Normal ranges of some blood chemistry parameters in adult farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* // J. fish biol. 1988. V. 32. № 1. P. 129–136.
- Schäperclaus W. Fischkrankheiten. Berlin: Academic-Verlag, 1979. V. 1. 510 p.
- Slater C.H., Schreck C.B. Testosterone alters the immune response of chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* // Gen. Comp. Endocrinol. 1993. V. 89. № 2. P. 291–298.
- Slater C.H., Fitzpatrick M.S., Schreck C.B. Characterization of an androgen receptor in salmonid lymphocytes: possible link to androgen-induced immunosuppression // Gen. Comp. Endocrinol. 1995. V. 100. № 2. P. 218–225.
- Van der Marel M.C. Carp mucus and its role in mucosal defense // Cand. Sci. Dissertation, The Netherlands: Wageningen University. 2012. 189 p.
- Van Muiswinkel W., Vervoorn-Van Der Wal B. The immune system of fish // Fish Diseases and Disorders. 2006. V. 1. P. 678–701.
- Wang R., Belosevic M. Estradiol increases susceptibility of goldfish to *Trypanosoma danilewskyi* // Dev. Comp. Immunol. 1994. V. 18. № 5. P. 377–387.
- Wang R., Belosevic M. The in vitro effects of estradiol and cortisol on the function of a long-term goldfish macrophage cell line // Dev. Comp. Immunol. 1995. V. 19. № 4. P. 327–336.
- Wendelaar Bonga S.E. The stress response in fish // Physiol. Rev. 1997. V. 77. № 3. P. 591–625.

Immunological Indicators of Pink Salmon *Oncorhynchus* during the Marine Phase of their Life Cycles

I. I. Gordeev^{a, b}, D. V. Mikryakov^c, T. A. Suvorova^c, S. V. Kuzmicheva^c, and A. V. German^c

^a*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow 105187, Russia*

^b*Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991, Russia*

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

We have conducted a comparative study of some parameters of nonspecific immunity in sexually mature individuals of pink salmon and chum salmon caught on June 6–July 1, 2018 by an epipelagic trawl in the open waters of the northwestern part of the Pacific Ocean. The levels of the antimicrobial properties of blood serum and nonspecific immune complexes in the tissues of the kidney, spleen and liver and the ratio of immunodeficient individuals were studied. Significant differences in the antimicrobial properties of blood serum among immunodeficient individuals were found. These differences are probably due to species characteristics, as well as the pre-spawning period of the annual cycle in pink salmon.

Keywords: Pacific Ocean, pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha*, chum salmon *Oncorhynchus keta*, humoral immunity, antimicrobial properties of blood serum, nonspecific immune complexes

УДК 576.895.133

ФЕНОМЕН СБРАСЫВАНИЯ СЛОЯ ГЛИКОКАЛИКСА У СКРЕБНЯ *CORYNOSOMA STRUMOSUM* (RUDOLPHI, 1802) (ACANTHOCERPHALA: POLYMORPHIDAE) В ПАРАТЕНИЧЕСКИХ ХОЗЯЕВАХ В ПРИРОДЕ И ЭКСПЕРИМЕНТЕ

© 2023 г. Е. М. Скоробрехова¹, *, В. П. Никишин¹

¹Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, Магадан 685000, Россия

*e-mail: skorobrechova@mail.ru

Поступила в редакцию 31.03.2022 г.

После доработки 10.08.2022 г.

Принята к публикации 06.10.2022 г.

Обнаружено и впервые электронно-микроскопически подтверждено явление обновления поверхности тегумента у скребня *Corynosoma strumosum*, паразитирующего в паратенических хозяевах разных видов. В условиях экспериментальной инвазии толстощека *Hadropareia middendorffii* (Schmidt, 1904) (Zoarcidae) на 3-и сутки эксперимента наблюдалось отделение гликокаликса от тегумента. У скребней из рыб, вскрытых на 14-е и последующие сутки эксперимента, а также в случаях инвазии естественным путем, тегумент был покрыт таким же толстым слоем гликокаликса сформированным, очевидно, заново. У двух кориноз, инвазировавших палтуса *Hippoglossus stenolepis* (Schmidt, 1904) (Pleuronectidae) естественным путем, обнаружено похожее явление, однако вместе с толстым слоем гликокаликса их тегумент утрачивал и наружную мембрану. У других скребней, инвазировавших этот вид палтуса, тегумент был покрыт тонким слоем гликокаликса. Предполагается, что описанные феномены являются морфологическим проявлением защиты паразита от иммунного ответа хозяина.

Ключевые слова: скребень *Corynosoma strumosum*, паратенические хозяева, гликокаликс, наружная мембрана тегумента, обновление гликокаликса

DOI: 10.31857/S0134347523010084, **EDN:** LSVCC

Представление о гликокаликсе как о неотъемлемой части плазматической мембраны, окружающей клетки, было сформировано еще в середине прошлого века (Bennett, 1963; Ito, 1974). Наиболее хорошо гликокаликс развит у клеток, интенсивно обменивающихся материалами с окружающей средой: у энтероцитов (Ito, 1965) и эндотелиоцитов (Luft, 1966); при этом степень его развития и морфология могут существенно варьировать (Ito, 1974; Pries et al., 2000). Морфологическое разнообразие гликокаликса, очевидно, связано с комплексом выполняемых им или приписываемых ему функций, как общих, так и специфических. В числе общих функций обычно отмечают обеспечение механической прочности плазматической мембраны, “узнавание” и транспорт определенных молекул (функция “молекулярного сита”), межклеточные взаимодействия, барьерную функцию и др. (Уголев, 1985). К специфическим функциям, например, свойственным только гликокаликсу эндотелиоцитов, относят его способность оказывать влияние на гемодинамику, свертываемость крови и взаимоотношения иммунных кле-

ток с эндотелием, а также участвовать в регенерации и в воспалительном ответе (Максименко, Турашев, 2011а, 2011б; Pries et al., 2000; Weinbaum et al., 2007). Важное функциональное значение имеет отрицательный заряд слоя гликокаликса, препятствующий прикреплению клеток крови и молекул плазмы к эндотелию (Weinbaum et al., 2007; Wang, Widlansky, 2012). Роль гликокаликса в нормальном функционировании, например, клеток эндотелия, подчеркивается его обратимым и неспецифическим истончением в случаях ряда заболеваний (Hahn et al., 2021). Большинство этих функций, как общих, так и специфических, связаны с рецепторной способностью гликокаликса или основаны на ней.

Эндопаразитические черви, существуя в организме хозяина, вступают с ним в сложные, обычно антагонистические, взаимоотношения. Гликокаликс, покрывающий кожный эпителий гельминтов, играет важнейшую роль в комплексе этих отношений, не только участвуя в обмене материалами между паразитом и хозяином, но и принимая негативный ответ последнего и тем или

иным образом уменьшая эффективность этого ответа (Lumsden, 1975; Никишин, 2016, 2018). О значении гликокаликса в жизнедеятельности гельминтов свидетельствует морфологическое разнообразие его форм, последовательно меняющихся на протяжении жизненного цикла паразита. Наибольшего развития гликокаликс достигает у личиночных форм гельминтов, например, у мирацидиев и церкариев трематод (Ждзярска, Соболева, 1986; Галактионов, Добровольский, 1987; Chiang, Caulfield, 1988), а также у метацестод и у тканевых форм некоторых цестод (Никишин, 2016). При этом при переходе паразита к следующему в их жизненном цикле хозяину поверхность тегумента церкарий, включая гликокаликс, может видоизменяться вплоть до полной ее смены, что наблюдается, например, у шистосоматид (Hockley, McLaren, 1973; Horak et al., 1998; Řimnáčová et al., 2017).

У многих акантоцефалов, в жизненный цикл которых включается паратенический хозяин, в течение их жизни образуется шесть форм гликокаликса, причем его наиболее развитый слой, достигающий толщины 1–2 мкм и более, обнаружен на этапах тканевого паразитизма, т.е. у цистакантов в промежуточных хозяевах, а в некоторых случаях у молодых особей в паратенических хозяевах (Никишин, 2018). Как известно, в паратенических хозяевах акантоцефалы подвергаются защитной реакции организма хозяина, в том числе инкапсуляции. При этом в зависимости от вида хозяина в составе капсулы, окружающей, например, скребня *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802), могут преобладать или лейкоциты (лейкоцитарная капсула), или фибробласты и их производные (фибробластическая капсула) (Скоробрехова, Никишин, 2013; Никишин, Скоробрехова, 2020; Skorobrekova, Nikishin, 2011), но в обоих случаях на поверхности паразита формируется толстый слой гликокаликса. Однако в некоторых видах паратенических хозяев скребни, хотя и окружены лейкоцитарными капсулами, но толстый слой гликокаликса на их поверхности не образуется. Эти сведения в совокупности с некоторыми другими фактами позволили сформулировать гипотезу о двух стратегиях взаимоотношений акантоцефалов с паратеническими хозяевами (Никишин, Скоробрехова, 2018).

Изучая морфологию акантоцефала *C. strumosum*, инвазирующего паратенических хозяев разных видов в естественных и экспериментальных условиях, мы обнаружили явление сбрасывания гликокаликса у коринозом, инвазировавших как тихоокеанского белокорого палтуса *Hippoglossus stenolepis* Schmidt, 1904 (Pleuronectidae) естественным путем, так и толстошека Миддендорфа *Hadropareia middendorffii* Schmidt, 1904 (Zoarcidae) в условиях эксперимента. Ниже приведено описание данных случаев.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованы две группы акантоцефалов. Акантоцефалы первой группы были извлечены из толстошеков, инвазированных естественным путем или экспериментально. Два эксперимента с 23 толстошеками были проведены в лабораторных условиях в сентябре–ноябре 2012 г. Подопытные рыбы были отловлены в окрестностях г. Магадан на участке, контрольные обловы которого показали отсутствие естественной инвазии. Для заражения использовали около 100 коринозом из бельдюг и толстошеков, инвазированных естественным путем. Вскрытие производили через 3, 14, 30 и 50 сут со дня заражения. В результате инвазированными оказались 16 толстошеков, причем наибольшее количество скребней локализовалось на брыжейке кишечника, тогда как на брюшной стенке, печени и гонадах были обнаружены единичные паразиты. Электронно-микроскопически были изучены два скребня через 3 сут после инвазии, один скребень через 14 сут и по два скребня через 30 и 50 сут после заражения (подробное описание экспериментов опубликовано ранее (Скоробрехова, Никишин, 2021б)).

Акантоцефалы второй группы были извлечены из палтуса, инвазированного естественным образом. Гельминтов фиксировали в 2% глutarовом альдегиде на 0.1 М фосфатном буфере, постфиксировали в 1% тетраоксиде осмия на 0.2 М фосфатном буфере, обезжизняли в спиртах возрастающей концентрации и заключали в смесь эпона и аралдита. Полутонкие срезы, полученные на ультрамикротоме LKB IV, окрашивали смесью кристаллического фиолетового и метиленового синего и изучали в световом микроскопе Olympus CX 41. Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме РТ-РС, контрастировали 1% раствором уранилацетата в 70% спирте и изучали в электронном микроскопе JEM 1400 PLUS. Всего было изучено 35 коринозом из толстошеков и 12 коринозом из палтуса, инвазированных естественным образом, а также 58 коринозом из толстошеков, инвазированных в эксперименте.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В толстошеках, инвазированных естественным путем, коринозома была окружена трехслойными лейкоцитарными капсулами из клеток хозяина. Внутренний слой капсул состоял из дегенерирующих клеток, в среднем и наружном слоях преобладали макрофаги и лейкоциты при небольшом количестве фибробластов (рис. 1а). В среднем слое клеточные элементы располагались плотно, а в наружном — рыхло. Более полное описание капсулы, окружавшей коринозом в толстошеке, инвазированном естественным обра-

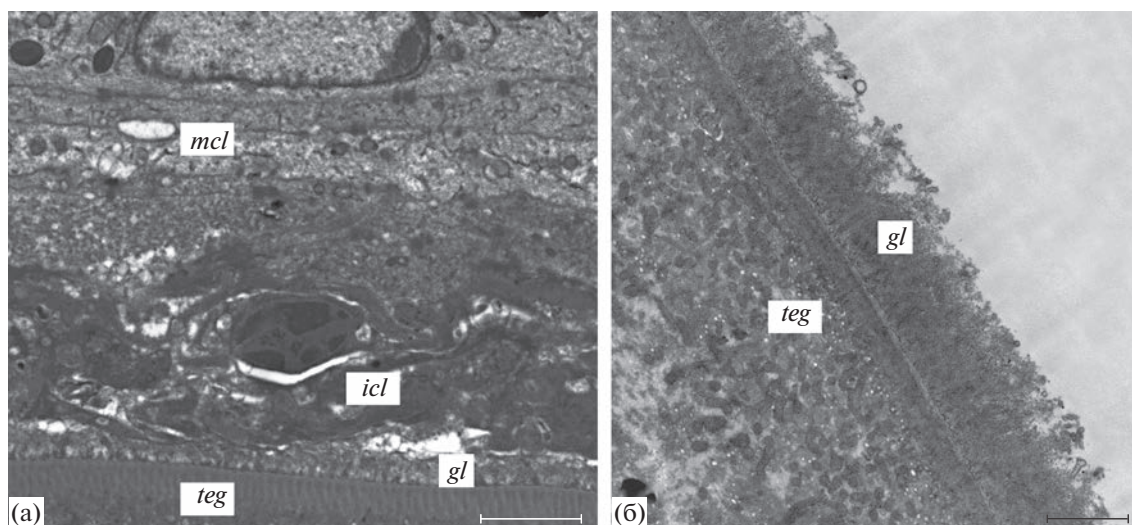


Рис. 1. Скребень *Corynosoma strumosum* из толстошека Миддендорфа *Hadropareia middendorffii*, зараженного естественным образом: а — капсула, окружающая скребня, и поверхность его тегумента при небольшом увеличении; б — слой гликокаликса на поверхности тегумента скребня при большом увеличении. Обозначения: *gl* — гликокаликс, *icl* — внутренний слой капсулы, *mcl* — средний слой капсулы, *teg* — тегумент скребня (а, б — электронная микроскопия). Масштаб: 2 мкм.

зом, опубликовано ранее (Скоробрехова, Никишин, 2021а).

Поверхность всех исследованных акантоцефалов, инвазировавших толстошеков, была покрыта толстым (0.6–2.4 мкм) слоем гликокаликса, образованным плотно расположенными филаментами и мелкими гранулами умеренной электронной плотности (рис. 1а, 1б). Узкий внутренний слой гликокаликса с волнистой поверхностью характеризовался повышенной электронной плотностью. С поверхностью гликокаликса контактировали дегенерирующие клетки внутреннего слоя капсулы.

На 3-и сут после экспериментального заражения толстошеков все коринозомы были окружены прерывистым или почти сплошным слоем макрофагов и лейкоцитов хозяина (рис. 2а). На поверхности скребней располагался слой гликокаликса толщиной 1.5–2.1 мкм. В некоторых участках гликокаликс был отделен от поверхности тегумента, но сохранял непрерывность (рис. 2б, 2в). В этих случаях в пространстве между слоем гликокаликса и поверхностью тегумента иногда наблюдались фрагменты дегенерирующих клеток хозяина.

Наружная поверхность гликокаликса была неровной (рис. 2в), в него часто внедрялись псевдоподии макрофагов хозяина, которые, однако, не достигали тегумента паразита. В толще слоя гликокаликса часто наблюдались скопления мелких везикул и трубчатых образований диаметром 18–26 нм, внешне и по размерам напоминающих микротрубочки (рис. 2г). На 14-е сут и позже, а также у коринозом, инвазировавших толстошеков есте-

ственным образом, отделение слоя гликокаликса от тегумента не наблюдалось.

Детальное описание тегумента и окружающей капсулы коринозом, извлеченных из палтуса, опубликовано ранее (Скоробрехова, Никишин, 2017). Обнаружены две модификации коринозом, по-разному воспринимавшие гистологические красители. Менее интенсивно окрашивающиеся скребни были окружены однослойными капсулами, образованными преимущественно крупными плотно расположенными макрофагами с включением небольшого числа нейтрофилов и плазмодитов, а также фибробластов в наружной части капсул. Толщина этих капсул составляла 80–265 мкм (рис. 3а). Более интенсивно окрашивающиеся коринозомы были заключены в относительно менее толстую (33–101 мкм) двухслойную капсулу, внутренний слой которой был образован преимущественно макрофагами, а наружный — преимущественно фибробластами. Поверхность тегумента этих скребней, в отличие от тегумента коринозом из толстошека, была покрыта тонким (не более 0.1 мкм) слоем гликокаликса, поэтому при наблюдении на небольшом увеличении создавалось впечатление, что клетки капсулы вплотную прилегают к наружной мембране тегумента (рис. 3б).

Во внутренней части капсул, окружавших двух коринозом в палтуса, обнаружен слой гомогенного плотного материала толщиной 0.7–2.5 мкм (рис. 4а, 4б, 4в) с включением светлых везикул диаметром 0.04–0.2 мкм (рис. 4г). В основании слоя отмечены мембранные профили разной формы, напоминавшие фрагменты наружной

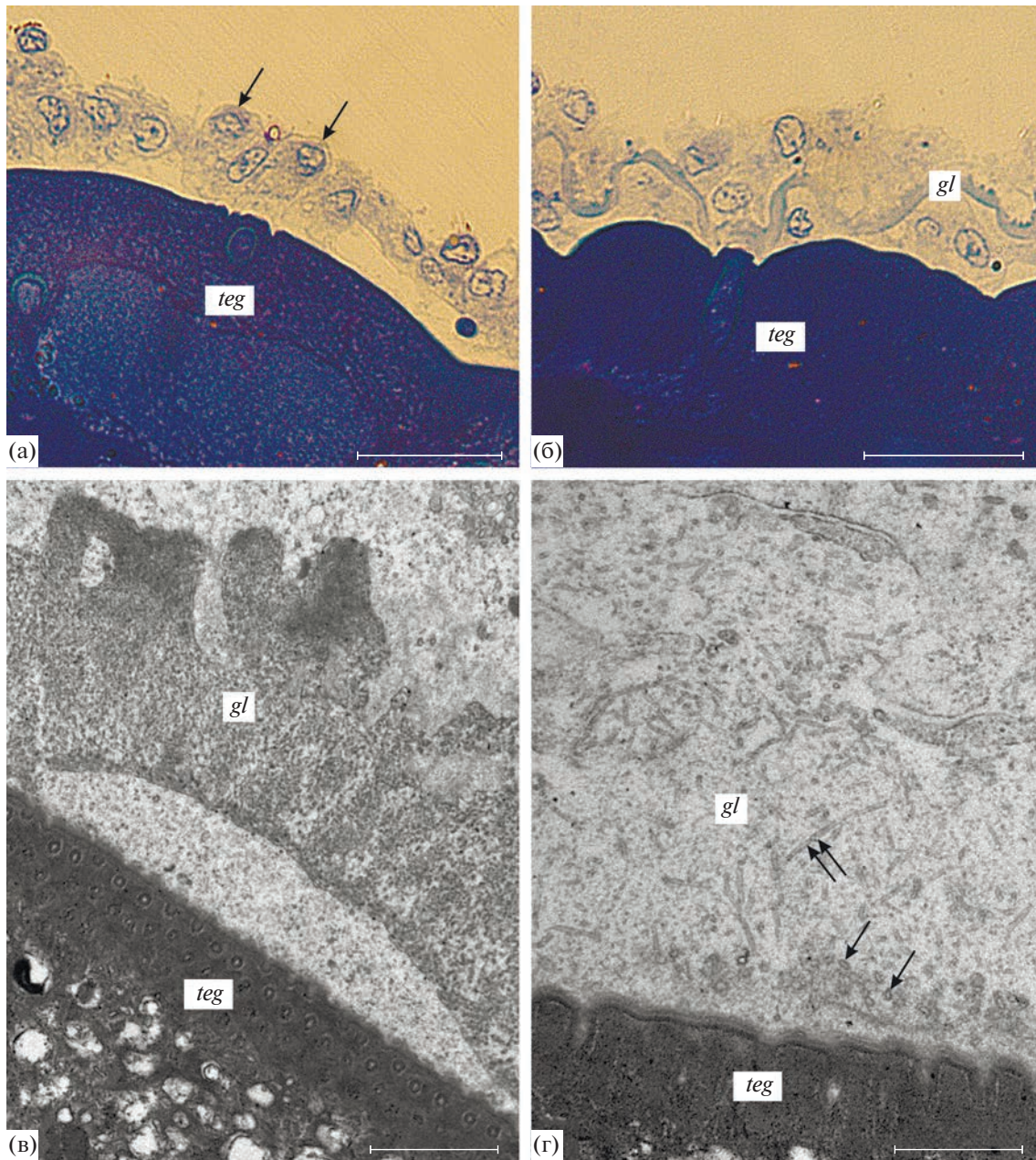


Рис. 2. Скребень *Corynosoma strumosum* из экспериментально зараженного толстошечка Миддендорфа *Hadropareia maddeniorffii* на 3-и сут эксперимента: а — формирующаяся капсула, состоящая из лейкоцитов (стрелки); б — слой гликокаликса, отделившийся от тегумента скребня; в — отделение слоя гликокаликса от тегумента скребня; г — трубчатые образования (двойные стрелки) и везикулы (одинарные стрелки) в толще слоя гликокаликса. Обозначения: *gl* — гликокаликс, *teg* — тегумент скребня (а, б — световая микроскопия, в, г — электронная микроскопия). Масштаб: а, б — 20, в — 1, г — 0.5 мкм.

мембраны тегумента (рис. 4г). В некоторых участках этот слой соприкасался с поверхностью тегумента (рис. 4б), в других участках он был прерывистым, не был связан с тегументом, а его отдельные фрагменты были обнаружены в толще капсулы (рис. 4а, 4б), однако на большем своем протяжении он сохранял непрерывность и был ориентирован параллельно поверхности тегумен-

та (рис. 4в). В участках, где слой находился вблизи тегумента, между ними наблюдались мембранные профили, сходные с отмеченными в основании слоя. Иногда мембранные профили продолжались в наружную мембрану тегумента; в этих случаях между этой мембраной и остальной частью тегумента наблюдалось светлое пространство, а на поверхности тегумента выявля-

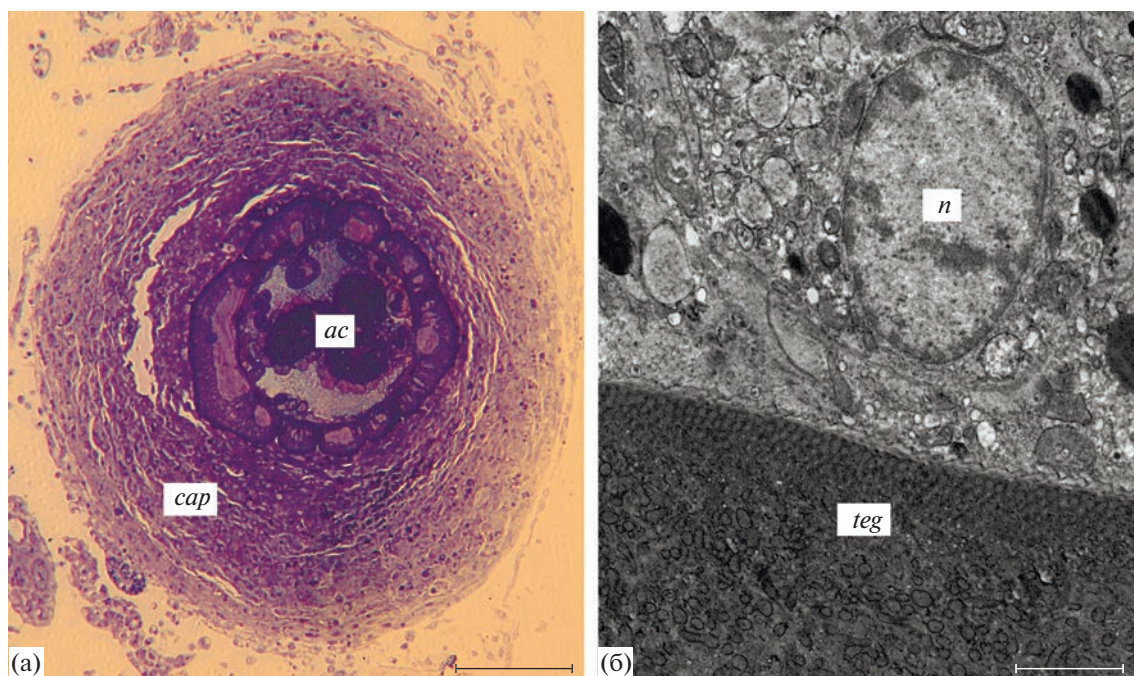


Рис. 3. Скребень *Corynosoma strumosum* из тихоокеанского белокорого палтуса *Hippoglossus stenolepis*, зараженного естественным образом: а — скребень, окруженный однослойной капсулой, состоящей из многочисленных макрофагов и небольшого количества фибробластов; б — макрофаг внутреннего слоя капсулы, вплотную прилегающий к тегументу скребня (толстый слой гликокаликса на поверхности тегумента отсутствует). Обозначения: *ac* — скребень, *cap* — капсула, *n* — ядро макрофага, *teg* — тегумент скребня (а — световая микроскопия, б — электронная микроскопия). Масштаб: а — 100, б — 2 мкм.

лась ненарушенная мембрана, предположительно сформированная заново (рис. 4г). Гомогенный характер материала, образующего слой, его тесная связь с тегументом во многих участках и расположение вокруг паразита позволяют рассматривать этот слой как модифицированный гликокаликс, отделенный от тегумента вместе с наружной мембраной.

ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде, чем интерпретировать описанные феномены, напомним, что в промежуточных хозяевах эмбриональные личинки акантоцефалов (аканторы) развиваются в цистакантов, которые у многих видов окружаются неклеточной цистой и покрываются толстым слоем гликокаликса (Никишин, 2018). При попадании в организм паратенического хозяина гликокаликс цистакантов, вероятно, должен быть разрушен ферментами желудочно-кишечного тракта. Это предположение основано на результатах гистохимических исследований, свидетельствующих о том, что основу гликокаликса составляют кислые и нейтральные мукополисахариды (Lumsden, 1975). Таким образом, гликокаликс, покрывающий скребней в паратеническом хозяине, по всей вероятности, является новообразованием (Никишин, 2018).

Необходимо отметить, что цистаканты *Corynosoma strumosum*, извлеченные из гаммаруса *Spinulogammarus ochotensis* (Brandt, 1851), хотя и были заключены в неклеточную цисту, но не покрывались развитым слоем гликокаликса (Skorobrekova, Nikishin, 2019). Возможно, рачки этого вида не являются специфичными промежуточными хозяевами *C. strumosum*, поэтому гликокаликс на поверхности цистакантов не формируется. В пользу данной версии свидетельствует тот факт, что все обнаруженные цистаканты были в разной степени инкапсулированы клетками хозяина и находились в угнетенном состоянии или были погибшими (Skorobrekova, Nikishin, 2019). Это, однако, не противоречит выводу о новообразовании гликокаликса на поверхности кориноз в паратенических хозяевах определенных видов, включая толстошека, а, напротив, свидетельствует в его пользу. Другие описания цистакантов данного вида в литературе отсутствуют.

Отношения коринозома и толстошека соответствуют первой стратегии взаимоотношений скребней с паратеническими хозяевами, которая подразумевает обязательное образование на поверхности паразита толстого слоя гликокаликса, а также разрушение и меланизацию внутреннего слоя капсулы (лейкоцитарной или фибробластической) (Никишин, Skorobrekova, 2018).

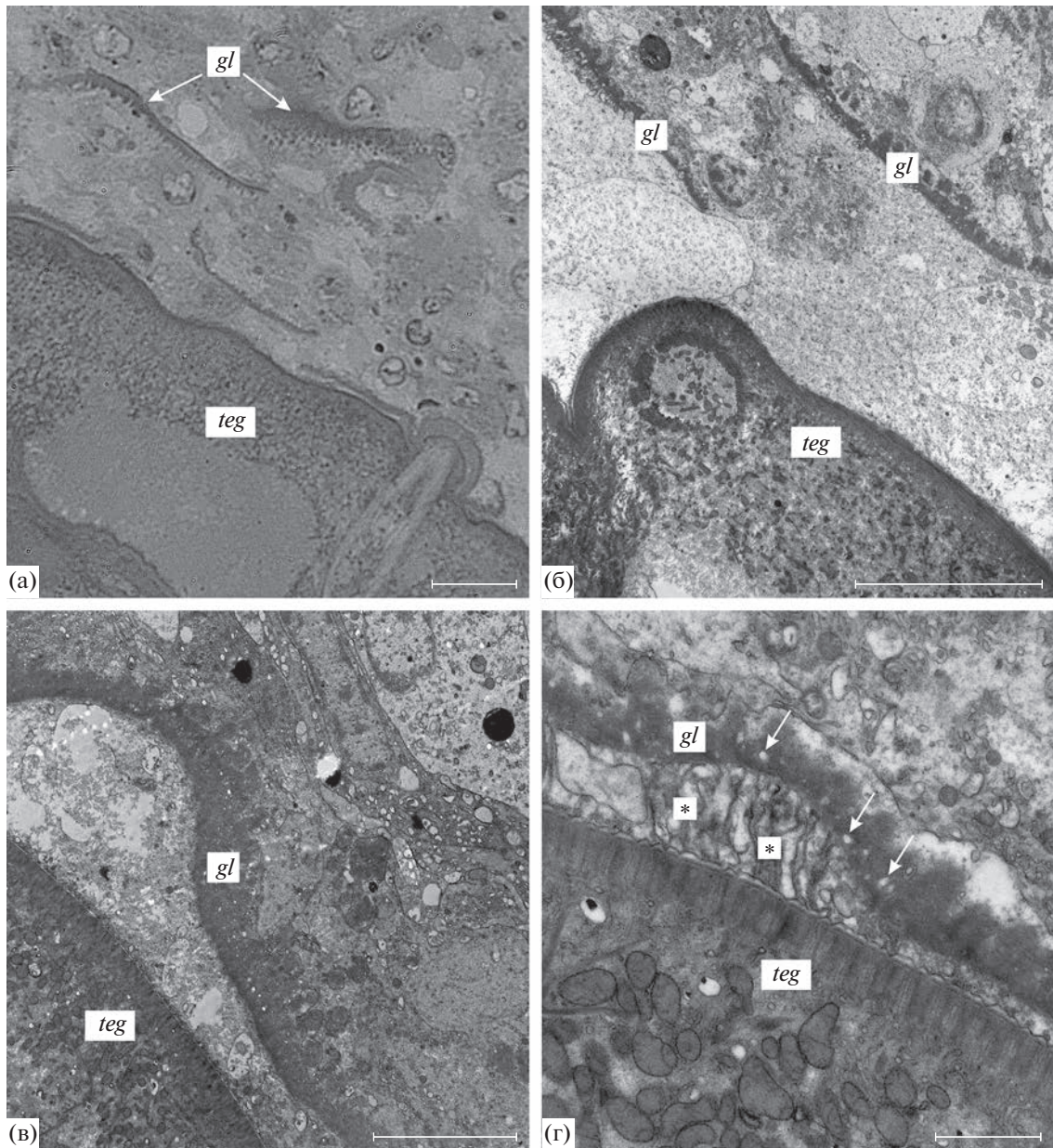


Рис. 4. Скребень *Corynosoma strumosum* из тихоокеанского белокорого палтуса *Hippoglossus stenolepis*, зараженного естественным образом: а, б — фрагменты слоя плотного материала, напоминающего гликокаликс в толще капсулы; в — отделение слоя плотного материала, напоминающего гликокаликс, от тегумента скребня; г — мембранные профили (*) между тегументом скребня и слоем плотного материала, напоминающего гликокаликс; стрелками показаны светлые везикулы в толще плотного материала. Обозначения: *gl* — гликокаликс, *teg* — тегумент скребня (а — световая микроскопия, б, в, г — электронная микроскопия). Масштаб: а, б — 10, в — 5, г — 1 мкм.

Отделение слоя гликокаликса от тегумента коринозом, инвазирующих толстошчека, наблюдалось только в экспериментальных условиях на 3 сут эксперимента, т.е. на начальном этапе инвазии. На 14 сут и последующие дни эксперимента, а также при естественной инвазии толстошчека коринозомами, слой гликокаликса имел обычный вид и на всем протяжении был связан с тегументом червей. Подчеркнем, что во всех случаях, включая

ранние сроки эксперимента, коринозоны были инкапсулированы лейкоцитарными капсулами, внутренний слой которых, прилегающий к поверхности гликокаликса, состоял из дегенерирующих клеток, подвергающихся меланизации. Эти данные в совокупности с вероятной защитной ролью гликокаликса позволяют предположить, что смена гликокаликса у коринозом в толстошчеке обусловлена накоплением в нем факто-

ров, возникших при взаимодействии клеток хозяина с только что внедрившимся паразитом.

Отношения коринозома с палтусом, как и с другими камбаловыми рыбами, относятся ко второй стратегии взаимоотношений скребней с паратеническими хозяевами, при которой толстый слой гликокаликса на поверхности тегумента паразита не формируется и не происходят дегенерация и меланизация клеток внутренней части капсулы (Никишин, Скоробрехова, 2018). В наших исследованиях этой схеме соответствовали взаимоотношения большинства коринозом с палтусом. Описанный феномен был обнаружен только у двух паразитов. Можно предположить, что у скребней, попавших в палтуса, на первом этапе инвазии гликокаликс все-таки формируется, однако по мере инкапсуляции паразита и накопления в нем антигенов он сбрасывается вместе с наружной мембраной тегумента, разрушается и в дальнейшем замещается “обычным” тонким слоем. Различия между двумя модификациями коринозом из палтуса по толщине окружающей их капсулы и способности к окрашиванию, возможно, также связаны с разным по длительности периодом паразитирования, но для более точной интерпретации этого факта необходимы дальнейшие исследования.

Обнаруженный феномен утраты гликокаликса одновременно с наружной мембраной тегумента паразитического червя не уникален. Подобное явление отмечено у церкарий шистосоматид в процессе инвазии ими теплокровного позвоночного (окончательного хозяина) и трансформации их в шистосомулы (Horak et al., 1998; Řimnáčová et al., 2017). У церкарии *Trichobilharzia szidati* сбрасываемые элементы (наружная мембрана тегумента и толстый слой гликокаликса) заменяются мембраной с тонким слоем гликокаликса, формируемыми *de novo*; эти факты расцениваются как стратегия уклонения от иммунного ответа хозяина (Horak et al., 1998). Отметим, что сбрасывание гликокаликса может быть инициировано и в экспериментальных условиях в культуре (Samuelson, Caulfield, 1982; Lammas, Duffus, 1983). Принимая во внимание, что и церкарии шистосом, проникающие в хозяина, и шистосомулы, паразитирующие в нем, и коринозома, паразитирующие в паратенических хозяевах, являются тканевыми паразитами, мы рассматриваем феномен обновления поверхностной части тегумента коринозом как одну из защитных стратегий. По аналогии с трематодами эта стратегия реализуется на начальном этапе тканевого паразитизма и включает обновление слоя иммуноаттрактивного гликокаликса, а в некоторых случаях (не исключено, что во всех) и наружной мембраны тегумента. Данный феномен имеет место только на начальном этапе инвазии паратенического хозяина, что подтверждено упомянутыми результатами экспери-

ментального заражения толстощек. В случае с палтусом мы, вероятно, также наблюдали начальный этап инвазии, поскольку тегумент большинства других коринозом в этом хозяине был покрыт обычным тонким слоем гликокаликса и не имел признаков смены или изменения наружной мембраны.

Стратегия уклонения от иммунного ответа хозяина путем сбрасывания поверхностных элементов оболочек или покровов характерна не только для многоклеточных паразитов. Внеклеточные формы малярийных плазмодиев преодолевают негативную реакцию антител хозяина на спорозоитов, сбрасывая молекулы поверхностных белков, что нивелирует эффективность этих антител (Zambrano-Vila et al., 2002). Иной процесс, приводящий к сходному результату, описан у лейшманий, метациклические промастиготы которых могут нейтрализовать действие комплемента, сбрасывая мембраноатакующий комплекс (Puentes et al., 1990). Не вдаваясь в обсуждение молекулярных механизмов уклонения от реакции хозяина, отметим, что эти примеры иллюстрируют, в сущности, общее явление, характеризующее отношения паразита и хозяина на организменном уровне. Можно предположить, что стратегия уклонения тканевых паразитов от иммунного ответа хозяина путем смены/обновления поверхностной части их организма носит общий характер и используется паразитическими организмами, принадлежащими к разным таксономическим группам. Для проверки этого предположения необходимы дальнейшие исследования.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания “Таксономическое, морфологическое и экологическое разнообразие гельминтов позвоночных животных Северной Азии” № AAA-A17-117012710031-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Галактионов К.В., Добровольский А.А. Гермафродитное поколение трематод. Л.: Наука. 1987. 193 с.
- Ждзярска З., Соболева Т. Ультраструктура партенит и личинок брахилаймоидей // Функциональная

- морфология личинок трематод и цестод. Алма-Ата: Наука. 1986. С. 83–96.
- Максименко А.В., Турашев А.Д. Функции и состояние эндотелиального гликокаликса в норме и патологии // Атеросклер. Дислипидемия. 2011а. № 1. С. 4–17.
- Максименко А.В., Турашев А.Д. Визуализация, состав и структура эндотелиального гликокаликса // Атеросклер. Дислипидемия. 2011б. № 1. С. 28–40.
- Никишин В.П. Морфофункциональное разнообразие гликокаликса у ленточных червей // Успехи соврем. биол. 2016. Т. 136. № 5. С. 506–526.
- Никишин В.П. Модификации гликокаликса скребней // Изв. РАН. Сер. биол. 2018. № 1. С. 42–54.
- Никишин В.П., Скоробрехова Е.М. Две стратегии взаимоотношений скребней с паратеническими хозяевами // Зоол. журн. 2018. Т. 97. № 9. С. 1100–1109.
- Никишин В.П., Скоробрехова Е.М. Скребень *Corynosoma strumosum* в паратенических хозяевах: Взаимоотношения на организменном уровне в природе и эксперименте. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2020. 306 с.
- Скоробрехова Е.М., Никишин В.П. Зависимость строения капсулы, окружающей скребня *Corynosoma strumosum*, от видовой принадлежности естественного паратенического хозяина // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 6. С. 696–712.
- Скоробрехова Е.М., Никишин В.П. Морфологические особенности скребня *Corynosoma strumosum* (Polymorphidae) в паратенических хозяевах бельдюге *Zoarces elongatus* (Kner, 1868) (Zoaridae) и палтусе *Hippoglossus stenolepis* (Schmidt, 1904) (Pleuronectidae) // Биол. моря. 2017. № 1. С. 39–46.
- Скоробрехова Е.М., Никишин В.П. Структура и формирование капсулы вокруг скребня *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904 в естественном паратеническом хозяине — рыбе *Hadropareia middendorffii* Schmidt, 1904. 1. Структура капсулы из рыб, инвазированных естественным образом // Изв. РАН. Сер. биол. 2021а. № 1. С. 73–82.
- Скоробрехова Е.М., Никишин В.П. Структура и формирование капсулы вокруг скребня *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904 в естественном паратеническом хозяине — рыбе *Hadropareia middendorffii* Schmidt, 1904. 2. Экспериментальное изучение процесса инкапсуляции (предварительные результаты) // Изв. РАН. Сер. биол. 2021б. № 5. С. 507–520.
- Уголев А.М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций: Элементы современного функционализма. Л.: Наука. 1985. 544 с.
- Bennett H.S. Morphological aspects of extracellular polysaccharides // J. Histochem. Cytochem. 1963. V. 11. P. 14–23.
- Chiang C.-P., Caulfield J.P. *Schistosoma mansoni*: ultrastructural demonstration of a miracidial glycocalyx that cross-reacts with antibodies raised against the cercarial glycocalyx // Exp. Parasitol. 1988. V. 67. № 1. P. 63–72.
- Hahn R.G., Patel V., Dull R.O. Human glycocalyx shedding: Systematic review and critical appraisal // Acta Anaesthesiol Scand. 2021. V. 65. P. 590–606.
- Hockley D.J., McLaren D.J. *Schistosoma mansoni*: changes in the outer membrane of the tegument during development from cercaria to adult worm // Int. J. Parasitol. 1973. V. 3. № 1. P. 13–25.
- Horak P., Kovar L., Kolarova L., Nebesarova J. Cercaria–schistosomulum surface transformation of *Trichobilharzia szidati* and its putative immunological impact // Parasitology. 1998. V. 116. P. 139–147.
- Ito S. The enteric surface coat on cat intestinal microvilli // J. of Cell Biol. 1965. V. 27. P. 475–491.
- Ito S. Form and function of the glycocalyx on free cell surface // Phil. Trans. R. Soc. Lond. 1974. B. 268. P. 55–66. <https://doi.org/10.1098/rstb.1974.0015>
- Lammas D.A., Duffus W.P.H. The shedding of the outer glycocalyx of juvenile *Fasciola hepatica* // Veterinary Parasitol. 1983. V. 12. № 2. P. 165–178.
- Luft J.H. Fine structure of capillary and endocapillary layer was revealed by Ruthenium red // Fed. Proc. 1966. V. 25. № 6. P. 1773–1783.
- Lumsden R.D. Surface ultrastructure and cytochemistry of parasitic helminths // Exp. Parasitol. 1975. V. 37. № 2. P. 267–339.
- Pries A.R., Secomb T.W., Gaethgens P. The endothelial surface layer // Pflügers Arch. — Eur. J. Physiol. 2000. V. 440. № 5. P. 653–666.
- Puentes S.M., Silva R.P.Da, Sacks D.L. et al. Serum resistance of metacyclic stage *Leishmania major* promastigotes is due to release of C5b-9 // J. Immunol. 1990. V. 145. № 12. P. 4311–4316.
- Řimnáčová J., Mikeš L., Turjanicová L., Bulantová J. Changes in surface glycosylation and glycocalyx shedding in *Trichobilharzia regenti* (Schistosomatidae) during the transformation of cercaria to schistosomulum // PLoS One. 2017. V. 12. № 3. e0173217.
- Samuelson J.C., Caulfield J.P. Loss of covalently labeled glycoproteins and glycolipids from the schistosomula of *Schistosoma mansoni* // J. Cell Biol. 1982. V. 94. № 2. P. 363–369.
- Skorobrekhnova E.M., Nikishin V.P. Structure of capsule surrounding acanthocephalans *Corynosoma strumosum* in paratenic hosts of three species // Parasitol. Res. 2011. V. 108. № 2. P. 467–475.
- Skorobrekhnova E.M., Nikishin V.P. Encapsulation of the acanthocephalan, *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904, in the intermediate host, *Spinulogrammarus ochotensis* // J. Parasitol. 2019. V. 105. № 4. P. 567–570.
- Wang J., Widlansky M.E. Cytoskeleton, cytoskeletal interactions, and vascular endothelial function // Cell Health Cytoskeleton. 2012. V. 4. P. 119–127.
- Weinbaum S., Tarbell J.M., Damiano E.R. The structure and function of the endothelial glycocalyx layer // Annu. Rev. Biomed. Eng. 2007. V. 9. P. 121–167.
- Zambrano-Vila S., Rosales-Borjas D., Carrero J.C. et al. How protozoan parasites evade the immune response // Trends in Parasitol. 2002. V. 18. № 6. P. 272–278.

The Phenomenon of the Glycocalyx Layer Loss in the Acanthocephalan *Corynosoma strumosum* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1904 (Acanthocephala: Polymorphidae) in Paratenic Hosts in Nature and in Experiment

E. M. Skorobrekova^a and V. P. Nikishin^a

^a*Institute for Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan 685000, Russia*

The phenomenon of renewal of the surface of the tegument in the acanthocephalan *Corynosoma strumosum*, which parasitizes paratenic hosts of different species, has been discovered and confirmed for the first time by electron microscopy. Under conditions of experimental invasion of Middendorff's eelpout *Hadropareia middendorffii* (Schmidt, 1904) (Zoarcidae), the separation of the glycocalyx from the tegument was observed on the 3rd day of the experiment. In acanthocephalans found in fish, dissected on the 14th and subsequent days of the experiment, and in fish infected in nature, the tegument was covered with the same thick layer of glycocalyx, formed apparently anew. A similar phenomenon was observed in two individuals of *Corynosoma strumosum* that invaded the halibut *Hippoglossus stenolepis* (Schmidt, 1904) (Pleuronectidae) in nature, however, their tegument lost the outer membrane along with a thick layer of glycocalyx. In other acanthocephalans that invaded this species of halibut, the tegument was covered with a thin layer of glycocalyx. It is assumed that the described phenomena are a morphological manifestation of the parasite's defense against the host's immune response.

Keywords: the acanthocephalan *Corynosoma strumosum*, paratenic hosts, glycocalyx, the outer tegument membrane, renewal of the glycocalyx

УДК 594.1:577.15(262.5)

ВЛИЯНИЕ ГОЛОДАНИЯ НА АНТИОКСИДАНТНЫЙ КОМПЛЕКС ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906) ИЗ ЧЕРНОГО МОРЯ

© 2023 г. О. Л. Гостюхина^{1, *}, А. А. Солдатов^{1, 2}

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

²ФГАОУ ВО Севастопольский государственный университет,
ул. Университетская, 33, Севастополь 299053, Россия

*e-mail: gostolga@yandex.ru

Поступила в редакцию 01.04.2022 г.

После доработки 28.06.2022 г.

Принята к публикации 06.10.2022 г.

Исследовано влияние 30-суточного голодания на состояние антиоксидантного комплекса и перекисного окисления липидов в тканях черноморского двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). Животных содержали в аквариумах с системой закрытого водообмена и биофильтрацией воды. Определяли активность глутатионпероксидазы, глутатионредуктазы, супероксиддисмутазы и каталазы, а также содержание восстановленного глутатиона и ТБК-активных продуктов. Выявленные у анадары реакции антиоксидантного комплекса и перекисного окисления липидов имели тканевую специфику: в условиях голодания содержание ТБК-активных продуктов в гепатопанкреасе и ноге моллюска уменьшалось, а в жабрах не изменялось. Наиболее выраженные изменения антиоксидантного комплекса выявлены в гепатопанкреасе, где показано увеличение всех исследованных параметров. В ноге отмечен рост только показателей антиоксидантной глутатионовой системы, а в жабрах — только активности глутатионпероксидазы и содержания восстановленного глутатиона. Полученные результаты свидетельствуют об устойчивом антиоксидантно-проксидантном равновесии двустворчатого моллюска *A. kagoshimensis* в условиях голодания.

Ключевые слова: голодание, глутатионпероксидаза, глутатионредуктаза, восстановленный глутатион, супероксиддисмутаза, каталаза, перекисное окисление липидов, *Anadara kagoshimensis*

DOI: 10.31857/S0134347523010047, EDN: LRSBCY

Моллюски рода *Anadara* относятся к числу эврибионтных морских организмов, одним из наиболее устойчивых к действию таких экологически значимых факторов среды, как дефицит кислорода, эвтрофикация и заиление, что нередко наблюдают в Черном море (Анистратенко, Халиман, 2006; Ревков, 2016). У двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Bivalvia: Arcidae) отмечены особенности, отличающие его от других моллюсков, обитающих в Черном море. В эритроцитах *A. kagoshimensis*, как и других видов рода *Anadara*, содержится гемоглобин (Novitskaya, Soldatov, 2013) — белок, связывающий и запасающий кислород. Анадара устойчива и даже тяготеет к условиям заиления и гипоксии, эвтрофированным акваториям (Ревков, 2016). Она способна выживать при аноксии, гипоксии и даже заморах при очень низком содержании кислорода в среде (до 0.5 мл/л) в течение 5–7 сут (Miyamoto, Iwanaga, 2017). Отчасти это связывают с интенсивностью потребления кислорода, которая у анадары даже при нормоксии в 5–6 раз ниже,

чем у массового черноморского моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819, а в метаболизме некоторых тканей вселенца преобладают анаэробные процессы (Солдатов и др., 2010).

Активность ферментов энергетического обмена лактат- (ЛДГ) и малатдегидрогеназы (МДГ) в тканях *A. kagoshimensis* в 2–6 раз выше, чем в тканях *M. galloprovincialis* (см.: Golovina et al., 2016). У *A. kagoshimensis* более низкий уровень перекисного окисления липидов (ПОЛ), но более высокие показатели антиоксидантного (АО) комплекса и других систем (уровень глутатиона, мочевины, аминокислот, каротиноидов и активность глутатионредуктазы и аланинаминотрансферазы), чем у таких двустворчатых моллюсков Черного моря, как аборигенный вид *M. galloprovincialis* и интродуцент *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) (см.: Гостюхина, Андреев, 2019; Gostiukhina, Golovina, 2013; Golovina et al., 2016). Вероятно, эти особенности наряду с другими чертами метаболизма определяют адаптации *A. kagoshimensis* к условиям

обитания и место моллюска в структуре бентосных сообществ Черного моря (Ревков, 2016).

Среди экологически значимых факторов, действующих в водной среде, можно выделить голодание (дефицит пищи), которое является одним из видов гипометаболизма (Almeida, Di Mascio, 2011). Для большинства гидробионтов голодание является естественным и периодически может чередоваться с состоянием насыщения, например, при сезонной флуктуации биомассы первичных продуцентов (Истомина, Челомин, 2018), когда многие бентосные виды не питаются в течение недель и даже месяцев (Almeida, Di Mascio, 2011).

Голодание способствует развитию состояния стресса, когда организм либо лишен пищевых субстратов, либо получает их в недостаточном количестве, что характеризуется глубокими изменениями в метаболизме и может приводить к общему ослаблению организма (Горомосова, Шапиро, 1984). При голодании развивается ряд приспособительных реакций, ферментные системы организма адаптируются к отсутствию пищи, что сопровождается переходом к эндогенному питанию и затрагивает белково-углеводный, липидный и энергетический обмен (Зайчик, Чурилов, 2001; Андреев и др., 2009; Almeida, Di Mascio, 2011), при этом у моллюсков меняется антиоксидантно-прооксидантный баланс (Ansaldi et al., 2007).

Предполагают, что основное негативное действие голодания связано с усилением генерации активных форм кислорода (АФК) в этот период. Отмечают, что организмы, устойчивые к гипометаболическим состояниям, обладают высокоэффективными защитными системами (Almeida, Di Mascio, 2011). Одной из важнейших защитных систем организма в условиях любого стрессорного воздействия является АО комплекс. Реакции показателей АО комплекса и ПОЛ в тканях гидробионтов при голодании разнообразны, имеют видовую и тканевую специфику, а также зависят от продолжительности периода пищевой депривации.

Исследовано влияние дефицита пищи на АО комплекс мидии *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) в течение двух недель (Истомина, Челомин, 2018), двустворчатого моллюска *Sinonovacula constricta* (Lamarck, 1818) в течение 6 сут (Zhang et al., 2010) и камбалы калкан *Scophthalmus maeoticus* (Pallas, 1814) — 8 сут (Гостюхина, Головина, 2011). Адаптивные реакции АО системы при голодании выявлены и у других моллюсков, например, у наземного вида *Otala lactea* (Müller, 1774) (см.: Ramnanan, Storey, 2006), у брюхоногого моллюска *Nacella concinna* (Strebel, 1908) (см.: Ansaldi et al., 2007), у пресноводного моллюска *Pila globosa* (Swainson, 1822) (см.: Bhunia et al., 2016) и др.

Опубликованы результаты изучения АО системы и ПОЛ у гидробионтов при голодании

(Гостюхина, Головина, 2011; Истомина, Челомин, 2018; Ramnanan, Storey, 2006; Ansaldi et al., 2007; Zhang et al., 2010). Однако механизмы и особенности метаболизма, обеспечивающие адаптации животных к пищевой депривации, еще не ясны. Особенно актуальны такие исследования у видов с высокой устойчивостью к различным стресс-факторам среды, к числу которых относят *A. kagoshimensis*. В связи с этим цель настоящего исследования — выявить реакции защитного АО комплекса моллюска-вселенца в Черное море *A. kagoshimensis* на действие голодания как экологически значимого фактора. Полученные сведения позволят расширить представление об адаптивных возможностях и о функциональном разнообразии адаптационных реакций у этого вида в условиях его обитания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Половозрелых особей анадары *Anadara kagoshimensis* собирали в апреле 2020 г. на мидиево-устричной ферме в районе пос. Качивели (Южный берег Крыма, Черное море) на глубине 1.5–2.0 м при температуре воды 14–15°C и солености 17–18‰. Длина раковины моллюсков составляла 32–36 мм. После транспортировки животных 2–3 сут выдерживали в проточных аквариумах для акклимации, затем их разделили на две группы (контрольную и опытную) и на 30 сут поместили в непроточные аквариумы (объем 150 л) с аэрацией. Во время эксперимента параметры морской воды в аквариумах были такими же, как в море: температура — 14–15°C, соленость — 17–18‰, концентрация кислорода — 7.3–7.6 мг/л.

В аквариумах была установлена система закрытого водообмена с биофильтрацией воды: на фильтрах формируется бактериальная флора, которая поглощает нитраты и нитриты, происходит денитрификация воды, что препятствует развитию бактерий и микроводорослей. В аквариумах ежедневно заменяли 10% объема воды для удаления продуктов обмена.

Моллюсков контрольной группы ежедневно кормили микроводорослями (*Tetraselmis viridis*, штамм IBSS-25, 5–10 мл/50 л морской воды), а особи опытной группы пищу не получали. Визуально наблюдали снижение интенсивности открытия и закрытия створок у моллюсков опытной группы, что указывало на уменьшение их фильтрационной активности. Поступление питательных веществ к моллюскам было ограничено, так как в аквариумы подавалась фильтрованная морская вода лишь с остаточным количеством пищевых частиц, не удаленных фильтрами. В течение эксперимента гибели моллюсков не наблюдали. Через 30 сут у моллюсков выделяли гепатопанкреас, жабры и ногу; ткани сразу замораживали и хранили при температуре –80°C. В дальнейшем ткани гомогенизировали при температуре 0–4°C.

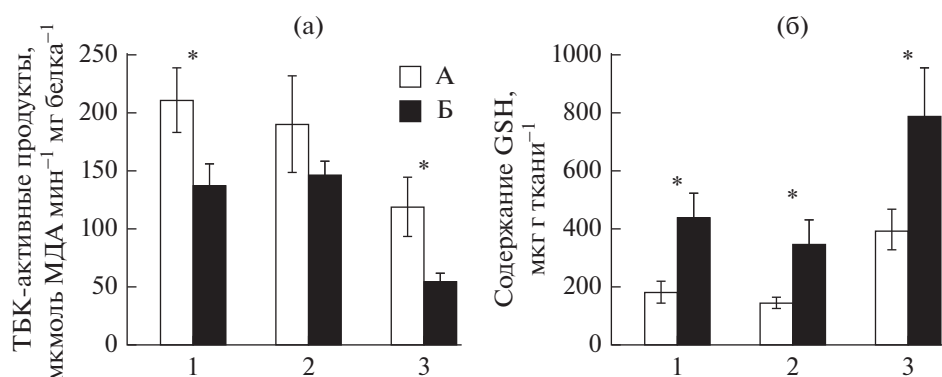


Рис. 1. Содержание ТБК-активных продуктов (а) и восстановленного глутатиона (GSH) (б) в тканях анадары *Anadara kagoshimensis* при 30-суточном голодании. А – контрольная группа, Б – голодание; 1 – гепатопанкреас, 2 – жабры, 3 – нога. *Отличия достоверны при $p \leq 0.05–0.01$ (критерий Манна–Уитни).

Гомогенаты центрифугировали (3200 g, 15 мин) (Centrifuge 5424 R, Eppendorf).

Активность ГП определяли по накоплению окисленного глутатиона (Paglia, Valentine, 1967), активность ГР – по уменьшению уровня НАДФН (Marques et al., 2016). Активность СОД оценивали по степени ингибирования восстановления нитросинего тетразолия (НСТ) (Nishikimi et al., 1972), а каталазы – по реакции остаточных количеств пероксида водорода с молибдатом аммония (Goth, 1991). Активность ферментов определяли при температуре $25.0 \pm 0.5^\circ\text{C}$. Содержание восстановленного глутатиона (GSH) оценивали по реакции с аллоксановым реактивом (Путилина, 1982). Интенсивность ПОЛ измеряли по уровню продуктов, реагирующих с 2-тиобарбитуровой кислотой (ТБК-активных продуктов) (Ohkawa et al., 1979).

Для статистической обработки цифрового материала использовали стандартные программы Past 3 и Grapher 7. В каждой группе было по 21 моллюску. Рассчитывали среднее арифметическое и ошибку среднего. Для оценки достоверности различий применяли *U*-критерий Манна–Уитни. Различия считали статистически достоверными при значении $p \leq 0.05$. На рисунках результаты представлены как среднее $\pm$ ошибка среднего.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В гепатопанкреасе и ноге голодавших моллюсков содержание ТБК-активных продуктов по сравнению с таковым у питавшихся особей было ниже соответственно – в 1.6 ($p \leq 0.05$) и 2.2 раза ($p \leq 0.01$). В жабрах анадары изменений не выявлено (рис. 1а).

Показатели АО комплекса, напротив, преимущественно увеличились. Так, содержание GSH в тканях возросло в 1.9–2.3 раза ($p \leq 0.05–0.01$)

(рис. 1б). На этом фоне активность ГП и ГР при голодании во всех исследованных тканях анадары увеличилась в 1.7–3.3 раза, за исключением активности ГР в жабрах (рис. 2а, 2б). Наибольшее увеличение активности ГП отмечено в гепатопанкреасе – в 3.3 раза ($p \leq 0.01$), а ГР в ноге – в 1.8 раза ($p \leq 0.01$). В жабрах выявлена тенденция к увеличению активности ГР в 1.4 раза, однако отличия не были достоверными.

Повышение активности СОД и каталазы в условиях голодания зарегистрировано только в гепатопанкреасе анадары – в 1.9 и 2.6 раза ($p \leq 0.05–0.01$) соответственно. В жабрах и ноге моллюска эти показатели оставались на прежнем уровне (рис. 3а, 3б).

Для повышения информативности полученных результатов были рассчитаны коэффициенты корреляции для двух групп моллюсков в трех исследованных тканях в норме и при голодании (см. табл. 1). Наиболее высокие значения коэффициента получены в жабрах голодавших особей для следующих пар показателей: активность ГП и уровень GSH, активность ГП и ГР, СОД и каталазы (прямая связь), а также для активности СОД и уровня GSH (обратная связь). В гепатопанкреасе наиболее высокий коэффициент корреляции рассчитан для активности СОД и каталазы, а также для активности ГП и уровня GSH (прямая связь). Более низкими были коэффициенты корреляции для следующих пар показателей: активность ГП и ГР (прямая связь), а также активность СОД–уровень GSH (обратная связь), что отражает взаимосвязь средней силы. О взаимосвязи средней силы у моллюсков обеих групп в ноге свидетельствуют коэффициенты корреляции для показателей: активность ГП–уровень GSH (прямая связь у моллюсков обеих групп), активность СОД–уровень GSH (обратная – у голодавших особей).

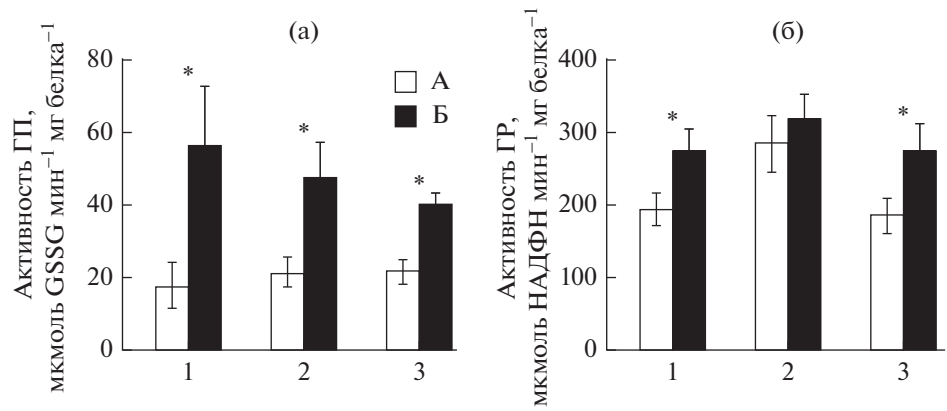


Рис. 2. Активность ГП (а) и ГР (б) в тканях анадары *Anadara kagoshimensis* при 30-суточном голодании. А – контрольная группа, Б – голодание; 1 – гепатопанкреас, 2 – жабры, 3 – нога. *Отличия достоверны при $p \leq 0.05–0.01$ (критерий Манна–Уитни).

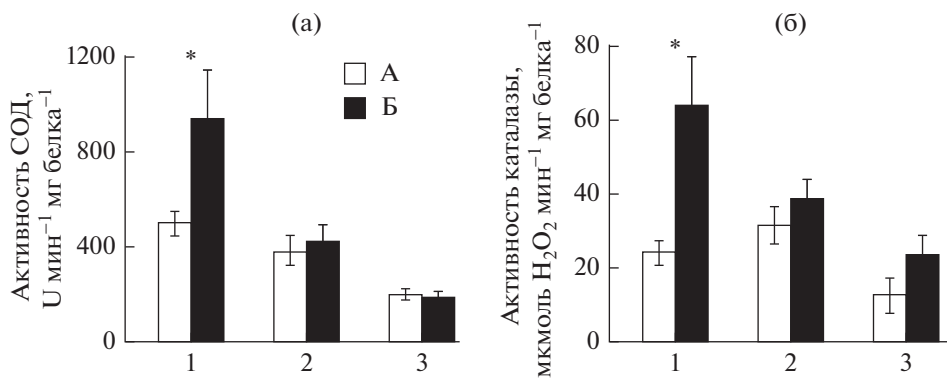


Рис. 3. Активность СОД (а) и каталазы (б) в тканях анадары *Anadara kagoshimensis* при 30-суточном голодании. А – контрольная группа, Б – голодание; 1 – гепатопанкреас, 2 – жабры, 3 – нога. *Отличия достоверны при $p \leq 0.05–0.01$ (критерий Манна–Уитни).

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что адаптация к состоянию голодания протекает как ряд процессов, связанных с общим снижением скорости метаболизма и направленных на поддержание энергии в клетке и на выживание организма. Происходит снижение основного обмена, ферментативной активности

и ограничение аэробных процессов (Зайчик, Чурилов, 2010). Основное негативное действие голодания связывают с ростом генерации активных форм кислорода (АФК) в данный период, что можно объяснить участием АФК в стрессовых реакциях, клеточном цикле, энергетическом обмене, работе фагоцитирующих клеток (Almeida,

Таблица 1. Коэффициенты корреляции для показателей антиоксидантного комплекса в тканях анадары в норме и при голодании

Пара показателей	Вид ткани					
	гепатопанкреас		жабры		нога	
	контроль	голодание	контроль	голодание	контроль	голодание
Активность ГП–уровень GSH	0.683	0.756	0.814	0.870	0.590	0.658
Активность ГП и ГР	0.526	0.586	0.842	0.985	0.275	0.304
Активность СОД–уровень GSH	–0.528	–0.581	–0.653	–0.793	–0.542	–0.885
Активность СОД и каталазы	0.896	0.923	0.881	0.900	0.374	0.411

Di Mascio, 2011). Эти процессы, очевидно, влияют на состояние АО комплекса и ПОЛ моллюска.

Интенсивность ПОЛ

Снижение уровня ПОЛ, очевидно, связано со снижением скорости обмена в целом и, в частности, с уменьшением уровня биосинтеза жирных кислот и липидов в условиях снижения/прекращения поступления необходимых питательных веществ. Как известно, жиры – это основной запасной энергетический субстрат организма, и для получения энергии при голодании они используются в первую очередь. Снижение жировых запасов при голодании выявлено у многих видов рыб. На начальных этапах дефицита пищи используются триацилглицериды, идет катаболизм жирных кислот, снижается ресурс холестерина. В целом процессы синтеза жирных кислот и липогенеза у голодающих животных замедляются или прекращаются (Shikata, Shimeno, 1997; Gao et al., 2004).

Установленные нами изменения, вероятно, связаны с длительностью пищевой депривации. В первые сутки голодания уровень ПОЛ может повышаться в связи с увеличением синтеза АФК (Almeida, Di Mascio, 2011) и наличием определенных запасов липидных субстратов. При 30-суточном дефиците пищи нами отмечено снижение ПОЛ, что, очевидно, связано со снижением количества липидов и других окисляемых субстратов в тканях. Уменьшение скорости процессов ПОЛ у моллюсков при голодании вследствие замедления метаболизма и снижения уровня свободно-радикального окисления (СРО) отмечали и другие исследователи: в гепатопанкреасе двустворчатых моллюсков *Nacella concinna* (см.: Ansaldo et al., 2007) и *Crenomytilus grayanus* (см.: Истомина, Челомин, 2018), а также в нервной ткани брюхоногого моллюска *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) (см.: Sidorov, Maslova, 2009).

Одной из причин снижения содержания продуктов ПОЛ у моллюсков при дефиците пищи считают также активацию в этих условиях лизосомальной аутофагии, что исследовано в гепатопанкреасе мидии *M. galloprovincialis* (см.: Moore et al., 2007). В данном процессе утилизируются части поврежденных клеток и молекул, а также продукты распада, образующиеся при голодании. Следовательно, это может способствовать снижению количества окисляемых субстратов, общего содержания АФК в клетке и уменьшению интенсивности ПОЛ в целом. С данными причинами связывают снижение уровня ПОЛ в гепатопанкреасе дальневосточной мидии *M. galloprovincialis* при голодании (Истомина, Челомин, 2018).

Антиоксидантный комплекс

Полученные результаты можно связать как со специфическими для каждой ткани анадары особенностями, так и с общими для всего организма процессами при голодании у моллюсков.

Тканевые особенности. При голодании и других состояниях гипометаболизма у моллюсков отмечают тканеспецифические изменения в АО активности и уровне ПОЛ (Hermes-Lima, Storey, 1995; Nowakowska et al., 2009). В настоящем исследовании у *A. kagoshimensis* также выявлены тканевые особенности реакций АО комплекса и ПОЛ на дефицит пищи.

Гепатопанкреас. При голодании рост параметров антиоксидантной глутатионовой системы (АГС) наблюдали во всех исследованных тканях анадары. В гепатопанкреасе моллюска отмечено также увеличение активности каталазы и СОД на фоне снижения уровня ПОЛ. Причем в гепатопанкреасе голодавших особей выявлены наибольшая активность каталазы, а также ее наибольший рост среди исследованных показателей моллюсков. Увеличение активности СОД отмечено только в этом органе моллюска. Данные реакции указывают на высокий уровень АО защиты в гепатопанкреасе анадары, где протекают основные метаболические реакции и высокий уровень обмена веществ в целом, в том числе интенсивность СРО. Такой тип отклика АО комплекса на стресс в гепатопанкреасе анадары вполне согласуется с ее конститутивными особенностями (Гостюхина, Андреев, 2019), а именно с активным участием в АО защите как ферментного, так и низкомолекулярного звена. Эти выводы подтверждены и значениями коэффициента корреляции r в гепатопанкреасе при голодании. Наиболее высокие величины найдены между активностью ГП и уровнем GSH (0.75), а также активностью СОД и каталазы (0.92), что отражает тесную положительную взаимосвязь между этими показателями и синергизм в процессах АО защиты гепатопанкреаса.

Наиболее высокие значения показателей АО комплекса у моллюсков при гипометаболизме исследователи также определяют в гепатопанкреасе. Так, в пищеварительной железе спящего летом моллюска *O. lactea* выявлена наибольшая активность глутатионзависимых ферментов (Hermes-Lima, Storey, 1995). Напротив, у моллюска *Helix pomatia* Linnaeus, 1758 в состоянии летней спячки наибольшими значениями в гепатопанкреасе отличались не ферменты, а низкомолекулярный глутатион, что, по мнению авторов, обеспечило наименьший уровень ПОЛ в этом органе. Относительно постоянный высокий уровень глутатиона предполагает наличие эффективной АО защиты при возврате моллюска *H. pomatia* к активному состоянию (Nowakowska et al., 2009). Это отмеча-

ют и другие авторы. У покоящихся особей *Helix aspersa* уровень глутатиона в гепатопанкреасе был значительно выше, чем у пробудившихся моллюсков (Ramos-Vasconcelos, Hermes-Lima, 2003).

Нора. В ноге анадары в состоянии голодания нами выявлено увеличение всех показателей АГС, а также отмечена тенденция к росту активности каталазы. При этом снижение уровня ПОЛ в ноге голодавшей анадары было больше, чем падение данного показателя в гепатопанкреасе. В ноге у голодавших моллюсков по сравнению с питавшимися особями на фоне активации ГП отмечен одновременный рост активности ГР и уровня GSH, что, очевидно, связано с наращиванием ресурса этого антиоксиданта. GSH – важнейшее низкомолекулярное соединение, обеспечивающее защиту от АФК и продуктов ПОЛ. Причем содержание GSH в ноге анадары было наибольшим по сравнению с его содержанием в других тканях как у питавшихся, так и у голодавших моллюсков. На этом фоне активность СОД в условиях отсутствия пищи не менялась, а активность каталазы показала лишь тенденцию к росту. Данные результаты свидетельствуют о доминировании АГС в АО защите ноги анадары при голодании. GSH способен инактивировать супероксидный радикал ($O_2^{\cdot-}$), дополняя или заменяя работу СОД, т.е. ферментного звена АО комплекса (Окислительный..., 2006). Этим свойством можно объяснить отсутствие изменений в активности СОД у голодавшей анадары: рост ресурса GSH, возможно, связан с участием данного метаболита в обезвреживании $O_2^{\cdot-}$, что не потребовало дополнительной активации СОД в ноге моллюска. Подобную взаимосвязь активности СОД и уровня GSH может подтвердить и то, что в естественных условиях обитания в тканях анадары высокий ресурс GSH сочетается с низкой активностью СОД, и наоборот (Гостюхина, Андреев, 2019). С этим согласуются величины коэффициента корреляции r в ноге анадары: при голодании наиболее высокие значения получены для пары уровень глутатиона–активность СОД (-0.885), что указывает на высокую степень обратной взаимосвязи между данными показателями, а также для пары уровень глутатиона–активность ГП (0.659), что отражает синергическое взаимодействие глутатиона и фермента при инактивации перекисей.

Нога моллюска *A. kagoshimensis* обладает богатым количественным и качественным составом каротиноидов, имеющих АО свойства. В этом массивном органе происходит запасание данных веществ. Ранее показано (Gostyukhina et al., 2013), что в тканях анадары каротиноиды могут проявлять АО действие совместно с компонентами АО комплекса, в том числе с глутатионом. Кроме того, известна способность каротиноидов к потенци-

рованию функции низкомолекулярных антиоксидантов, таких как GSH, и активности глутатионовых ферментов (Шашкина и др., 2010). Возможно, исходно высокий уровень каротиноидов в ноге моллюска способствовал длительному поддержанию высокого ресурса GSH даже в условиях окислительного стресса при депривации пищи. Как и в нашей работе, у моллюска *Olivella lactea* при гипометаболизме (во время летней спячки) увеличивалась активность глутатионовых ферментов (Hermes-Lima, Storey, 1995).

Жабры. В отличие от гепатопанкреаса и ноги, в жабрах наблюдали лишь рост активности ГП и уровня GSH на фоне постоянного уровня ПОЛ. Известно, что жабры характеризуются не столь высокими пластическими ресурсами и уровнем метаболизма, как гепатопанкреас. Тем не менее, жабры и в норме испытывают высокую окислительную нагрузку в силу функций фильтрации и газообмена. Однако при голодании интенсивность данных процессов, очевидно, существенно снижается на фоне общего падения скорости метаболизма. Это могло послужить причиной снижения уровня ПОЛ и активации в жабрах анадары показателей АГС – основной защитной системы жабр моллюсков, которая создает в них глутатион-зависимый защитный барьер и обеспечивает антиоксидантно-прооксидантное равновесие (Trevisan et al., 2016). Наши результаты также показали, что основную АО защиту жабр анадары при голодании, вероятно, обеспечивают ферменты ГП, ГР и ресурс GSH, в то время как активность ключевых ферментов СОД и каталазы не изменяется.

Тем не менее в жабрах отмечены наиболее высокие значения коэффициента корреляции r при голодании (для активности ГП и ГР – 0.985 ; для активности СОД и уровня глутатиона -0.793), а также в обеих группах (контрольная и голодание) для активности ГП и уровня глутатиона (0.814 и 0.870), активности СОД и каталазы (0.880 и 0.900). Это подчеркивает особую роль разных компонентов АО системы в защите жабр от окислительного повреждения ввиду уязвимости данного органа при различных неблагоприятных воздействиях.

Отсутствие изменений активности СОД и каталазы в жабрах и ноге анадары, выявленное нами при дефиците пищи, косвенно подтверждают и результаты исследования активности генов, кодирующих эти ферменты. У моллюска *Laternula elliptica* (King and Broderip, 1832) при голодании были выявлены лишь незначительные изменения в экспрессии данных генов в ответ на отсутствие пищи (Husmann et al., 2014), что указывает на высокую устойчивость АО системы этого моллюска.

Общие процессы. Полученные результаты могут быть связаны с рядом общих для организма процессов при голодании.

Известно, что на начальных этапах действия стресс-факторов, в том числе голодания, как правило, происходят активизация метаболизма, поддержание уровня энергетических субстратов, а затем, напротив, снижение интенсивности метаболизма, сокращение количества основных питательных веществ (углеводов, липидов, белков), падение уровня биосинтеза и общее истощение организма (Горомосова, Шапиро, 1984; Зайчик, Чурилов, 2001). В работе Головиной (2019) показано, что голодание анадары в течение 16 сут привело к снижению активности ЛДГ и увеличению активности МДГ, и, как следствие, — к росту индекса МДГ/ЛДГ в 2 раза в мышечной ткани анадары, а затем — к снижению этого индекса к 65-м сут голодания. Это указывает на постепенное истощение энергетических резервов моллюска при длительном голодании и подтверждает общую тенденцию к адаптации к стрессорному воздействию, в том числе к пищевой депривации.

У брюхоногого моллюска *Nacella concinna* после 1 мес. голодания также отмечали рост АО показателей — активности СОД, каталазы и ресурса GSH. Примечательно, что существенный рост уровня ПОЛ и содержания белка у моллюска наблюдали только в течение первой недели голодания, а затем данные показатели вернулись к исходным значениям (Ansaldi et al., 2007). Это позволяет предположить, что активация АО комплекса в таких условиях, вероятно, сдерживала рост ПОЛ и способствовала поддержанию АО-прооксидантного баланса. Сходные результаты в изменении общего содержания белка и интенсивности его синтеза в тканях в условиях пищевой депривации получены и для анадары (Андреев и др., 2009; Shcherban, 2012).

Подобные процессы при голодании у моллюсков подтверждены и в ряде других исследований. У пресноводного моллюска *Pila globosa* (Swainson, 1822) в периоды гипометаболизма (летняя спячка, пробуждение, голодание) общее число гемоцитов было выше, чем во время обычной активности, при этом в тканях моллюска отмечали высокий уровень генерации $O_2^{\cdot -}$ и оксида азота. В гемоцитах голодавших моллюсков была выявлена наибольшая активность СОД и каталазы, несмотря на снижение уровня белка (Bhunja et al., 2016). Это может быть связано с тем, что гемоциты моллюсков генерируют ряд цитотоксических молекул, таких как $O_2^{\cdot -}$ и оксид азота, необходимых для осуществления фагоцитоза — важнейшего процесса иммунной защиты (Manduzio et al., 2005; Bhunja et al., 2016). Данные защитные реакции особенно важны при стрессе, в том числе в условиях голодания. Очевидно, что интенсивнее

они могут протекать в гепатопанкреасе исследованной нами анадары, где высока общая метаболическая активность. При голодании в гепатопанкреасе усиливаются процессы катаболизма многих веществ и структур клетки, что также ведет к росту уровня АФК (Manduzio et al., 2005). Эти процессы (иммунные и детоксикации) могут объяснить выявленный нами в гепатопанкреасе голодавшей анадары рост активности СОД и каталазы, которые регулируют уровень $O_2^{\cdot -}$ и пероксида водорода в клетке, а также защищают ткани от окислительного повреждения.

Необходимо рассмотреть и усиление активности отдельных АО ферментов, выявленное нами при голодании у анадары. Так, рост активности ГР в гепатопанкреасе и ноге моллюска может быть обусловлен ростом активности основного фермента пентозофосфатного шунта — глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы (Г6ФДГ). Г6ФДГ поддерживает клеточный пул НАДФН, необходимый в работе ГР по восстановлению глутатиона — ключевого низкомолекулярного антиоксиданта. Усиление активности Г6ФДГ при голодании показано в гепатопанкреасе наземного моллюска *Olivella lactea*: обнаружено две изоформы этого фермента, одна из которых более активна у питающихся моллюсков, а другая — у голодающих (Ramnanan, Storey, 2006). К сожалению, подобная информация о морских моллюсках отсутствует. Если допустить наличие особой изоформы Г6ФДГ и в тканях анадары при голодании, то это может прямо влиять на активность ГР и обеспечивать в условиях стресса рост ее активности. Это необходимо для поддержания ресурса GSH, критически важного для АО-прооксидантного равновесия в клетке. Дополнительным аргументом в пользу активации Г6ФДГ могут служить и изменения в углеводном метаболизме. Как известно, во время голодания содержание глюкозы в тканях снижается (Зайчик, Чурилов, 2001; Shikata, Shimeno, 1997). Для восполнения дефицита глюкозы активизируются процессы глюконеогенеза с участием свободных аминокислот. Так, у черноморской анадары *Anadara inaequalis* (Bruguiera, 1789), голодавшей 18 сут, уровень свободных аминокислот снижался, что связывают отчасти и с глюконеогенезом (Андреев и др., 2009).

Выявленное нами увеличение активности ряда АО ферментов у анадары при голодании может быть и результатом дефицита в рационе питания низкомолекулярных веществ, таких как аскорбиновая кислота, α -токоферол и каротиноиды, которые являются хорошо известными антиоксидантами. Дефицит этих соединений может стать критическим фактором для АО статуса голодающих животных (Albentosa et al., 2007). Анадара *A. kagoshimensis* отличается высоким содержанием и разнообразием каротиноидов, особенно в

ноге (Golovina et al., 2016). Как ранее показал корреляционный анализ, каротиноиды, обладающие АО действием, в тканях анадары проявляют положительную взаимосвязь с уровнем GSH, но отрицательную — с активностью ГП, ГР, СОД и каталазы, что может быть обусловлено конкурентными отношениями этих двух систем за одни и те же субстраты (Gostyukhina et al., 2013). Возможно, снижение уровня каротиноидов и других низкомолекулярных антиоксидантов в отсутствие пищи приводит к компенсаторной активации АО ферментов, утилизирующих те же виды АФК, что и каротиноиды. Это позволяет моллюску поддерживать в тканях необходимый АО-прооксидантный баланс. Ранее нами показано, что в тканях анадары подобный баланс поддерживается благодаря эффективному взаимодействию и частично-му замещению функций друг друга компонентами низкомолекулярного и ферментного звена АО комплекса (Гостюхина, Андреев, 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в тканях двустворчатого моллюска-вселенца *Anadara kagoshimensis* в условиях 30-суточного голодания реакции АО комплекса и ПОЛ имели тканевую специфику. Интенсивность ПОЛ снижалась в гепатопанкреасе и ноге, тогда как в жабрах оставалась неизменной. Наиболее выраженные реакции АО комплекса выявлены в гепатопанкреасе, что проявлялось в росте активности всех исследованных ферментов и ресурса глутатиона. В ноге анадары отмечено увеличение уровня глутатиона и активности ГП и ГР. В жабрах моллюска, в отличие от гепатопанкреаса и ноги, отмечено увеличение только активности ГП и уровня глутатиона на фоне постоянного уровня ПОЛ. В антиоксидантных реакциях в тканях голодавших моллюсков преобладали глутатион и ферменты глутатионовой системы. Выявленные реакции АО комплекса и ПОЛ у анадары при 30-суточном голодании свидетельствуют об устойчивом антиоксидантно-прооксидантном равновесии в тканях моллюска в этих условиях. Полученные результаты расширяют представления о функциональном разнообразии адаптационных реакций *A. kagoshimensis* при голодании.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа подготовлена по темам государственного задания ФИЦ ИнБЮМ “Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом” (№ 0556-2021-0003) № гос. регистрации 121041400077-1 на 2022–2023 гг. и “Закономерности организации иммунной системы промысловых гидробионтов и исследование влияния факторов внешней среды на функционирование их защитных систем”, № гос. регистрации 121102500161-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев Т.И., Солдатов А.А., Головина И.В. Особенности реорганизации тканевого метаболизма у двустворчатого моллюска *Anadara inaequalis* (Bruguiere, 1778) в условиях экспериментального голодания // Мор. экол. журн. 2009. Т. 8. № 3. С. 15–24.
- Анистратенко В.В., Халиман И.А. Двустворчатый моллюск *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) в северной части Азовского моря: завершение колонизации Азово-Черноморского бассейна // Вестн. зоологии. 2006. Т. 40. № 6. С. 505–511.
- Головина И.В. Устойчивость к негативным воздействиям и соотношение активности ферментов энергетического обмена в тканях черноморских моллюсков *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 и *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) // Мор. биол. журн. 2019. Т. 4. № 3. С. 37–47.
- Горомосова С.А., Шапиро А.З. Основные черты биохимии энергетического обмена у мидий. М.: Легкая и пищевая промышленность. 1984. 120 с.
- Гостюхина О.Л., Андреев Т.И. Тканевый обмен и состояние антиоксидантного комплекса у черноморских моллюсков *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 и *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) с разной устойчивостью к окислительному стрессу // Биол. моря. 2019. Т. 45. С. 197–207.
- Гостюхина О.Л., Головина И.В. Особенности системы антиоксидантной защиты тканей черноморской камбалы калкан при кратковременном голодании // Доповіді НАН України. 2011. № 4. С. 143–147.
- Истомина А.А., Челомин В.П. Влияние совместного действия голодания и меди на антиоксидантную систему *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) // Изв. Самарского научного центра РАН. 2018. Т. 20. № 5. С. 97–103.
- Зайчик А.Ш., Чурилов Л.П. Основы патохимии. В 3 т.: Т. 2. Патопатология. СПб.: ЭЛБИ. 2001. 687 с.
- Окислительный стресс. Прооксиданты и антиоксиданты / Под ред. Е.Б. Меньшиковой, В.З. Ланкина, И.А. Бондарь и др. М.: Фирма “Слово”. 2006. 556 с.
- Путилина Ф.Е. Определение содержания восстановленного глутатиона в тканях // Методы биохимических исследований. Л.: Изд-во ЛГУ. 1982. С. 183–187.
- Ревков Н.К. Особенности колонизации Черного моря недавним вселенцем — двустворчатым моллюском

- Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae) // Мор. биол. журн. 2016. Т. 1. № 2. С. 3–17.
- Солдатов А.А., Андреев Т.И., Головина И.В., Столбов А.Я. Особенности организации тканевого метаболизма у моллюсков с различной толерантностью к внешней гипоксии // Журн. эвол. биохим. и физиол. 2010. Т. 46. № 4. С. 341–349.
- Шашкина М.Я., Шашкин П.Н., Сергеев А.В. Роль каротиноидов в профилактике наиболее распространенных заболеваний // Рос. биотерапевт. журн. 2010. Т. 9. № 1. С. 77–86.
- Albentosa M., Fernandez-Reiriz M.J., Labarta U., Pérez-Camacho A. Response of two species of clams, *Ruditapes decussatus* and *Venerupis pullastra*, to starvation: physiological and biochemical parameters // Comp. Biochem. Physiol. 2007. V. 146. № 2. P. 241–249.
- Almeid A.E., Di Mascio P. Hypometabolism and antioxidative defense systems in marine invertebrates // Hypometabolism: Strategies of Survival in Vertebrates and Invertebrates. ISBN: 978-81-308-0471-2 / Ed. A. Nowakowska. Moscow: Caputa, 2011, P. 39–55.
- Ansaldi M., Sacristan H., Wider E. Does starvation influence the antioxidant status of the digestive gland of *Nacella concinna* in experimental conditions? // Comp. Biochem. Physiol. Part C: Toxicol. Pharmacol. 2007. V. 146. № 1–2. P. 118–123.
- Bhunja A.S., Mukherjee S., Bhunia N.S. et al. Immunological resilience of a freshwater Indian mollusk during aestivation and starvation // Aquacult. Rep. 2016. V. 3. P. 1–11.
- Gao L., Chen L., Song B. Effect of starvation and compensatory growth on feeding, growth and body biochemical composition in *Acipenser schrenckii* juveniles // J. Fish. China. 2004. V. 28. № 3. P. 279–284.
- Golovina I.V., Gostyukhina O.L., Andreyenko T.I. Specific metabolic features in tissues of ark clam *Anadara kagoshimensis* Tokunaga, 1906 (Bivalvia: Arcidae), a Black Sea invader // Russ. J. Biol. Invasions. 2016. V. 7. № 2. P. 137–145.
- Gostiukhina O.L., Golovina I.V. Comparative analysis of antioxidant complex of the Black Sea mollusks *Mytilus galloprovincialis*, *Anadara inaequivalvis* and *Crassostrea gigas* // Hydrobiol. J. 2013. V. 49. № 3. P. 77–84.
- Gostyukhina O.L., Soldatov A.A., Golovina I.V., Borodina A.V. Content of carotenoids and the state of tissue antioxidant enzymatic complex in bivalve mollusc *Anadara inaequivalvis* Br. // J. Evol. Biochem. Physiol. 2013. V. 49. № 3. С. 309–315.
- Goth L.A. A simple method for determination of serum catalase activity and revision of reference range // Clin. Chim. Acta. 1991. V. 196. № 2–3. P. 143–151.
- Hermes-Lima M., Storey K.B. Antioxidant defenses and metabolic depression in a pulmonate land snail // Am. J. Physiol., Regular, Integrated and Comp. Physiol. 1995. V. 268. № 6. P. 1386–1393.
- Husmann G., Abele D., Rosenstiel P. et al. Age-dependent expression of stress and antimicrobial genes in the hemocytes and siphon tissue of the Antarctic bivalve, *Laternula elliptica*, exposed to injury and starvation // Cell Stress and Chaperones. 2014. V. 19. № 1. P. 15–32.
- Manduzio H., Rocher B., Durand F. et al. The point about oxidative stress in mollusks: A review // ISJ. 2005. V. 2. P. 91–104.
- Marques A., Piló D., Araújo O. et al. Propensity to metal accumulation and oxidative stress responses of two benthic species (*Cerastoderma edule* and *Nephtys hombergii*): are tolerance processes limiting their responsiveness? // Ecotoxicology. 2016. V. 25. № 4. P. 664–676.
- Miyamoto Y., Iwanaga C. Effects of sulphide on anoxia-driven mortality and anaerobic metabolism in the ark shell *Anadara kagoshimensis* // J. Mar. Biol. Association UK. 2017. V. 97. № 2. P. 329–336.
- Moore M.N., Viarengo A., Donkin P., Hawkins A.J. Autophagic and lysosomal reactions to stress in the hepatopancreas of blue mussels // Aquat. Toxicol. 2007. V. 84. № 1. P. 80–91.
- Nishikimi M., Rao N.A., Yagi K. The occurrence of superoxide anion in the reaction of reduced phenazine methosulphate and molecular oxygen // Biochem. Biophys. Res. Commun. 1972. V. 46. № 2. P. 849–854.
- Novitskaya V.N., Soldatov A.A. Peculiarities of functional morphology of erythroid elements of hemolymph of the Bivalve mollusk *Anadara inaequivalvis*, the Black Sea // Hydrobiol. J. 2013. V. 49. № 6. P. 64–71.
- Nowakowska A., Swiderska-Kolacz G., Rogalska J., Caputa M. Antioxidants and oxidative stress in *Helix pomatia* snails during estivation // Comp. Biochem. Physiol. Part C: Toxicol. Pharmacol. 2009. V. 150. № 4. P. 481–486.
- Ohkawa H., Ohishi N., Yagi K. Assay for lipid peroxides in animal tissues by thiobarbituric acid reaction // Anal. Biochem. 1979. V. 95. № 2. P. 351–358.
- Paglia D., Valentine W. Studies on the quantitative and qualitative characterization of erythrocyte glutathione peroxidase // J. Lab. Clin. Med. 1967. V. 70. № 1. P. 158–169.
- Ramnanan C.J., Storey K.B. Glucose-6-phosphate dehydrogenase regulation during hypometabolism // Biochem. Biophys. Res. Com. 2006. V. 339. № 1. P. 7–16.
- Ramos-Vasconcelos G.R., Hermes-Lima M. Hypometabolism, antioxidant defenses and free radical metabolism in the pulmonate land snail *Helix aspersa* // J. Exp. Biol. 2003. V. 206. № 4. P. 675–685.
- Sidorov A.V., Maslova G.T. Antioxidant defense in the central nervous ganglions of mollusk *Lymnaea stagnalis* // Proc. Natl. Acad. Sci., Belarus, Biol. ser. 2009. № 1. P. 91–95.
- Shcherban S.A. Tissue peculiarities of the protein anabolism in bivalve mollusk *Anadara inaequivalvis* in norm, under food deficit and anoxia // Hydrobiol. J. 2012. V. 48. № 2. P. 21–29.
- Shikata T., Shimeno S. Effects of feed restriction and starvation on fatty acid synthesis and oxidation of glucose and alanine in carp hepatopancreas // Fish. Sci. Tokyo. 1997. V. 63. № 2. P. 301–303.
- Trevisan R., Mello D., Delapiedra G. et al. Gills as a glutathione-dependent metabolic barrier in Pacific oysters *Crassostrea gigas*: Absorption, metabolism and excretion of a model electrophile // Aquat. Toxicol. 2016. V. 173. P. 105–119.
- Zhang C.J., Liu J., Chen J.H. et al. Effects of starvation and refeeding on digestive enzyme activity and antioxidative capacity of razor clam (*Sinonovacula constricta*) // J. Fish. China. 2010. V. 34. № 7. P. 1106–1112.

The Effect of Starvation on the Antioxidant Complex of the Bivalve Mollusk *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) from the Black Sea

O. L. Gostyukhina^a and A. A. Soldatov^{a, b}

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

^b*Sevastopol State University, Sevastopol 299053, Russia*

The effect of 30-day starvation on the state of the antioxidant complex and lipid peroxidation in the tissues of the Black Sea bivalve mollusks *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) was studied. Mollusks were collected on a mussel and oyster farm near the village Katsiveli (the Southern coast of Crimea, the Black Sea) on April 2020. The mollusks were kept in aquariums with a closed water exchange system with biofiltration of water. The mollusks of the experimental group were not fed for 30 days. The activity of glutathione peroxidase, glutathione reductase, superoxide dismutase, catalase, the content of reduced glutathione and TBA-reactive products were determined. It was found that under fasting conditions the content of TBA-reactive products decreased in the hepatopancreas and the foot of the mollusk, and did not change in the gills. The most pronounced changes in the AO complex – an increase in all the studied parameters – were detected in the hepatopancreas. An increase only in the parameters of the antioxidant glutathione system was found in the foot, and an increase only in the activity of glutathione peroxidase and in the content of reduced glutathione was found in the gills. The results obtained in the study have shown a stable antioxidant-prooxidant balance in the bivalve mollusk *A. kagoshimensis* under starvation conditions.

Keywords: starvation, fasting (food deprivation), glutathione peroxidase, glutathione reductase, reduced glutathione, superoxide dismutase, catalase, lipid peroxidation, *Anadara kagoshimensis*

УДК 597.58

РАННИЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ КОВРОВОЙ СОЛЕИ *LIACHIRUS MELANOSPILOS* (BLEEKER, 1854) (PLEURONECTIFORMES: SOLEIDAE) ИЗ ЮЖНО-КИТАЙСКОГО МОРЯ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ ВЬЕТНАМ)

© 2023 г. А. М. Шадрин^{1, *}, А. В. Семенова^{1, 2}, Нгуен Тхи Хай Тхань³

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва 119899, Россия

²Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва 119333, Россия

³Приморское отделение Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг 650000, Вьетнам

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

Поступила в редакцию 06.05.2022 г.

После доработки 10.08.2022 г.

Принята к публикации 06.10.2022 г.

Представлены иллюстрации и морфологическое описание стадий раннего развития ковровой солей *Liachirus melanospilos*. Изучен период от позднего эмбриогенеза до завершения метаморфоза и перехода в ювенильное состояние. Материал для исследования получен из ихтиопланктонных сборов и инкубирован в лабораторных условиях при температуре около 24°C. Таксономическая идентификация проведена на основании секвенирования частичной последовательности митохондриального гена *COI*.

Ключевые слова: *Liachirus melanospilos*, Soleidae, икра, личинки, ДНК-баркодирование, таксономическая идентификация

DOI: 10.31857/S0134347523010072, **EDN:** LSRGRO

Вид *Liachirus melanospilos* (Bleeker, 1854) (Pleuronectiformes: Soleidae), или ковровая соля, распространена в юго-восточной части Индийского океана и западной части Тихого океана: от Индонезии на восток до Филиппин, на север до юга Японии и на юг до севера Австралии (Fricke et al., 2022).

Некоторые авторы (Voronina et al., 2016) считают род *Liachirus* монотипическим, другие включают в его состав два вида: *L. melanospilos* и *L. whitleyi* (Chabanaud, 1950) (Fricke et al., 2022; Froese, Pauly, 2022). В Южно-Китайском море отмечен только вид *L. melanospilos* (см.: Randall, Lim, 2000).

Семейство Soleidae объединяет около 175 видов, распределенных по 32 родам (Nelson et al., 2016). По данным Рэндалла и Лима (Randall, Lim, 2000), в Южно-Китайском море встречаются 33 вида из 13 родов. В соответствии с современными данными (Voronina et al., 2016; Hui, Grinang, 2020; Froese, Pauly, 2022) ихтиофауна Южно-Китайского моря представлена 13 родами и 38 видами.

Данные по морфологии эмбриональных и ранних личиночных стадий рыб важны для изучения закономерностей их развития и являются важнейшим инструментом для проведения ихтио-

планктонных исследований в различных направлениях — зоогеографическом, фаунистическом, промысловом и экологическом мониторингах. На фоне широкого биоразнообразия рыб, особенно в тропических районах, наблюдается заметный недостаток такой информации и особенно данных по эмбриональным и ранним личиночным стадиям развития. Определение видовой принадлежности икры и ранних личинок, имеющих минимальный набор признаков, является наиболее сложной задачей (Leis, 2015).

В настоящее время данные о морфологии ранних стадий развития представителей рода *Liachirus* в литературе отсутствуют. Информация о некоторых периодах раннего онтогенеза имеется приблизительно для 20 видов, принадлежащих к 14 родам: *Aesopia* (см.: Ikeda, Mito, 1988), *Austroglossus* (см.: Brownell, 1979; Wood, 2000), *Barnardichthys* (см.: Brownell, 1979), *Buglossidium* (см.: Russell, 1976), *Dicologlossa* (см.: Herrera et al., 2010), *Heteromycteris* (см.: Fraser, Smith, 1974; Brownell, 1979), *Microchirus* (см.: Russell, 1976; Marinaro, 1991b), *Monochirus* (см.: Olivar, Fortuño, 1991), *Pardachirus* (см.: Шадрин и др., 2022), *Pegusa* (см.: Дехник, 1973; Russell, 1976; Marinaro, 1991a), *Solea* (см.: Thangaraja, Ramamoorthi, 1982; Devauchelle et al., 1987; Marinaro, 1991a; Strydom

et al., 2015; Rodriguez et al., 2017), *Synaptura* (см.: Brownell, 1979; Ramanathan, Natarajan, 1979; Thompson et al., 2007), *Synapturichthys* (см.: Brownell, 1979), *Zebrias* (см.: Ikeda, Mito, 1988). Из 33 видов семейства Soleidae, представленных в Южно-Китайском море, лишь для четырех видов (*Solea ovata*, *Zebrias zebra*, *Aesopia cornuta*, *Pardachirus pavoninus*) опубликованы данные о морфологии ранних стадий развития.

Цель настоящей работы — описание морфологии стадий раннего развития *L. melanospilos*, видовой принадлежность которого определена с помощью метода баркодинга, и выделение морфологических признаков, имеющих значение при его таксономической идентификации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа с живым эмбриологическим материалом

Исследования были проведены в 1993–2020 гг. на базе Приморского Отделения Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра. Источником материала послужили ихтиопланктонные сборы, выполненные в акватории зал. Нячанг (Южно-Китайское море) в центральной части проливов между островами Че и Мьеу, Че и Там, Че и Мот, а также между островами Мот и Мун. Методика проведения планктонных сборов описана ранее (Шадрин и др., 2022).

Хронология фрагмента эмбрионального и личиночного развития *Liachirus melanospilos* представлена на основе наблюдений более чем за 20 экземплярами рыб, пойманными в 1994–1997 и 2015–2020 гг. Рисунки выполнены в 1994–1997 гг., фотоиллюстрации — в 2015–2020 гг. Молекулярно-генетический анализ проведен на одной особи.

За период исследований было предпринято несколько попыток выкармливания личинок исследованного вида. В результате лишь одна личинка прошла метаморфоз и достигла ювильной стадии. В остальных случаях питающиеся личинки погибли, не достигнув 8 сут после вылупления.

В качестве корма использовали планктон, собранный сетью из мельничного сита с ячей около 0.10–0.14 мм, позже около 0.15–0.18 мм, с последующим просеиванием через сито размером около 0.30 мм для задержания более крупных объектов, способных повредить личинок.

Измерения яиц выполнены в разные сезоны сбора материала и представлены как выборочное среднее со стандартной ошибкой. В качестве размеров предличинок и личинок приведена полная длина (*TL*), представленная в виде диапазона, характерного для соответствующей стадии.

Иллюстрации, измерения и морфологические описания стадий выполнены на живом материале.

Тотальную ДНК выделяли с использованием 5% раствора Chelex 100 (BIO-RAD) и протеиназы К (ДИАЭМ) согласно протоколу (см.: Frantini-Silva et al., 2015). Были получены частичные нуклеотидные последовательности первой субъединицы митохондриального гена цитохромоксидазы С (*COI*). При проведении ПЦР использовали универсальные праймеры FF2d и FR1d (Ivanova et al., 2007). Методики проведения ПЦР и секвенирования ДНК описаны ранее (Шадрин и др., 2022).

Для определения видовой принадлежности исследуемых образцов был выполнен поиск последовательностей, гомологичных полученной нами, в Международных базах данных GenBank (алгоритм BLAST) (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) и BOLD (www.boldsystems.org).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Частичная нуклеотидная последовательность длиной 569 п.н. *COI* мтДНК изученного нами образца была депонирована в GenBank (номер ON428314).

Сравнение с референсными последовательностями из базы GenBank показало сходство более 99.8% с тремя экземплярами *Liachirus melanospilos* из Южно-Китайского моря (KF573188.1, MW041874.1, KU945141.1) и с двумя образцами *Pardachirus pavoninus* (Lacepede, 1802) также из Южно-Китайского моря (EF607483.1, EF607484.1). Сиквенсы, представленные на сайте BOLD, полностью совпадали с последовательностями из GenBank, поэтому отдельное сравнение не проводилось. Характерно, что в базе GenBank имеются еще семь образцов *P. pavoninus* (AP006044.1, KJ433565.1, KF809410.1, KJ461620.1, MW041875.1, MK777670.1, MK777668.1), сходство которых с исследуемыми нами образцами составило около 83%.

Встречаемость в пробах

Икра *L. melanospilos* в небольшом количестве встречалась в пробах в течение всего времени проведения работ, но в феврале–апреле чаще — до 22 экз. за сезон, а в осенне-зимнее время — до 6. Общее количество икры рыб, пойманной за сезон работ, составляло приблизительно 5–7 тыс. осенью и 11–34 тыс. в зимне-весенний период. Максимальный дневной улов (на три пробы) яиц *L. melanospilos* составлял 8, 10 и 11 экз. в феврале и марте (20.02.2014, 15.03.1999 и 15.03.2000 соответственно).

Морфологическое описание стадий раннего развития *L. melanospilos*

Икра *L. melanospilos* имела хорошо выраженную положительную плавучесть. Яйцо с живым

эмбрионом, находящееся на глубине 5–7 см, при солености воды 32–34‰ и отсутствии дополнительной турбулентности занимало положение непосредственно под поверхностью воды в течение около 8–12 с.

Яйца правильной сферической формы, их диаметр составлял от 1.20 до 1.35 мм (1.29 ± 0.0107 , $n = 14$). Оболочка прозрачная, с характерной структурированностью всей внешней поверхности. Хорион формировал полигональные ячейки с 4–8 гранями (преимущественно с шестью гексагональными гранями) (рис. 1а–1г, 1е). Длина сторон граней многоугольников составляла от 0.008–0.025 мм (чаще 0.017–0.022 мм), высота — около 0.005 мм. Гомогенный несегментированный на гранулы бесцветный прозрачный желток содержал большое количество (более 50) мелких (диаметром 0.08–0.018 мм) бесцветных жировых капель. На исследованных стадиях развития подавляющее большинство жировых капель было сконцентрировано в одно скопление под средней частью зародыша (рис. 1а, 1д, 1е). Иногда встречались экземпляры, у которых одна или несколько жировых капель располагались обособленно от группы. Ткани зародышей всех отловленных экземпляров были прозрачны и бесцветны.

К началу исследования морфологического состояния эмбрионов в лаборатории все особи *L. melanospilos* находились на стадиях развития, близких к дифференцировке в осевой мезодерме 10–15 пар сомитов; пигментация соответствовала стадии “возраст ~27 ч до вылупления” (рис. 1а–1в).

Возраст ~27 ч до вылупления (д.в.) (рис. 1а, 1б). В боковых закладках осевой мезодермы выделялось около 13 пар сомитов. Были дифференцированы обонятельные плакоды, в слуховых и глазных плакодах начинали формироваться полости. Под задней частью тела зародыша был сформирован крупный, почти сферической формы, Купферов пузырек. Покровы зародыша были пигментированы множеством компактно сгруппированных коричневых меланофоров, которые распределялись почти равномерно по всему покровному слою зародыша. Плотность расположения меланофоров была немного выше непосредственно на теле зародыша, а на перидерме на небольшом участке в вентральной области желточного мешка они отсутствовали.

Возраст ~23.5 ч д.в. Начиналось обособление хвостовой почки, которое сопровождалось началом редукции Купферова пузырька. С этого момента он стал быстро уменьшаться в размерах, приобретал неправильную форму и исчезал в течение нескольких часов. В боковых закладках осевой мезодермы было сформировано 18–19 пар сомитов. Передние сомиты приобретали шевронообразную форму. Основной характер пигмен-

тации зародыша практически не менялся до вылупления.

Возраст ~16 ч д.в. (рис. 1д). Непигментированная область на вентральной части желточного мешка стала почти незаметной. К этому времени в теле зародыша выделилось около 28 мускульных сегментов. Эмбрион перешел в подвижное состояние, мускулатура туловища начала совершать едва заметные продольные движения, очень слабые сокращения сердца происходили с частотой около 1 раз/с.

Возраст ~12 ч д.в. (рис. 1е). В теле эмбриона выделилось приблизительно 32 мускульных сегмента. Каждые 1.0–1.5 мин в мускулатуре тела проходила волна сокращения, охватывавшая также туловищный и хвостовой отделы. Частота сердечных сокращений не изменилась, однако увеличилась их амплитуда. Общий характер распределения меланофоров не изменился. Непигментированное пятно на вентральной части желточного мешка почти исчезло. Площадь части меланофоров, расположенных преимущественно на теле эмбриона, увеличилась, они сформировали небольшие выросты.

Возраст ~3–6 ч после вылупления (п.в.) (рис. 2а), *TL* 2.3–2.6 мм. Вылупившиеся предличинки имели хорошо выраженную положительную плавучесть. Они были малоподвижными и, как правило, находились в неподвижном состоянии под поверхностной пленкой, касаясь ее задне-вентральной частью поверхности желточного мешка и нижней частью хвостового отдела протоптеригия. Выраженная реакция на свет отсутствовала. В теле насчитывалось 38–40 мускульных сегментов: 13–14 туловищных и 25–27 хвостовых. На уровне первых трех сегментов на желточном мешке с каждой стороны были видны бугорки скоплений клеточного материала — зачатки лопастей грудных плавников. Интенсивность пигментации, характер распределения меланофоров и их состав мало отличались от таковых у эмбриональных. Меланофоры коричневого цвета были почти равномерно распределены по покровному слою предличинки. Подавляющее большинство пигментных клеток имели компактную форму, однако количество клеток с выростами, заметно увеличилось. Анальное отверстие открывается в нижней части протоптеригия на границе его преанальной и постанальной частей. Мочевой пузырь сокращался и наполнялся с частотой 1 раз в 5–10 мин. На уровне 1–8-го сегментов пищеварительный тракт имел утолщенные стенки, нижняя часть делала плавный прогиб в глубину желтка. Перистальтика отсутствовала. В передней части предличинки был хорошо развит гидросинус.

Возраст ~15–18 ч п.в. (рис. 2б), *TL* 2.7–3.0 мм. В теле предличинки насчитывалось 36–37 мускульных сегментов: 11–12 туловищных и 25–26

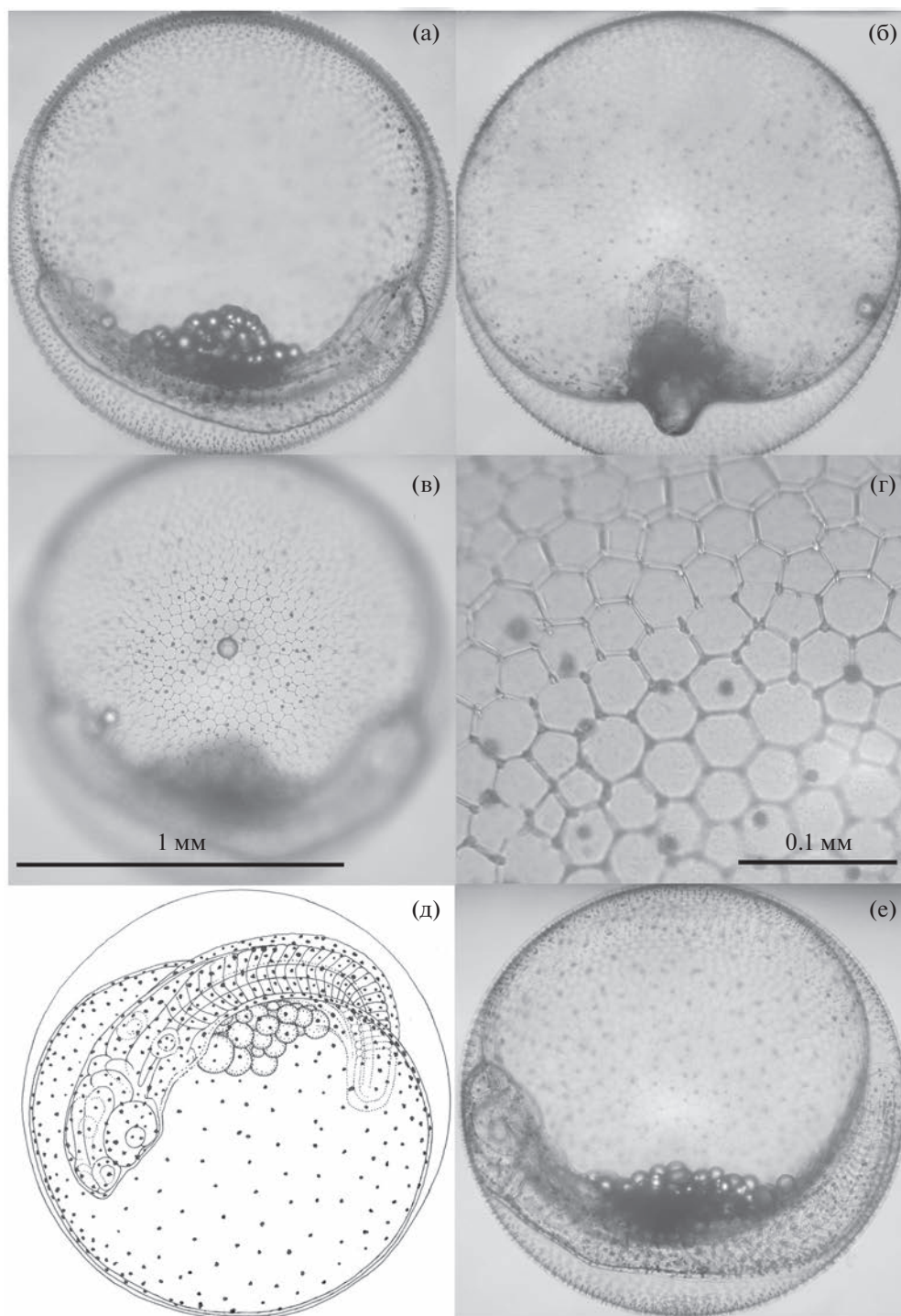


Рис. 1. Эмбриональное развитие *Liachirus melanospilos*: а – эмбрион внутри яйцевой оболочки, 27,4 ч до вылупления (фото); б – то же, вид головного отдела сверху (фото); в – поверхность яйцевой оболочки (фото); г – участок поверхности яйцевой оболочки на большем увеличении (фото); д – эмбрион внутри яйцевой оболочки, 16 ч до вылупления (рисунок); е – эмбрион внутри яйцевой оболочки, 12 ч до вылупления (фото).

хвостовых. Свободные лопасти зачатков грудных плавников располагались в области 1–3-го сегментов почти перпендикулярно латеральной стороне тела. Их основания занимали положение,

близкое к вертикальному. В состав клеток, определявших пигментацию, по-прежнему входили только коричневые меланофоры, причем большинство из них находились в компактном состо-

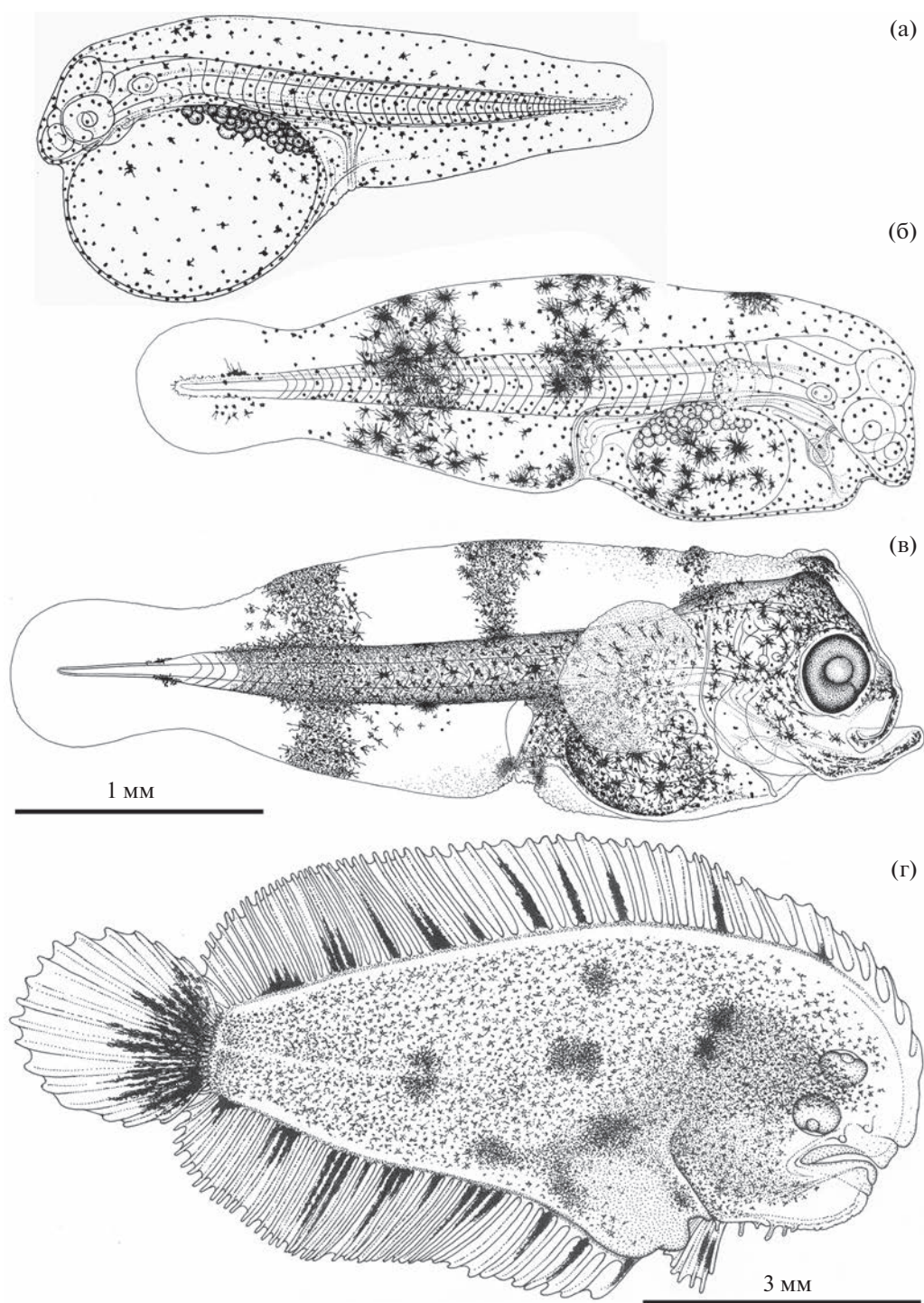


Рис. 2. Личиночное развитие *Liachirus melanospilos* (рисунок): а – предличинка, 3–6 ч после вылупления, 2.3–2.6 мм; б – предличинка, 15–18 ч после вылупления, 2.7–3.0 мм; в – личинка, 120 ч после вылупления, 3.6–3.8 мм; г – ювенильная особь ~24 сут после вылупления и 6 сут после перехода к бентосному образу жизни, *TL* ~ 11.0 мм. Области, окрашенные в красно-оранжевый цвет, выделены равномерным точечным пунктиром.

янии. Такие клетки располагались как на внутренней поверхности покровного слоя, так и на поверхности мускулатуры тела, отделов головного мозга и т.д. Уплощенные дендровидные мела-

нофоры с большим количеством тонких выростов разной длины, участвовали в пигментации латеральных областей желточного мешка, образуя скопление в виде большого пятна на верхней

части гидросинуса над 1–2-м мускульным сегментом. Они располагались на внутренней стороне перидермы и формировали два довольно широких поясковых скопления на границе туловищного и хвостового отделов (сегменты 7–15) и в середине хвостового отдела (сегменты 20–28). Предличинки имели слабоположительную или нейтральную плавучесть и большую часть времени находились в неподвижном состоянии под поверхностью воды или во взвешенном состоянии в толще, проплывая 1–3 см каждые 1–5 мин.

Возраст ~3 сут п.в., *TL* 3.2–3.5 мм. В теле предличинки насчитывалось 35–36 мускульных сегментов: 10–11 туловищных и приблизительно 25 хвостовых. Предличинки имели почти нейтральную плавучесть и сохраняли относительно низкую подвижность, проплывая 1–3 см каждые 20–40 с; остальное время они находились в состоянии покоя; появилась положительная реакция на источник света. Усилилась интенсивность пигментации. Большинство меланофоров приобрели дендровидную форму. Среди коричневых пигментных клеток появились черные. Желток был резорбирован на 80–90%. Жировые капли сохранились, их количество уменьшилось, но размер несколько увеличился. Были хорошо дифференцированы желудок и отделы кишечника. К передней части остатка желтка примыкал зачаток печени с хорошо заметным бесцветным желчным пузырем. Свободные лопасти зачатков грудных плавников и челюстной аппарат были неподвижны. Перистальтика отсутствовала.

Возраст ~5 сут п.в. (рис. 2в), *TL* 3.6–3.8 мм. В теле личинки насчитывалось 33–35 мускульных сегментов: 10 туловищных и 23–25 хвостовых. Плавучесть была слабо отрицательной, заметно увеличилась плавательная активность и сильно усложнилась траектория плавания. Челюстной аппарат и свободные лопасти грудных плавников были хорошо дифференцированы и приобрели подвижность. Личинки периодически останавливались, S-образно изгибали тело и совершали броски, направленные в сторону потенциальных объектов питания, сопровождавшиеся хватательными движениями челюстей.

Зачаток печени располагался в передне-вентральной части полости тела сразу за клейтрумом и примыкал спереди к изгибу желудка. Верхней частью печень частично охватывала крупный желчный пузырь, заполненный желто-зеленым секретом. У некоторых особей можно было заметить остаток желтка с жировыми каплями, который примыкал к печени также сзади. Жировые капли располагались примерно на том же месте, что и на ранних стадиях, — в верхней части полости тела перед началом прямой кишки. В периодические волны перистальтических сокращений были вовлечены все участки пищеварительного

тракта. В составе пигментирующих клеток преобладали коричневые меланофоры, создававшие соответствующий основной цветовой фон, но практически повсеместно среди них присутствовало довольно большое число черных меланофоров. Подавляющее большинство пигментных клеток имели дендровидную форму. Увеличилась интенсивность пигментации, однако характер распределения клеток принципиально не изменился. Сформировалось отчетливое скопление в покровах над средним мозгом. Усилилась пигментация поверхности отделов мозга, особенно среднего, а также элементов челюстного аппарата и жаберных крышек. Меланиновая пигментация глаз в проходящем свете придает им абсолютно черную окраску, а гуаниновая проявляется металлическим блеском в отраженном свете.

Возраст ~18 сут п.в. Переход от пелагического образа жизни к бентосному. Личинка почти все время проводила лежа на левом боку на дне; кормилась преимущественно в таком положении, лишь изредка поднималась над дном при плавании.

Возраст ~24 сут п.в. (рис. 2г), *TL* ~ 11.0 мм. В спинном плавнике малька насчитывали 61 луч, в анальном — 46 лучей, в брюшных плавниках — по 5 лучей (D61 A46 V5). Грудные плавники были полностью редуцированы. Пигментация правой верхней стороны тела живого малька была сложной, в окраске присутствовали разные оттенки коричневого, красного и черного цвета. По всей длине оснований спинного и анального плавников тянулось по узкой полосе красно-оранжевого цвета. Область, равномерно окрашенная в такой же цвет, охватывала участок над брюшной полостью, а также правую и центральную части поверхности головы примерно до уровня заднего края глаз (на рисунке выделена равномерным точечным пунктиром). Большая часть площади правой стороны тела была относительно равномерно покрыта мелкими темно-коричневыми и черными меланофорами. Черных меланофоров было значительно меньше, в некоторых местах они формировали несколько хорошо выраженных скоплений в виде темных пятен. Значительное количество лучей во всех непарных плавниках было частично окрашено темно-коричневым пигментом. Пигментированный луч всегда был окрашен в проксимальной части и окраска распространялась в дистальном направлении в разной степени. Задняя папилла на правой нижней стороне головы была окрашена в красно-оранжевый цвет, остальные папиллы были бесцветными. Слепая левая сторона тела малька была непигментированной — светлой с серо-бежевым оттенком.

ОБСУЖДЕНИЕ

В базе данных GenBank под видовым названием *Pardachirus pavoninus*, очевидно, размещены последовательности, принадлежащие как этому виду, так и виду *Liachirus melanospilos*, что связано с часто встречающейся в последнее время некорректной таксономической идентификацией объектов (Collins, Cruickshank, 2013). При этом взрослые особи *L. melanospilos* и *P. pavoninus* достаточно хорошо различаются по морфологическим признакам и окраске (Okiyama, 1988; Matsunuma et al., 2011; Voronina et al., 2016; Froese, Pauly, 2022) и их определение не является очень сложной задачей. Ранее была опубликована работа по раннему развитию *P. pavoninus* (Шадрин и др., 2022), таксономическая идентификация которого была подтверждена более чем 99% сходством с референсными гаплотипами из GenBank и BOLD (Satoh et al., 2016; Thu et al., 2019, и др.). Число лучей в непарных плавниках ювенильных особей и сегментная формула личинок, полученных в экспериментальных условиях, соответствовали характеристикам данного вида, что является морфологическим подтверждением правильности определения. Ювенильная особь и личинки, исследованные в настоящей работе, также соответствовали видовым признакам, известным для *L. melanospilos* (см. Okiyama, 1988; Voronina et al., 2016; Froese, Pauly, 2022), и отличаются от таковых *P. pavoninus* (Шадрин и др., 2022). Сходство нуклеотидной последовательности образца, исследованного в данной работе, и *P. pavoninus* (MW380722) из статьи Шадрин с соавторами (2022) составляет 82.6% и свидетельствует о том, что эти два представителя семейства Soleidae очень хорошо дифференцированы по митохондриальному гену *COI*. Кроме того, в GenBank имеются три референсных образца *L. melanospilos*, представленные тремя независимыми коллективами исследователей (Gong et al., 2015; Chang et al., 2017; Truong et al., 2020), и два образца, совпадающие с ними, депонированные одним автором (Zhang, 2011) под названием *P. pavoninus*. В данной публикации (Zhang, 2011) представлен фотоснимок, который, несмотря на значительную вариативность окраски у *L. melanospilos* (Matsunuma et al., 2011; Voronina et al., 2016; Froese, Pauly, 2022), не оставляет сомнений, что авторами исследован не *P. pavoninus*, а *L. melanospilos*. Таким образом, объектом нашего исследования является *L. melanospilos*, а два гаплотипа, депонированные в базу данных GenBank под номерами EF607483.1 и EF607484.1 (Zhang, 2011) под видовым названием *P. pavoninus*, определены ошибочно и принадлежат *L. melanospilos*.

Нерест большинства пелагофилов в районе проведения работ происходит перед восходом солнца в 4–5 ч и сразу после его захода в 18–19 ч.

В пробах, собранных в течение большого количества сезонов, икра *L. melanospilos* встречалась только на стадиях 10–15 пар сомитов, близко предшествующих началу обособления хвостовой почки. Нерест исследованного вида в районе проведения работ предположительно происходит один раз в сутки и только вечером. При наличии утреннего нереста в уловах планктона, вероятно, присутствовали бы особи *L. melanospilos* как на очень ранних стадиях в возрасте нескольких часов, так и на значительно более поздних стадиях, чем наблюдалось, так как продолжительность инкубационного периода этого вида заметно больше суток.

Таким образом, инкубационный период у *L. melanospilos* ориентировочно составляет около 45 ч, что сопоставимо с результатами исследований других Soleidae. В частности, эмбриональный период у *Dagetichthys marginatus* при температуре 19° составляет 42–49 ч (Thompson et al., 2007), у *Solea senegalensis* при 17–21° – 36–42 ч (Sarasquete et al., 2019), у *S. solea* при 13°C ~3.5 сут (Lagardère, Troadec, 1997), а у *P. pavoninus* при ~24°C – 46–49 ч (Шадрин и др., 2022).

Диаметр яиц у *L. melanospilos* близок к средним значениям данного показателя у других видов этого семейства (Nichols, 1976; Russell, 1976; Brownell, 1979; Ikeda, Mito, 1988; Marinaro, 1991a, 1991b; Olivar, Fortuño, 1991; Sarasquete et al., 2019), однако значительно больше, чем у подавляющего большинства рыб (0.6–0.8 мм), встречающихся в пробах в районе проведения работ. По характерной структурированности поверхности яйцевых оболочек икра *L. melanospilos* хорошо отличается от икры у большинства рыб. Объем данных о строении яиц у разных видов рыб очень ограничен, но известно, что похожие яйцевые оболочки в настоящее время описаны, как минимум, еще у 10 представителей ихтиофауны Индо-Пацифики.

Подобная структура хориона отмечена у некоторых видов из семейств Aulopidae (см. Ikeda, Mito, 1988), Synodontidae (Ikeda, Mito, 1988; Nguyen, 2001; Shao et al., 2001), Uranoscopidae (Ikeda, Mito, 1988; Shao et al., 2001), Pleuronectidae (Hirai, 1993) и Soleidae (Ikeda, Mito, 1988). В Южно-Китайском море известны два представителя Soleidae – *Aesopia cornuta* и *Zebrias*, имеющие похожие оболочки. Эти виды близки к *L. melanospilos* по размеру яиц, но шестиугольники, формируемые их хорионом, значительно крупнее, их стороны более чем в 2 раза длиннее. Икра, известная для видов семейства Uranoscopidae, заметно крупнее, чем у *L. melanospilos* (Ikeda, Mito, 1988); у представителей Aulopidae и Synodontidae яйца без жировых капель. Для них также характерны очень слабая пигментация эмбриона и отсутствие пигментных клеток на желточном мешке на всех стадиях его существования. У очень близких по размеру и структу-

ре хориона яиц *Pleuronichthys cornutus* (Pleuronectidae) из Южно-Китайского моря (Randall, Lim, 2000) в желтке имеется только одна жировая капля (Hirai, 1993). В желтке яиц *L. melanospilos* содержится большое число довольно мелких жировых капель, что также характерно практически для всех изученных представителей Soleidae. Единственное известное исключение составляет *Heteromycteris capensis*, яйца которого по данным Броунелла (Brownell, 1979) вообще не содержат жировых капель. У *L. melanospilos*, как и у большинства видов семейства, яйца с гомогенным желтком (Шадрин и др., 2022; Brownell, 1979; Ikeda, Mito, 1988; Marinaro, 1991a, 1991b), но у некоторых видов желток сегментирован по периферии (Russell, 1976; Olivar, Fortuño, 1991).

На эмбриональных стадиях у *L. melanospilos* имеются характерные особенности в структуре яйцевых оболочек, а именно в количестве, размере и расположении жировых капель в желтке и пигментации эмбриона, которые позволяют достаточно легко идентифицировать икру данного вида.

Число мускульных сегментов у личинок рыб связано с видоспецифичной дефинитивной позвонковой формулой и является важнейшим признаком при их таксономической идентификации. Становление сегментной формулы в раннем развитии *L. melanospilos* имеет характерную для многих видов динамику. В течение эмбрионального периода число мускульных сегментов увеличивается до максимального значения и составляет 38–40 (13–14 туловищных и 25–27 хвостовых) у только что вылупившихся предличинок. Менее чем через сутки оно уменьшается до 36–37 (11–12 туловищных и 25–26 хвостовых), а с переходом на внешнее питание — до 33–35 (10 туловищных и 23–25 хвостовых), что соответствует числу позвонков 33–34 у взрослых особей этого вида (Okuyama, 1988; Froese, Pauly, 2022). Уменьшение общего числа сегментов, очевидно, происходит за счет редукции границ терминальных хвостовых, а туловищных — за счет смещения задней границы полости тела в процессе развития и дифференцировки ее органов относительно сегментов тела. Для многих изученных видов Soleidae в норме характерно 9–10 туловищных позвонков (Fraser, Smith, 1974; Nichols, 1976; Brownell, 1979; Randall, Bartsch, 2005; Randall, Gon, 2006; Vachon et al., 2008; Voronina et al., 2016). С завершением дифференцировки пищеварительной системы до функционального состояния число миомеров туловищного отдела у личинок *L. melanospilos*, по-видимому, достигло дефинитивного, что наблюдалось и у других изученных Soleidae на этих стадиях развития, в частности, у *Pegusa lascaris* (см.: Russell, 1976), *Barnardichthys fulvomarginatus*, *Heteromycteris capensis*, *Austroglossus microlepis* (см.: Brownell, 1979), *Dicologlossa cuneata* (см. Lagardère, Aboussouan, 1981),

Microchirus ocellatus (см. Olivar, Fortuño, 1991) и *Pardachirus pavoninus* (Шадрин и др., 2022). Лейс и Карсон-Эварт (Leis, Carson-Ewart, 2000) при характеристике личинок Soleidae приводят сегментную формулу для туловищного отдела с гораздо более широким диапазоном (4–20), однако обнаружить в литературе конкретные примеры видов с такими сильными отклонениями по числу туловищных позвонков от 9–10 не удалось.

Окраска взрослых *L. melanospilos* очень вариабельна: это точки и пятна разного размера и формы, различающиеся оттенками черного и коричневого цветов (Matsunuma et al., 2011; Voronina et al., 2016; Froese, Pauly, 2022). Очевидно, что окраска подрощенной в экспериментальных условиях до малька особи (возраст 24 сут п.в, TL 11.0 мм) далека от любого из представленных вариантов дефинитивной окраски, за исключением одного общего для большинства взрослых *L. melanospilos* признака — темных радиальных штрихов разной длины на непарных плавниках.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы очень признательны дирекции и сотрудникам Приморского отделения Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра за помощь в организации и проведении этих исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дехник Т.В. Ихтиопланктон Черного моря. Киев: Наукова думка. 1973. 235 с.
- Шадрин А.М., Семенова А.В., Нгуен Т.Х.Т. Раннее развитие *Pardachirus pavoninus* (Soleidae) из Южно-Китайского моря (Центральный Вьетнам), идентифицированного с помощью метода ДНК-баркодинга // Вopr. ихтиологии. 2022. Т. 62. № 1. С. 100–116.
- Brownell C.L. Stages in the early development of 40 marine fish species with pelagic eggs from the Cape of Good Hope // Ichthyol. Bull. J.L.B. Smith Inst. Ichthyol. 1979. V. 40. P. 1–84.
- Chang C.H., Shao K.T., Lin H.Y. et al. DNA barcodes of the native ray-finned fishes in Taiwan // Mol. Ecol. Resour. 2017. V. 17. P. 796–805.

- Collins R.A., Cruickshank R.H. The seven deadly sins of DNA barcoding // *Mol. Ecol. Resour.* 2013. V. 13. P. 969–975.
- Devauchelle N., Alexandre J.C., Le Corre N., Letty Y. Spawning of sole (*Solea solea*) in captivity // *Aquaculture*. 1987. V. 66. № 2. P. 125–147.
- Frantini-Silva W., Sofia S.H., Orsi M.L., Almeida F.S. DNA barcoding of freshwater ichthyoplankton in the Neotropics as a tool for ecological monitoring // *Mol. Ecol. Resour.* 2015. V. 15. P. 1226–1237.
- Fraser T.H., Smith M.M. An exterilium larval fish from South Africa with comments on its classification // *Copeia*. 1974. V. 1974. № 4. P. 886–892.
- Fricke R., Eschmeyer W.N., Van der Laan R. Eschmeyer's catalog of fishes: Genera, species references. <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Electronic version accessed 01.05.2022.
- Froese R., Pauly D. FishBase. World Wide Web electronic publication. 2022. www.fishbase.org
- Gong L., Shi W., Wang S.Y., Kong X.Y. The complete mitochondrial genome of *Liachirus melanospilos* (Pleuronectiformes: Soleidae) // *Mitochondrial DNA*. 2015. V. 26. P. 732–733.
- Herrera M., Hachero-Cruzado I., Naranjo A., Mancera J.M. Organogenesis and histological development of the wedge sole *Dicologlossa cuneata* M. larva with special reference to the digestive system // *Rev. Fish Biol. Fish.* 2010. V. 20. P. 489–497.
- Hirai A. Fine structure of the egg membranes in four species of Pleuronectinae // *Jpn. J. Ichthyol.* 1993. V. 40. P. 227–235.
- Hui T.H., Grinang J. *Typhlachirus lipophthalmus*, a rare eyeless sole from Borneo (Teleostei: Soleidae) // *Ichthyol. Explor. Freshwaters*. 2020. V. 1150. P. 1–8.
- Ikeda T., Mito S. Pelagic fish eggs // An atlas of the early stage fishes in Japan / Ed. M. Okiyama. Tokyo: Tokai Univ. Press. 1988. P. 999–1083.
- Ivanova N.V., Zemlak T.S., Hanner R.H., Hebert P.D. Universal primer cocktails for fish DNA barcoding // *Mol. Ecol. Notes*. 2007. V. 7. P. 544–548.
- Lagardère F., Aboussouan A. Développement du céteau, *Dicologlossa cuneata* (Moreau, 1881) (Pisces, Pleuronectiformes, Soleidae): II. — Description des larves // *Cybi-um*. 1981. V. 5. P. 53–72.
- Lagardère F., Troadec H. Age estimation in common sole *Solea solea* larvae: validation of daily increments and evaluation of a pattern recognition technique // *Mar. Ecol.: Prog. Ser.* 1997. V. 155. P. 223–237.
- Leis J.M. Taxonomy and systematics of larval Indo-Pacific fishes: a review of progress since 1981 // *Ichthyol. Res.* 2015. V. 62. P. 9–28.
- Leis J.M., Carson-Ewart B.M. The larvae of Indo-Pacific coastal fishes: An identification guide to marine fish larvae. Fauna Malesiana Handbooks. № 2. Brill. Leiden: 2000. 850 p.
- Marinero J.Y. Eggs and larvae in some species of the genus *Solea* (Pisces, Soleidae) of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean // *Boll. Zool.* 1991a. V. 58. № 2. P. 163–169.
- Marinero J.Y. Eggs of the *Microchirus* species (Soleidae) from the Bay of Algiers // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 1991b. V. 71. № 1. P. 117–125.
- Matsunuma M., Motomura H., Matsuura K. et al. Fishes of Terengganu, East coast of Malay Peninsula, Malaysia. National Museum of Nature and Science; Universiti Malaysia Terengganu and Kagoshima University Museum. 2011. 251 p.
- Nelson J.S., Grande T.C., Wilson M.V.H. Fishes of the World: 5th ed. Hoboken, N. J., USA: John Wiley and Sons. 2016. 752 p.
- Nguyen D.V. Composition, abundance and distribution of fish eggs and larvae in the South China Sea, Area IV: Vietnamese waters // *Proc. 4th Tech. Sem. Mar. Fish. Resour. Surv. South China Sea, Area IV: Vietnamese waters*, 18–20 September 2000. Bangkok, Thailand: Southeast Asian Fisheries Development Center. 2001. P. 94–145.
- Nichols J.H. Soleidae of the Eastern North Atlantic // *Fiches d'identification du zooplancton*. 1976. V. 150/151. 10 p.
- Okiyama M. Soleidae // An atlas of early stages of fishes in Japan / Ed. M. Okiyama. Tokyo: Tokai Univ. Press. 1988. P. 956–959. (яп. яз.).
- Olivar M.P., Fortuño J.M. Guide to ichthyoplankton of the southeast Atlantic (Benguela Current Region) // *Sci. Mar.* 1991. V. 55. № 1. P. 1–383.
- Ramanathan N., Natarajan R. Flat fish eggs, larvae and their development // *Aquaculture*. 1979. V. 18. № 4. P. 349–366.
- Randall J.E., Bartsch P. Two new soleid fishes of the genus *Aseraggodes* from Micronesia, with a record of *A. smithi* from Palau // *Micronesica*. 2005. V. 38. № 1. P. 25–139.
- Randall J.E., Gon O. Review of the soles of the genus *Aseraggodes* of the Western Indian Ocean, with descriptions of three new species // *Isr. J. Zool.* 2006. V. 51. P. 165–190.
- Randall J.E., Lim K.K.P. A checklist of the fishes of the South China Sea // *Raffles Bull. Zool. Suppl.* № 8. 2000. P. 569–667.
- Rodriguez J.M., Alemany F., Garcia A. A guide to the eggs and larvae of 100 common Western Mediterranean Sea bony fish species. Rome: FAO. 2017. 242 p.
- Russell F.S. The eggs and planktonic stages of British marine fishes. London: Acad. Press. 1976. 524 p.
- Sarasquete C., Gisbert E., Ortiz-Delgado J.B. Embryonic and larval ontogeny of the Senegalese sole, *Solea senegalensis*: normal patterns and pathological alterations // *The biology of sole* / Eds J.A. Muñoz-Cueto, E. Mañanós, J. Sanchez-Vázquez. Boca Raton: CRC Press. 2019. P. 216–252.
- Satoh T.P., Miya M., Mabuchi K., Nishida M. Structure and variation of the mitochondrial genome of fishes // *BMC Genomics*. 2016. V. 17. № 1. P. 1–20.
- Shao K.T., Yang R.S., Chen K.C., Lee Y.S. An identification guide of marine fish eggs from Taiwan. Taipei: Inst. Zool. Acad. Sin. 2001. 176 p.
- Strydom N.A., Coetzer C.J., Patrick P. The complex early life history of a marine estuarine-opportunist fish species, *Solea turbynei* (Soleidae) from temperate South Africa // *Sci. Mar.* 2015. V. 79. № 2. P. 169–178.

- Thangaraja M., Ramamoorthi K. Laboratory rearing of eggs and larvae of the flatfish *Solea ovata* Rich // Indian J. Mar. Sci. 1982. V. 11. P. 273–275.
- Thompson E., Strydom N.A., Hecht T. Larval development of *Dagetichthys marginatus* (Soleidae) obtained from hormone-induced spawning under artificial rearing conditions // Sci. Mar. 2007. V. 71. № 3. P. 421–428.
- Thu P.T., Huang W.C., Chou T.K. et al. DNA barcoding of coastal ray-finned fishes in Vietnam // PloS One. 2019. V. 14. Art. ID e0222631.
- Truong O.T., Pham P.T., Dang B.T. Species diversity and molecular phylogeny of flatfish (Pleuronectiformes: Pleuronectoidei) – implication to climate change // Proc. 3rd Int. Conf. Sustainable Agric. Environ. Nov. 18, 2020. Ho Chi Minh: Nong Lam University. P. 94–105.
- Vachon J., Chapleau F., Desoutter-Meniger M. Révision taxinomique du genre *Solea* et réhabilitation du genre *Barnardichthys* (Soleidae; Pleuronectiformes) // Cybium. 2008. V. 32. P. 9–26.
- Voronina E.P., Prokofiev A.M., Prirodina V.P. Review of the flatfishes of Vietnam in the collection of Zoological Institute, Saint Petersburg // Proc. Zool. Inst. RAS. 2016. V. 320. № 4. P. 381–430.
- Wood A.D. The description of *Austroglossus pectoralis* (Teleostei: Soleidae) larvae from the south-east coast of South Africa // Sci. Mar. 2000. V. 64. № 4. P. 387–392.
- Zhang J.B. Species identification of marine fishes in China with DNA barcoding // Evidence-Based Complementary Altern. Med. 2011. Art. ID 978253.

Early Developmental Stages of the Carpet Sole *Liachirus melanospilos* (Bleeker, 1854) (Pleuronectiformes: Soleidae) from the South China Sea (Central Vietnam)

A. M. Shadrin^a, A. V. Semenova^{a, b}, and Nguyen Thị Hai Thanh^c

^aLomonosov Moscow State University, Moscow 119899, Russia

^bVavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow 119333, Russia

^cCoastal Branch of the Joint Russian – Vietnamese Tropical Science and Technology Research Center, Nha Trang 650000, Vietnam

Late embryonic and larval development of the carpet sole *Liachirus melanospilos* was followed until completion of metamorphosis and transition to the juvenile state. Illustrations and morphological descriptions of the early developmental stages are presented. The material of *L. melanospilos* was obtained from ichthyoplankton samples (Central Vietnam) and incubated under laboratory conditions at a temperature of about 24°C. Taxonomic identification of the species was carried out based on the analysis of a partial sequence of the mitochondrial cytochrome c oxidase subunit 1 (*COI*) gene.

Keywords: *Liachirus melanospilos*, Soleidae, eggs, larvae, DNA barcoding, taxonomic identification

УДК 541.183.5

ОЦЕНКА ПРОСТРАНСТВЕННОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ УСЛОВИЙ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ ТИХООКЕАНСКОЙ УСТРИЦЫ *MAGALLANA GIGAS* (THUNBERG, 1793) С ПОМОЩЬЮ МОДЕЛИ УПРАВЛЕНИЯ МАРИФЕРМАМИ FARM В БУХТЕ ВОЕВОДА (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

© 2023 г. С. В. Катрасов¹, *, А. Н. Бугаец¹, В. В. Жариков¹

¹Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

*e-mail: sergey_katrasov@mail.ru

Поступила в редакцию 13.05.2022 г.

После доработки 06.07.2022 г.

Принята к публикации 06.10.2022 г.

В настоящем исследовании с помощью модели управления ресурсами аквакультуры на фермах FARM (Farm Aquaculture Resource Management) рассчитана потенциальная продуктивность плантаций устрицы *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) (Bivalvia: Ostreidae) в б. Воевода (Японское море, зал. Петра Великого, о-в Русский). При расчете продуктивности садковых и придонных плантаций *M. gigas* использовали полученные ранее результаты численного моделирования динамики гидрологических параметров бухты с помощью открытого программного комплекса Delft3D-Flow с учетом притока пресной воды в бухту в 1990–2019 гг. Для демонстрации неоднородности условий выращивания *M. gigas* были выбраны три участка размером 100 × 100 м, расположенные в бухтах Круглая и Мелководная, а также в центральной части б. Воевода. Для каждого участка выполнено моделирование 28 периодов выращивания, продолжительностью 22 мес. каждый. Выбраны максимальные значения урожайности устрицы на второй год выращивания, выраженные в тоннах общей сырой массы, и представлены гистограммы распределения для каждого района. Показано, что по гидрологическим и биологическим показателям условия выращивания даже в небольшой по размерам б. Воевода неоднородны. Установлено, что вариабельность продуктивности *M. gigas* связана преимущественно с крайней неравномерностью перераспределения первичной продукции в б. Воевода под воздействием гидродинамических факторов.

Ключевые слова: марикультура, моделирование, продуктивность, *Magallana gigas*

DOI: 10.31857/S0134347523010059, **EDN:** LRWITV

Успешное функционирование хозяйств марикультуры возможно только при комплексном учете условий культивирования, что позволяет уже на стадии проектирования обосновать как выбор технологии выращивания гидробионтов, так и местоположение плантаций (Гаврилова, Кучерявенко, 2011; Гаврилова, 2012; Гаврилова, Кондратьева, 2015; Гаврилова, Ким, 2016). Продуктивность культивирования гидробионтов определяется физическими, химическими и биологическими параметрами окружающей среды. Прежде всего это концентрация растворенного кислорода и питательных веществ в водных массах, переносимых локальными морскими течениями. Выводы о пригодности акватории для выращивания того или иного вида, как правило, делают на основе данных сети мониторинга Росгидромета, плотность которой в прибрежной зоне зал. Петра Великого недостаточна для обоснования

широкомасштабного развития марикультуры в данном районе (Гаврилова, Ким, 2016).

Методики оценки потенциала акваторий для развития марикультуры, основанные на режимной гидрометеорологической информации и средних для акваторий значениях океанографических показателей (Гайко, 2017), содержат допущения, ограничивающие объективный анализ возможности устойчивого развития марикультуры и эффективного использования ресурсов прибрежных зон. Поскольку условия выращивания могут различаться даже в небольших бухтах, подобные расчеты не дают полного представления о пространственной дифференциации продуктивных возможностей акватории, а также о локальных рисках культивирования гидробионтов.

Дополнительные натурные исследования позволяют сделать выводы о текущем состоянии среды, планктона и бентоса, однако возможности подобных съемок достаточно ограничены, а из-за кратко-

временности они не могут улучшить точность статистических характеристик гидродинамического и биогеохимического режима акваторий. Привлечение данных дистанционного зондирования и использование различных геостатистических моделей могут повысить точность фиксации границ распространения параметров в определенный момент времени. Однако для комплексного анализа динамики основных факторов, определяющих устойчивость культивирования и возможность развития ферм с учетом рисков, обусловленных флуктуациями параметров среды, подобной информации во многих случаях недостаточно.

Перспективы гидробиологических исследований в области марикультуры, как и получение новых экспериментальных данных, связаны с развитием математических моделей, в которых были бы учтены все имеющиеся сведения по каждой акватории и конкретному объекту выращивания.

В современной стратегии комплексного управления хозяйствами марикультуры используется понятие приемной емкости (carrying capacity) (Nobre et al., 2005; McKindsey et al., 2006), которая включает четыре иерархические категории: физическую, продукционную, экологическую и социальную. Из них в настоящей работе рассмотрены первые две. Физическая емкость — географически выделенная часть акватории, подходящая по абиотическим свойствам (гидродинамический и гидрохимический режимы) для определенных объектов культивирования и типов аквакультуры. Она может быть установлена с помощью комбинации гидродинамических моделей, обеспечивающих гидрологическую информацию о районе размещения ферм. Продукционная емкость — максимально возможное количество продукции при культивировании конкретных видов. К настоящему времени накоплен большой опыт в области биогеохимического моделирования параметров, определяющих продуктивность хозяйств марикультуры. Обобщение, анализ, а также визуализация результатов гидродинамического и биогеохимического моделирования проводятся с помощью географических информационных систем (ГИС).

В связи с этим актуальной задачей является зонирование акваторий на основе данных комплексных исследований с привлечением результатов гидродинамического и биогеохимического моделирования, позволяющее объективно учесть условия культивирования гидробионтов. В локальном масштабе участков марикультуры несомненный интерес представляет оценка пространственной неоднородности условий культивирования, обеспечивающая мотивированный выбор конкретных мест донного выращивания и размещения установок с учетом эффективности производства и рисков, возникающих в результате воз-

действия неблагоприятных гидрометеорологических факторов. Данное исследование посвящено методическим и практическим подходам к решению обозначенных выше задач.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Б. Воевода, площадь которой составляет около 4 км², расположена в юго-западной части о-ва Русский (зал. Петра Великого, Японское море) (рис. 1). Ее акватория включает две бухты второго порядка — б. Круглую (1.6 км²) и б. Мелководную (2.4 км²). Климат в районе исследований умеренный, муссонный. Зимой северные ветра обуславливают холодную ясную погоду, летом преобладают южные ветра. Преимущественным направлением ветров является северное (37%). По данным метеостанции “Владивосток” (31960) Приморского УГМС за период моделирования (1989–2019 гг.) средняя скорость ветра составляла 5.8 м/с, максимальная — 36.0 м/с. Среднегодовое количество осадков составляет 848 мм; среднемесячная относительная влажность воздуха варьирует от 58 до 91%; минимальная, максимальная и средняя температура воздуха характеризуются величинами –25.2, 32.8 и 9.2°C соответственно.

Водообмен в б. Воевода определяется циклонической циркуляцией течений, средняя величина прилива составляет 0.2 м с максимальной амплитудой 0.43 м (Барабанщиков и др., 2015). Рельеф дна большей части б. Мелководная очень пологий, без резких перепадов. Подводные береговые склоны подразделяются на равнины и участки с более широкой амплитудой рельефа и контрастными геоморфологическими формами. На входе в бухту находятся небольшие по площади валунно-глыбовые развалы с хорошо выраженными склонами (Барабанщиков и др., 2015).

Площадь водосбора б. Воевода, составляющая 23.59 км² (17.18 км² — р. Русская), покрыта густым широколиственным лесом. Почвенный покров представлен буроземами (Иванов, 1976), гидрологический режим которых характеризуется свободным внутрипочвенным дренажем, что обусловлено легкосуглинистым механическим составом поверхностных горизонтов и повышенной скелетностью (до 80% от объема почвенной массы) нижней части профиля. Содержание скелета уже на глубине 11–20 см достигает 50% от объема почвенной массы и нарастает вниз по профилю, переходя в грубообломочные элюво-делювиальные отложения. Минимальный измеренный расход р. Русская составляет 0.25 м³/с. Максимальный модуль стока, определенный по результатам физического моделирования, составляет 840 л с/км², что соответствует расходу воды 14.4 м³/с (Катрасов и др., 2021а).

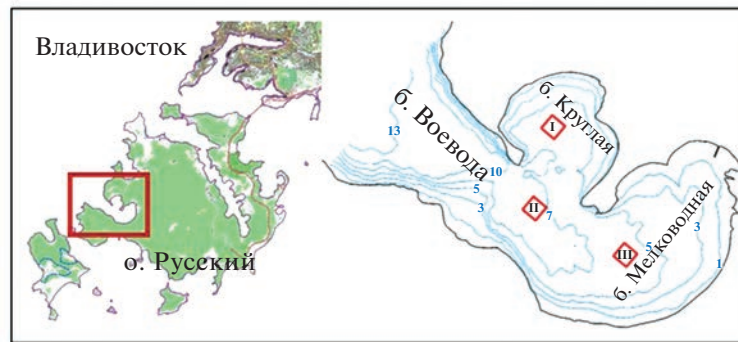


Рис. 1. Карта-схема района исследований, рельеф дна б. Воевода, выбранные участки выращивания устрицы (I, II, III).

В мористой и средней частях бухты осуществляется свободный обмен с морскими водами. В бухтах Мелководная и Круглая под влиянием прилива и батиметрии формируется циклоническая циркуляция. Режим солёности определяется водным балансом, который зависит от притока вод Амурского залива и внутреннего водообмена в бухте, а также от притока пресных вод с водосбора и от осадков, выпадающих непосредственно на акваторию. Во время сильных дождей в период циклонов и выхода тайфунов граница влияния стока р. Русская со значениями солёности 20–24‰ в среднем и придонном слоях достигает входа в б. Воевода и распространяется до центральной части б. Воевода (Барабанщиков и др., 2015).

Физическая емкость культивирования *Magallana gigas* для б. Воевода со стороны входа в эту бухту ограничена воздействием морских вод Амурского залива с солёностью на 4–6‰ выше оптимального диапазона (23–28‰) для выращивания этого вида (Кучерявенко, Жук, 2011). Граница выращивания *M. gigas* расположена по линии 80%-ной обеспеченности солёностью 28‰. В кутовой части б. Воевода сток р. Русская, объем которого за катастрофические паводки 1990 г. (0.00424 км³ 12.07–20.07) и 2016 г. (0.003 км³ 29.08–12.09) вполне сопоставим с объемом б. Мелководная (0.00469 км³), может вызывать сильное опреснение. Однако тихоокеанская устрица способна выдерживать подобное краткосрочное воздействие, и границы культивирования в этом районе проведены по изобатам 1 м для донного и 5 м для садкового выращивания (Катрасов и др., 2021б).

Модель управления ресурсами аквакультуры на фермах FARM (Farm Aquaculture Resource Management, www.farmscale.org) (Ferreira et al., 2007) предназначена для решения задач, связанных с размещением плантаций, выбором культивируемых видов, экологической оценкой воздействия хозяйств на окружающую среду и с эконо-

мической оптимизацией марикультуры. В рамках FARM для определения продукции и оценки эвтрофикации применяется комбинация физических, биогеохимических моделей и моделей роста моллюсков. Основные особенности FARM связаны с использованием временных рядов исходных данных, позволяющих рассчитать урожайность гидробионтов с учетом геометрического размера марифермы, плотности культивирования, параметров среды и локальных трофических условий выращивания.

Программный комплекс включает в себя экофизиологические модели жизнедеятельности для семи видов двусторчатых моллюсков, в том числе для тихоокеанской устрицы *M. gigas* (Hawkins, Bayne, 1985, 1992; Solidoro, Pastres et al., 2000; Hawkins et al., 2002a, 2002b; Bricker et al., 2003; Nunes et al., 2003; Rueda et al., 2005; McCausland et al., 2006; McKindsey et al., 2006; Ferreira et al., 2008; Brigolin et al., 2009). Входные данные представлены временными рядами температуры воды, солёности, концентраций хлорофилла-*a* (chlorophyll-*a*, *Chl-a*), растворенного кислорода (dissolved oxygen, DO), концентрации взвешенных твердых частиц (total particulate matter, TPM) и твердых частиц органического вещества (particulate organic matter, POM). Данные задаются с суточным или большим временным разрешением (в последнем случае производится линейная интерполяция в суточные интервалы). Элиминация гидробионтов, связанная с не учитываемыми в модели факторами, задается как параметр.

Общий подход, используемый в FARM для моделирования изменения характеристик водной массы под воздействием аквакультуры, описывается системой уравнений для каждого заданного биогеохимического параметра, которая в общем случае может быть выражена в виде квазилинейного дифференциального уравнения 1-го порядка с частными производными (1):

$$\frac{\partial C}{\partial t} = -u \frac{\partial C}{\partial x} - w \frac{\partial C}{\partial z} + f\left(C, \sum_{i=1}^{i=m} n_i \gamma_i\right), \quad (1)$$

где C — концентрация ресурса (фитопланктон, POM, TPM); t — время; u — средняя горизонтальная скорость воды по отношению к поперечному сечению фермы; x — длина секции фермы; w — скорость падения взвешенных частиц; z — глубина секции фермы; m — количество весовых категорий; n_i — количество культивируемых моллюсков в весовой категории i ; γ_i — функция роста для отдельных моллюсков в весовой категории i (Ferreira et al., 2007).

Первый член уравнения (1) описывает усредненный одномерный горизонтальный поток, основанный на текущей скорости течения и пространственных размерах фермы. Размеры фермы могут быть определены как ряд смежных секций, что позволяет проводить анализ различных вариантов выращивания гидробионтов. Второй член уравнения (1) описывает падение взвешенных частиц. На каждом шаге рассчитывается динамическая вязкость среды на основе температуры и солености воды с использованием уравнения Стокса, а также определяется скорость оседания и отложения взвешенных частиц с учетом их гидравлической крупности. Третий член в уравнении (1) описывает изменение концентрации ресурсов C (*Chl-a*, POM и TPM) на каждом расчетном шаге моделирования в результате поглощения (*Chl-a*, POM, TPM) и выделения (POM, TPM) вещества с учетом численности и размера моллюсков.

Модель предназначена для временных интервалов, характерных для циклов выращивания (от нескольких месяцев до 2–3 лет). Временной шаг моделирования подбирается автоматически на основе физических размеров секции марифермы и условий критерия Куранта–Фридрихса–Леви. Результатом модельных расчетов являются временные ряды концентраций хлорофилла-*a*, растворенного кислорода, взвешенных твердых частиц, взвешенного органического вещества и биомассы гидробионтов на каждый день цикла культивирования.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для демонстрации неоднородности условий выращивания в б. Воевода были выбраны три участка размером 100×100 м, расположенные в бухтах Круглая и Мелководная, а также в центральной части б. Воевода в районе входа в б. Круглая (рис. 1). При расчете продуктивности садковых и придонных плантаций *Magallana gigas* на этих участках были использованы полученные ранее результаты численного моделирования динамики гидрологических параметров бухты с помощью открытого программного комплекса Delft3D-Flow и с учетом притока пресной воды в

акваторию бухты в 1990–2019 гг. Горизонтальное разрешение расчетной сетки гидродинамической модели составляло 20 м, вертикальное разрешение — 3 σ -слоя, границы которых установлены в 10% от поверхности и дна бухты (Катрасов и др., 2021a). В качестве исходных данных использовали временные ряды температуры воды, солености, концентраций *Chl-a*, DO, TPM и POM суточного разрешения, полученные при обработке выходных данных модели DELWAQ (DELft Water Quality) (Катрасов и др., 2021b). Плотность посадки спата, товарные характеристики и период выращивания были заданы в соответствии с региональными рекомендациями (Кучерявенко, Жук, 2011). Смертность гидробионтов, связанная с не учитываемыми моделью FARM факторами, задана равной 10% за период культивирования. Для расчета продуктивности донного выращивания использовали данные придонного, а для расчета продуктивности садкового выращивания — среднего σ -слоя модели Delft3D Flow.

Использованные в работе данные 29-летнего биогеохимического моделирования (Катрасов и др., 2021b; Бугаец и др., 2022) позволили с помощью FARM выполнить расчет для 28 рекомендованных региональной биотехнологией культивирования 22-месячных периодов выращивания устрицы на выбранных участках (рис. 1). Для каждого периода выращивания были выбраны максимальные значения урожайности устрицы, выраженные в тоннах общей сырой массы (total fresh weight, TFW) (см. рис. 2). На основе анализа представленных графиков можно заключить, что по сравнению с внутренними бухтами район II, расположенный в центральной части б. Воевода, характеризуется более жесткими гидрологическими условиями для выращивания тихоокеанской устрицы. Лишь в отдельные годы (1991–1992, 1997 и 2003) за 22-месячный период культивирования здесь удалось бы вырастить урожай более 5 т/га при садковом культивировании и от 0.5 до 2.5 т/га на пастбищных плантациях. В остальные годы значения модельной продуктивности составили от 0 (2016 г.) до 486 (в среднем 66) кг/га.

Гистограммы распределения для каждого из районов (рис. 3) характеризуют вариабельность значений TFW для всех расчетных периодов моделирования. Для района II, расположенного в б. Воевода, в 70% процентах случаев модельная продуктивность не превышала 0.3 и 2.0 т/га для донного и садкового культивирования соответственно. Для участков, расположенных в бухтах Круглая и Мелководная, около 60% значений модельной продуктивности для донного выращивания находилось в диапазоне 42–50 т/га. При садковом выращивании в 50% случаев продуктивность района I (б. Круглая) изменялась от 78 до 95 т/га. Продуктивность района III (б. Мелководная) в 80% случаев превышала 50 т/га, при этом значе-

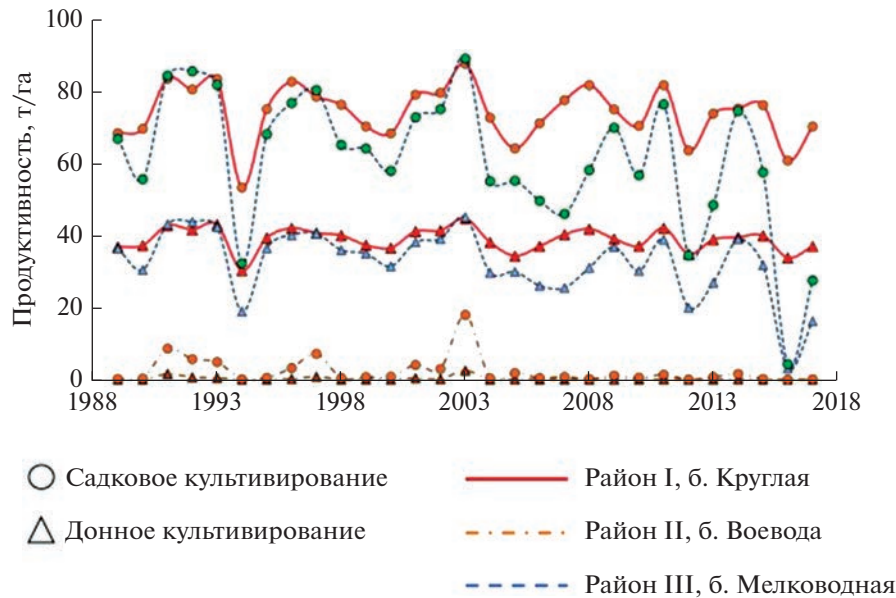


Рис. 2. График продуктивности (т/га) садкового и донного культивирования устрицы *Magallana gigas* для трех выделенных районов в б. Воевода по данным моделирования с помощью FARM.

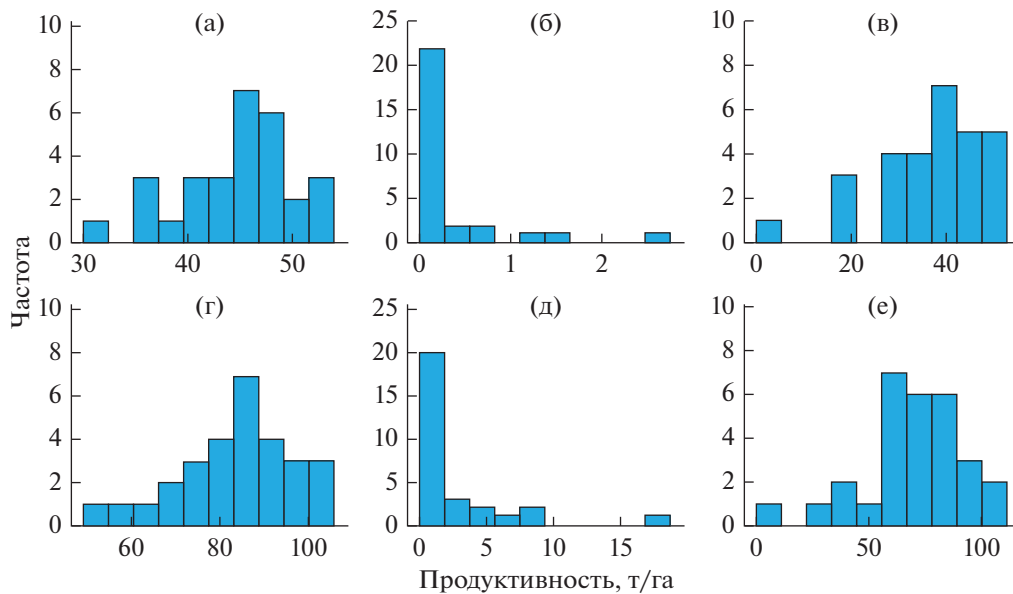


Рис. 3. Гистограмма распределения продуктивности (т/га) донного (а, б, в) и садкового (г, д, е) культивирования для районов: I – б. Круглая (а, г), II – центральная часть б. Воевода (б, д), III – б. Мелководная (в, е).

ния TWF были достаточно равномерно распределены в указанном диапазоне.

ОБСУЖДЕНИЕ

Основными источниками первичной продукции в районе исследования являются заросли морской травы *Zostera marina* и фитопланктон. Заросли zostеры расположены преимущественно

во внутренних бухтах. Перераспределение первичной продукции по акватории при воздействии гидродинамических факторов крайне неравномерное. Во внутренних бухтах наблюдается ее избыток (в среднем 6–8 мгС/м³ РОМ и 1.5 мг/м³ *Chl-a*), а в более мористых участках – дефицит (в среднем 2–3 мгС/м³ РОМ и около 0.5 мг/м³ *Chl-a*). Низкая урожайность *Magallana gigas* в районе II

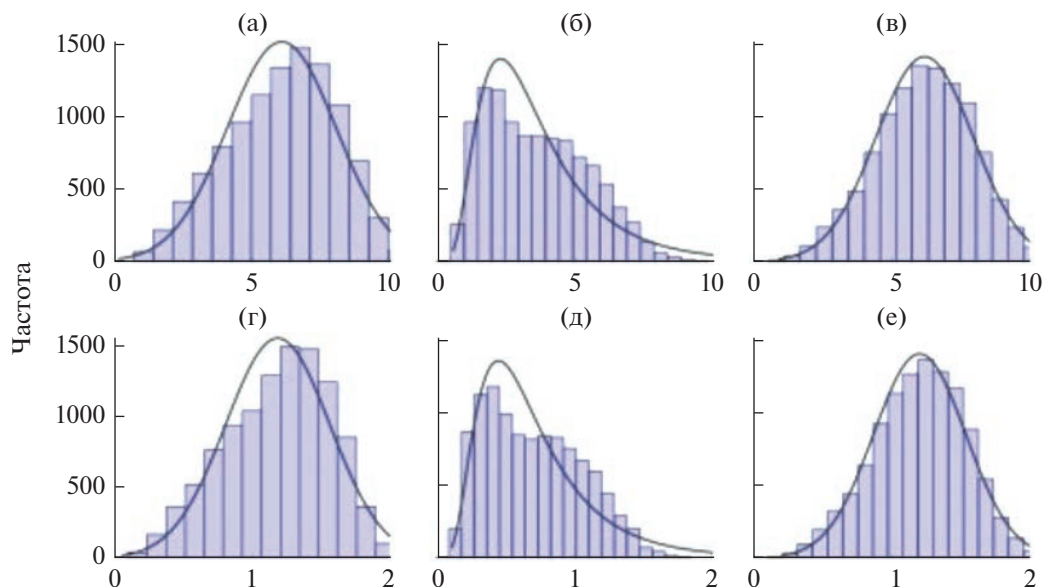


Рис. 4. Гистограмма распределения POM мгС/м³ (а, б, в) и *Chl-a* мг/м³ (г, д, е) для районов культивирования: I – б. Круглая (а, г), II – центральная часть б. Воевода (б, д), III – б. Мелководная (в, е).

(рис. 1) связана с пониженным количеством доступной для гидробионтов пищи, что вызвано сочетанием этих факторов.

Гистограммы POM и *Chl-a* для каждого из рассматриваемых участков, построенные за период моделирования (рис. 4) для районов, расположенных во внутренних бухтах, достаточно хорошо описываются нормальным распределением. Параметры нормального распределения для района I (б. Круглая) и III (б. Мелководная) различаются незначительно: среднее и дисперсия для POM составляют в первом районе 6.1 и 1.97, во втором – 6.2 и 1.76 соответственно. Для распределения *Chl-a* в первом районе среднее значение составляет 1.18, дисперсия – 0.37, во втором районе – 1.2 и 0.33 соответственно. Во втором районе, расположенном в центральной части б. Воевода, гистограммы *Chl-a* и POM могут быть описаны логнормальным распределением, которое имеет выраженную положительную асимметрию, среднее и дисперсия для POM составляют соответственно 3.1 и 5.0, для *Chl-a* – 0.61 и 0.2. Количество первичной продукции здесь в основном находится в диапазоне низких значений, и потенциальные возможности расположенных в данном районе участков культивирования значительно ниже.

Данные, представленные на рис. 4, наглядно демонстрируют, что условия культивирования по критерию обеспеченности устриц пищей в районах I и II, расположенных во внутренних бухтах, намного лучше, чем в мористой части б. Воевода. В то же время, несмотря на оптимальные концен-

трации трофических ресурсов во внутренних бухтах, гидрологический режим здесь более жесткий, с резкими перепадами солености. В б. Мелководная соленость во время выхода тайфунов и активного циклогенеза на короткое время (до 5 сут) снижается практически до полного распреснения. Катастрофические осадки, выпадающие на водосбор и акваторию бухты, могут привести к полной гибели урожая. Водосбор б. Круглая намного меньше такового б. Мелководная. Воздействие пресных вод здесь не так резко выражено, условия культивирования более стабильны, соответственно, смертность гидробионтов намного ниже, чем в районе II, расположенном в зоне воздействия паводкового стока р. Русская.

Таким образом, можно сделать вывод, что условия выращивания даже в небольшой по размерам б. Воевода по гидрологическим и биологическим показателям настолько неоднородны, что для каждого объекта и способа культивирования необходимо проводить специальные расчеты и районирование акватории. При садковом культивировании продуктивность устрицы ожидаемо выше, чем при пастбищном, однако продуктивность садкового культивирования гораздо в большей степени зависит от гидрометеорологических условий. Потери урожайности устрицы при садковом выращивании могут быть намного более ощутимыми, чем при выращивании на донных плантациях. В условиях минимального неблагоприятного воздействия пресных вод урожайность в бухтах Круглая и Мелководная практически одинакова как для донного, так и для садкового культивирования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящем исследовании на основе результатов гидродинамического и биогеохимического моделирования с использованием модели FARM определены параметры и выполнена оценка пространственной неоднородности условий культивирования устрицы *Magallana gigas* в б. Воевода. Анализ пространственной динамики абиотических факторов показал, что возможность выращивания устрицы на локальных участках бухты определяется главным образом квазипериодическими изменениями солености. При этом продуктивность культивирования зависит от трофических условий, связанных с производством органического вещества и его транспортом по акватории под влиянием гидродинамических факторов. На основе данных моделирования показано, что по направлению к открытой части бухты количество пищевых ресурсов для выращивания гидробионтов уменьшается, в то же время гидрологические условия, прежде всего режим солености, стабилизируются. Таким образом, рациональный выбор места и условий является ключевым для успешного культивирования устрицы.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барабанищikov Ю.А., Тищенко П.Я., Семкин П.Ю. и др. Сезонные гидролого-гидрохимические исследования бухты Воевода (Амурский залив, Японское море) // Изв. ТИНРО. 2015. Т. 180. С. 161–178.
- Бугаец А.Н., Катрасов С.В., Жариков В.В. и др. Вероятностно-статистическая оценка потенциальной продуктивности марикультуры (на примере бухты Воевода, юг Приморского края) // Докл. Рос. акад. наук. Науки о Земле. 2022. Т. 503. № 1. С. 104–107.
- Гаврилова Г.С. Приемная емкость аквакультурной зоны залива Петра Великого (Японское море): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-Центр. 2012. 37 с.
- Гаврилова Г.С., Ким Л.Н. Эффективность культивирования приморского гребешка (*Mizuhopecten yessoensis*) в Уссурийском заливе (Японское море) // Изв. ТИНРО. 2016. Т. 185. С. 240–250.
- Гаврилова Г.С., Кондратьева Е.С. Результаты хозяйственной деятельности и проблемы развития марикультуры залива Посыета (Японское море) в 2000–2015 гг. // Изв. ТИНРО. 2018. Т. 195. С. 229–243.
- Гаврилова Г.С., А.В. Кучерявенко. Продуктивность плантаций двустворчатых моллюсков в Приморье. Владивосток: ТИНРО-Центр. 2011. 113 с.
- Гайко Л.А. Современные подходы к прогнозированию урожайности гидробионтов в хозяйствах марикультуры с учетом климатических факторов // Науч. тр. Дальрыбвтуза. 2017. Т. 43. № 4. С. 5–11.
- Иванов Г.И. Почвообразование на юге Дальнего Востока. М.: Наука. 1976. 200 с.
- Катрасов С.В., Бугаец А.Н., Жариков В.В. и др. Определение районов размещения плантаций марикультуры на основе результатов гидродинамического моделирования // Океанология. 2021а. Т. 61. № 3. С. 433–443.
- Катрасов С.В., Бугаец А.Н., Жариков В.В. и др. Оценка продуктивности плантаций двустворчатых моллюсков на основе результатов моделирования // Океанология. 2021б. Т. 61. № 5. С. 759–768.
- Кучерявенко А.В., Жук А.П. Инструкция по технологии культивирования тихоокеанской устрицы. Владивосток: ТИНРО-Центр. 2011. 27 с.
- Bricker S.B., Ferreira J.G., Simas T. An integrated methodology for assessment of estuarine trophic status // Ecol. Model. 2003. V. 169. № 1. P. 39–60.
- Brigolin D., Dal Maschio G., Rampazzo F. et al. An individual-based population dynamic model for estimating biomass yield and nutrient fluxes through an off-shore mussel (*Mytilus galloprovincialis*) farm // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2009. V. 82. № 3. P. 365–376.
- Ferreira J.G., Hawkins A.J.S., Bricker S.B. Management of productivity, environmental effects and profitability of shellfish aquaculture – the Farm Aquaculture Resource Management (FARM) model // Aquaculture. 2007. V. 264. P. 160–174.
- Ferreira J.G., Hawkins A.J.S., Monteiro P. et al. Integrated Assessment of Ecosystem-scale Carrying Capacity in Shellfish Growing Areas // Aquaculture. 2008. V. 275. № 1–4. P. 138–151.
- Hawkins A.J.S., Bayne B.L. Seasonal variation in the relative utilization of carbon and nitrogen by the mussel *Mytilus edulis*: budgets, conversion efficiencies and maintenance requirements // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1985. V. 25. P. 181–188.
- Hawkins A.J.S., Bayne B.L. Physiological processes, and the regulation of production // The Mussel *Mytilus*: Ecology, Physiology, Genetics and Culture. Amsterdam: Elsevier. 1992. 590 p.
- Hawkins A.J.S., Duarte P., Fang J.G. et al. A functional model of responsive suspension-feeding and growth in bivalve shellfish, configured and validated for the scallop *Chlamys farreri* during culture in China // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2002. V. 281. P. 13–40.
- Hawkins A.J.S., Pascoe P.L., Parry H. A generic model structure for the dynamic simulation of feeding, metabolism and growth in suspension-feeding bivalve shellfish (ShellSIM): calibrated and validated for both *Mytilus edulis* and *Crassostrea gigas* cultured at contrasting sites throughout Europe // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2002. V. 281. № 1–2. P. 13–40.
- McCausland W.D., Mente E., Pierce, G.J., Theodossiou I. A simulation model of sustainability of coastal communi-

- ties: aquaculture, fishing, environment and labour markets // *Ecol. Model.* 2006. V. 193. № 3–4. P. 271–294.
- McKindsey C.W., Thetmeyer H., Landry T. et al. Review of recent carrying capacity models for bivalve culture and recommendations for research and management // *Aquaculture.* 2006. V. 261. № 2. P. 451–462.
- Nobre A.M., Ferreira J.G., Newton A. et al. Management of coastal eutrophication: integration of field data, ecosystem-scale simulations and screening models // *J. Mar. Syst.* 2005. V. 56. № 3/4. P. 375–390.
- Nunes J.P., Ferreira J.G., Gazeau F. et al. A model for sustainable management of shellfish polyculture in coastal bays // *Aquaculture.* 2003. V. 219. № 1–4. P. 257–277.
- Rueda J.L., Smaal A.C., Scholten H. A growth model of the cockle (*Cerastoderma edule* L.) tested in the Oosterschelde estuary (The Netherlands) // *J. Sea Res.* 2005. V. 54. P. 276–298.
- Solidoro C., Pastres R., MelakuCanu D. et al. Modelling the growth of *Tapes philippinarum* in Northern Adriatic lagoons // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2000. V. 199. P. 137–148.

Evaluation of the Spatial Heterogeneity of the Pacific Oyster *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) Cultivation Conditions Using the FARM Marifarm Management Model in Voevoda Bay

S. V. Katrasov^a, A. N. Bugayets^a, and V. V. Zharikov^a

^aThe Pacific Geographical Institute of the Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

In the present study, using the Farm Aquaculture Resource Management (FARM), farm aquaculture resource management model, we calculated the potential productivity of plantations of the oyster *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) (Bivalvia: Ostreidae) in Voevoda Bay (Sea of Japan, Peter the Great Bay, Russkiy Island). When calculating the productivity of cage and bottom plantations of *M. gigas*, we used the previously obtained results of numerical modeling of bay's dynamics of hydrological parameters using the open software Delft3D-Flow, taking into account the inflow of fresh water into the bay in 1990–2019. To demonstrate the heterogeneity of growing conditions for *M. gigas*, three sites 100 × 100 m in size were selected, located in Kruglaya and Melkovodnaya Bays, as well as in the central part of Voevoda Bay. For each plot, modeling of 28 growing periods, lasting 22 months each was performed. The maximum values of oyster yield for the second year of cultivation, expressed in tons of total wet weight, were selected, and distribution histograms for each area were presented. It was shown that, according to hydrological and biological indicators, the growing conditions even in small Voevoda bay are heterogeneous. It has been established that the variability in the productivity of *M. gigas* is associated mainly with the extreme uneven redistribution of primary production in Voevoda bay under the influence of hydrodynamic factors.

Keywords: mariculture, modeling, productivity, *Magallana gigas*

УДК 575.174.015.3

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ мтДНК ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ТРЕПАНГА *APOSTICHOPUS JAPONICUS* (SELENKA, 1867) (ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA) В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2023 г. В. Д. Ягодина¹*, В. А. Брыков¹

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

*e-mail: iagodinavd@gmail.com

Поступила в редакцию 27.08.2022 г.

После доработки 30.09.2022 г.

Принята к публикации 06.10.2022 г.

Изучено генетическое разнообразие дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867), обитающего в зал. Петра Великого Японского моря. Проанализированы 5 выборок с использованием фрагмента гена *COI* митохондриальной ДНК. Всего выявлено 16 гаплотипов, при этом гаплотипическое разнообразие было высоким (0.86767 ± 0.01800), а разнообразие нуклеотидов — низким (0.00759 ± 0.00025). Результаты AMOVA и попарного Fst не выявили существенных генетических различий между выборками из зал. Петра Великого. На основе полученных данных и структуры гаплотипической сети, высказано предположение, что дальневосточный трепанг обитает в неравновесных условиях. Это связано с неравномерным расселением молоди, зависящим от гидрологического режима, типа грунта и развития марикультуры в акватории, а также со значительным браконьерским выловом.

Ключевые слова: популяционная структура, *Apostichopus japonicus*, митохондриальная ДНК, генетическое разнообразие

DOI: 10.31857/S0134347523010102, **EDN:** LSPRDP

Голотурии, или морские огурцы (Holothuroidae), представляют собой морфологически разнообразную, экологически и экономически важную группу иглокожих (Echinodermata). Они распространены по Мировому океану от мелководных прибрежных районов до значительных глубин (Tyler et al., 1992). Голотурии обитают на дне, где питаются водорослями, мелкими животными или детритом. При этом они снижают органическую нагрузку на экосистемы, выделяя неорганический азот и фосфор, играя важную роль в рециркуляции питательных веществ. Некоторые виды могут повышать щелочность воды и концентрацию растворенного неорганического углерода за счет процессов пищеварения и выделения аммиака (Simões et al., 2019).

Морские огурцы, обитающие в Японском море, не являются исключением. В их число входит и дальневосточный трепанг *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867), тело которого может достигать 40 см в длину и 9 см в диаметре (Левин, 2000). Он распространен в прибрежных водах Восточной Азии, где является одним из важнейших объектов аквакультуры благодаря пищевой ценности и широ-

кому использованию в медицине (Oh et al., 2017). Дальневосточный трепанг — важный промысловый вид в Северо-Восточной Азии, имеющий самую долгую историю эксплуатации в этом регионе (Purcell et al., 2012). Однако из-за расширения искусственного воспроизводства и резкого сокращения природных ресурсов в последние 30 лет запасы диких популяций *A. japonicus* сокращаются (Chen, Yang, 2008). Уменьшение численности видов, как правило, приводит к снижению генетического разнообразия, что, в свою очередь, может быть причиной ухудшения выживаемости и увеличения смертности. В настоящее время исследования направлены на определение запасов *A. japonicus* и восстановление его численности, в том числе при помощи искусственного выращивания в условиях марикультуры (Yan et al., 2013).

В связи с этим представляется важным проведение исследований популяционной генетики *A. japonicus* на значительной части его ареала с использованием молекулярных маркеров. Для оценки генетического разнообразия и популяционной структуры этого вида часто использовали микросателлитные маркеры (Kanno et al., 2006;

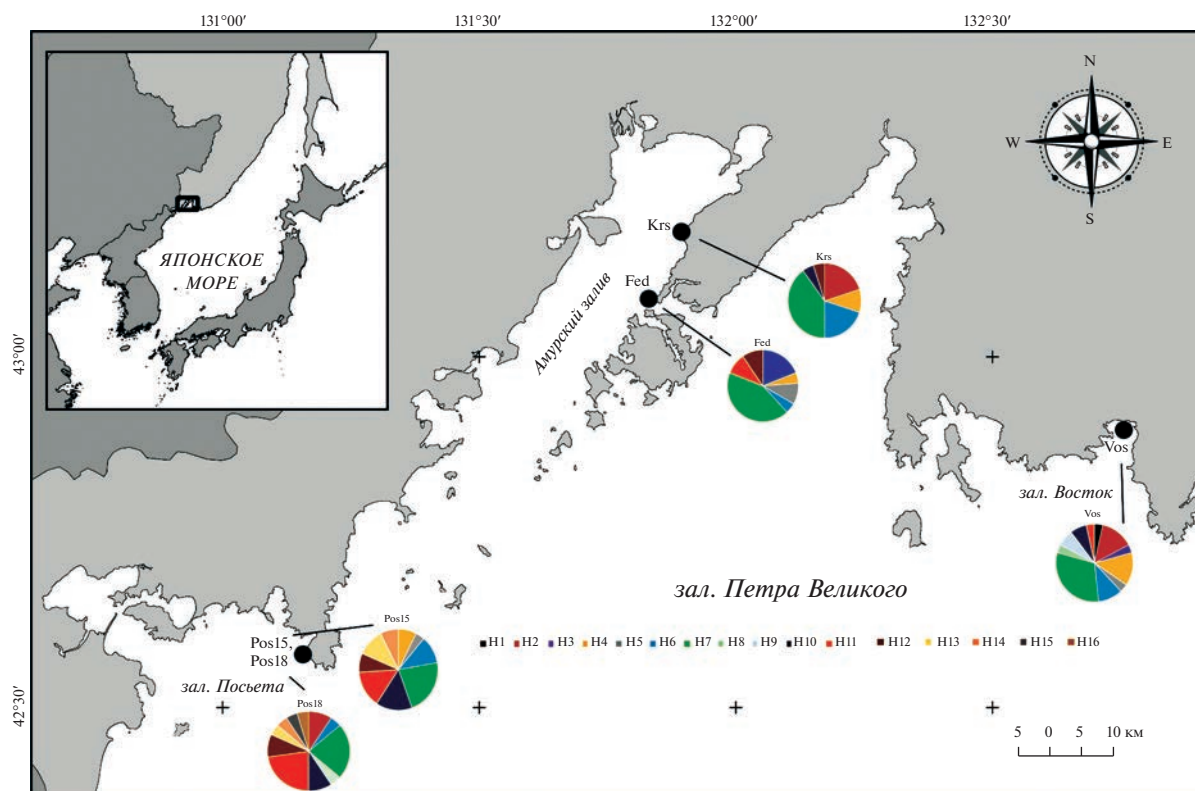


Рис. 1. Частотные распределения гаплотипов в выборках *Apostichopus japonicus* на основе последовательности фрагмента гена *COI*.

Kim et al., 2008; Chang et al., 2009; Soliman et al., 2012) и однонуклеотидные полиморфизмы (Du et al., 2012; Dong et al., 2016). Применялся также анализ изменчивости последовательности субъединицы I цитохром *c*-оксидазы (*COI*) митохондриальной ДНК (Valente et al., 2014; Soliman et al., 2016; Namamoto et al., 2021), что позволяло оценивать не только популяционную структуру, но и демографическую историю вида.

Большая часть исследований на Дальнем Востоке России посвящена изучению биологии дальневосточного трепанга, его образа жизни, а также процессов, определяющих снижение численности (Селин, 2001; Лысенко и др., 2018). Популяционную структуру и уровень генетического разнообразия *A. japonicus* на Дальнем Востоке России ранее не изучали. В настоящей работе, используя частичные последовательности гена *COI* мтДНК, мы исследовали генетическое разнообразие и структуру популяции дальневосточного трепанга в зал. Петра Великого Японского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор проб

В работе использовано 5 выборок дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus*, собранных водолаз-

ным способом в зал. Петра Великого Японского моря в 2015 и 2018 гг.: зал. Восток (Vos, $n = 29$, июль 2015 г.); мыс Красный, Амурский залив (Krs, $n = 20$, июнь 2015 г.); зал. Посыета (Pos15, $n = 25$, июль 2015 г.); б. Федорова, Амурский залив (Fed, $n = 21$, июнь 2015 г.) и зал. Посыета (Pos18, $n = 22$, июль 2018 г.). Две выборки из зал. Посыета (3 и 5) были взяты с интервалом в три года из одной локальности (рис. 1).

Выделение ДНК, ПЦР и секвенирование

Выделение геномной ДНК из фиксированной в 96% этаноле ткани проводили методом щелочного лизиса (Truett, 2006). Фрагмент гена *COI* амплифицировали с использованием праймеров COIce-F (5'-ACTGCCCACGCCCTAGTAATGATATTTT TATGGTNATGCC-3') и COIce-R (5'-TCGTGTGTCTACGTCCATTCCTAC TGTRAA-CATRTG-3') (Hoareau, Boissin, 2010). ПЦР для каждого образца ДНК проводилась в реакционной смеси объемом 25 мкл с использованием Go Taq Green Master Mix (Promega Corp, Madison, WI, USA) и 10 мМ dNTPs (каждого); 10 мМ прямого и обратного праймера (каждого); 40–60 нг total-ной ДНК. Амплификацию осуществляли по следующему протоколу: начальная денатурация при температуре 94°C (2 мин) с последующими 35 циклами денатурации при 94°C в течение 30 с;

отжиг при 49°C (45 с) и элонгация при 72°C в течение 1 мин, с конечной элонгацией при 72°C в течение 10 мин.

Продукты ПЦР визуализировали с помощью горизонтального электрофореза в 1.5% агарозном геле в трис-боратном буфере (ТВЕ), содержащем бромид этидия (10 мг/мл).

ПЦР-продукты очищали с помощью экзонуклеазы I (ExoI) и термочувствительной щелочной фосфатазы (FastAP; ThermoFisher Scientific, Waltham, Massachusetts, USA). Реакцию секвенирования проводили с использованием набора BigDye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kits (Applied Biosystems, Карлсбад, Калифорния, США) и анализировали в секвенаторе ABI3130xl (Институт Мирового океана, Дальневосточный федеральный университет).

Анализ данных

Сборку последовательности проводили с использованием программного обеспечения ChromasPro 2.1.10 (<http://technelysium.com.au>; бесплатный пробный период составлял 14 дней). Все полученные последовательности были выровнены в программе MEGA 11 (Tamura et al., 2021) с применением алгоритма MUSCLE (Edgar, 2004). Итоговая длина последовательности составила 554 п.н. AIC (информационный критерий Акаике) показал, что среди методов максимального правдоподобия наиболее подходящей моделью была двухпараметрическая модель Кимуры (K2) (см.: Kimura, 1980). Надежность ветвей дерева оценивали с помощью бутстрэп-анализа (Felsenstein, 1985) — 1000 повторов.

DnaSP 6.12.03 (Rozas et al., 2017) использовали для расчета описательной статистики — количество гаплотипов, частоту гаплотипов, количество полиморфных сайтов (S), разнообразие гаплотипов (h), разнообразие нуклеотидов (π) и среднее количество нуклеотидных различий (k) при параметрах по умолчанию. На основе результатов оценки гаплотипов была создана медианная сеть гаплотипов (MJ; Bandelt et al., 1999) с визуализацией в программе Network 10.2.0.0 (<http://fluxus-engineering.com>) с 1000 бутстрэп-репликами (Felsenstein, 1985). Нами был проведен анализ молекулярной дисперсии (AMOVA; Excoffier et al., 1992), а также выполнены тесты нейтральности на основе F_s Фу (Fu, 1997) и D Таджimy (Tajima, 1989) с использованием программы Arlequin 3.5.1.2 (Excoffier, Lischer, 2010). Значимость проверена путем случайной перестановки с использованием 10000 повторов. Показатель Fst основан на попарных различиях гаплотипов, вероятность оценена с использованием 10000 случайных перестановок (Arlequin). P-значение ($P < 0.05$) было скорректировано по минимальному объему вы-

борки (коррекция Бонферрони). Распределение частот попарных нуклеотидных различий (распределение несоответствия) для оценки демографического расширения популяции было рассчитано в соответствии с рекомендациями (Schneider, Excoffier, 1999) для каждой выборки. Кроме этого были рассчитаны индекс неоднородности Харпендинга (Harpending, 1994) и сумма квадратичных отклонений (Schneider, Excoffier, 1999).

РЕЗУЛЬТАТЫ

*Изменчивость фрагмента мтДНК *Apostichopus japonicus* в заливе Петра Великого*

Всего для фрагмента гена *COI* мтДНК во всех выборках было обнаружено 16 гаплотипов (рис. 1); все последовательности были депонированы в GenBank (№ OP077239—OP077254). В целом гаплотипическое разнообразие было высоким *COI* ($H = 0.86767$), в то время как нуклеотидное разнообразие было низким ($\pi = 0.00759 \pm 0.00025$) (табл. 1). Общее число полиморфных сайтов составило 21, наименьшее — для Fed (12), наибольшее — для Pos18 (18). Среднее число нуклеотидных различий варьировало от 3.83810 $\pm$ 2.00950 (Fed) до 4.57333 $\pm$ 2.32447 (Pos15). Наибольшее число гаплотипов наблюдалось в выборках из заливов Восток (2015 г.) и Посыета, собранных в 2018 г. (по 11), наименьшее — в выборке с мыса Красный (6). Самым распространенным гаплотипом был H7, найденный во всех выборках. Уникальные гаплотипы обнаружены в выборках Vos, Pos15 и Pos18.

Попарные оценки Fst, основанные на последовательностях *COI* мтДНК (табл. 2), в большинстве продемонстрировали отрицательные значения и были статистически незначимы ($P > 0.05$). P-дистанции (табл. 2) имели низкие и близкие величины (от 0.00692 между Krs и Fed до 0.00836 между Pos15 и Pos18).

Результаты оценки изменчивости мтДНК в выборках методом AMOVA показали (табл. 3), что значительное разнообразие гаплотипов наблюдалось внутри выборок (99.93%), а не между ними (0.07%), т.е. различий между группами особей практически не наблюдалось. Индекс фиксации $F = 0.00070$ был статистически незначим, оценки между и внутри групп были также незначимыми ($P > 0.05$).

Тесты на нейтральность (табл. 4), основанные на последовательностях *COI* мтДНК, показали, что значения D и F_s согласованы между собой. Средние для всех выборок показатели D и F_s были отрицательными. Однако ни одно из представленных значений не было статистически значимым ($P > 0.05$).

С помощью метода максимального правдоподобия была получена дендрограмма гаплотипов

Таблица 1. Молекулярное разнообразие выборок *Apostichopus japonicus*, отобранных в зал. Петра Великого, на основе последовательности *COI* мтДНК

Выборка	Размер выборки	Число гаплотипов	S	Гаплотипы (частота встречаемости)	$k \pm SD$	$h \pm SD$	$\pi \pm SD$
Vos	29	11	17	H1 (1), H2 (4), H3 (1), H4 (4), H5 (1), H6 (3), H7 (9), H8 (1), H9 (2), H10 (2), H11 (1)	4.16749 ± 2.13323	0.86946 ± 0.04300	0.00752 ± 0.00054
Krs	20	6	13	H2 (4), H4 (2), H6 (4), H7 (8), H10 (1), H12 (1)	3.91053 ± 2.04637	0.78421 ± 0.06400	0.00706 ± 0.00061
Pos15	25	9	17	H4 (2), H5 (1), H6 (3), H7 (2), H10 (2), H11 (7), H12 (4), H13 (3), H14 (1)	4.57333 ± 2.32447	0.88000 ± 0.03900	0.00826 ± 0.00057
Fed	21	7	12	H2 (4), H4 (1), H5 (2), H6 (1), H7 (9), H11 (2), H12 (2)	3.83810 ± 2.00950	0.78571 ± 0.07400	0.00693 ± 0.00054
Pos18	22	11	18	H2 (2), H6 (1), H7 (5), H8 (1), H10 (2), H11 (5), H12 (2), H13 (1), H14 (1), H15 (1), H16 (1)	4.42857 ± 2.27070	0.90043 ± 0.04100	0.00799 ± 0.00098
Общее	117	16	21	H1 (1), H2 (14), H3 (1), H4 (9), H5 (4), H6 (12), H7 (33), H8 (2), H9 (2), H10 (7), H11 (15), H12 (9), H13 (4), H14 (2), H15 (1), H16 (1)	4.20336 ± 0.31863	0.86767 ± 0.01800	0.00759 ± 0.00025

Примечание. S — число полиморфных сайтов, k — среднее число нуклеотидных различий, h — гаплотипическое разнообразие, π — нуклеотидное разнообразие, SD — стандартное отклонение.

Таблица 2. Значения F_{st} и p -дистанций для исследованных выборок *Apostichopus japonicus*

	Vos	Krs	Pos15	Fed	Pos18
Vos		0.00716	0.00802	0.00716	0.00788
Krs	−0.03007		0.00788	0.00692	0.00779
Pos15	0.00638	0.01670		0.00784	0.00836
Fed	−0.02081	−0.02146	0.02090		0.00742
Pos18	0.00430	0.02276	0.01637	−0.01642	

Примечание. Значения F_{st} расположены под диагональю, p -дистанции — над диагональю.

Таблица 3. Результат анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) пяти выборок *Apostichopus japonicus* на основе фрагмента гена *COI* мтДНК

Дисперсия	Степень свободы	Сумма квадратов	Компоненты дисперсии	Процент изменчивости
Между выборками	4	8.539	0.00147	0.07
Внутри выборок	112	235.256	2.10050	99.93
Общее	116	243.795	2.10197	

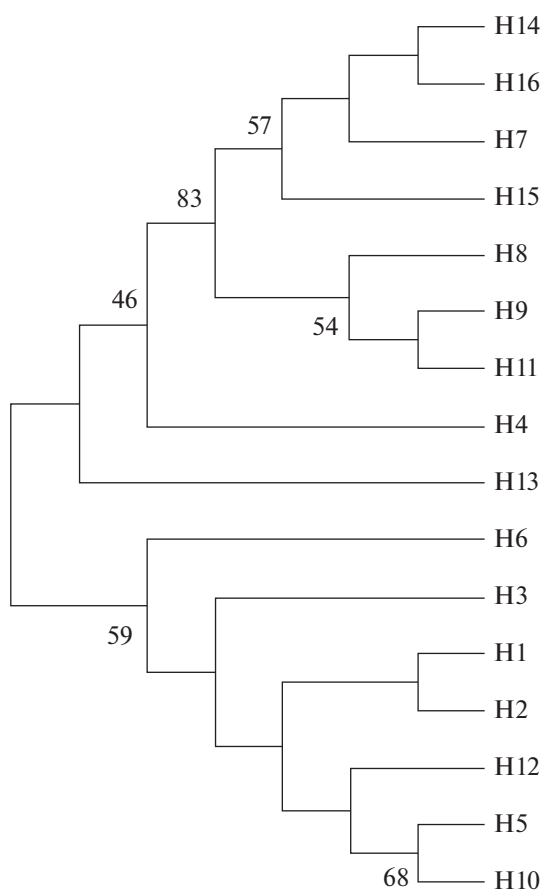
Таблица 4. Результаты тестов на нейтральность Таджимы (D) и Фy (F_S) для выборок *Apostichopus japonicus*, включая соответствующие P-значения

Выборка	D	P	F_S	P
Vos	-0.12838	0.46430	-1.05419	0.34590
Krs	0.24374	0.62930	1.76809	0.81930
Pos15	0.05617	0.54990	0.31968	0.60640
Fed	0.53424	0.73670	0.88963	0.69770
Pos18	-0.37936	0.37180	-1.78021	0.21530
Общее	0.06528	0.55040	0.02860	0.53692

на основе фрагмента гена *COI* мтДНК (рис. 2). На основе топологии ветвей можно выделить две основные клады: кластер 1 (гаплотипы H1, H2, H3, H5, H6, H10, H12) и кластер 2 (гаплотипы H4, H7, H8, H9, H11, H13, H14, H15, H16).

В сети гаплотипов, основанной на MJ-алгоритме (рис. 3), найдено не более трех нуклеотид-

ных замен между гаплотипами, при этом 3 гаплотипа, являющиеся промежуточным звеном между другими, не были выявлены. Часто встречающиеся гаплотипы находились преимущественно на периферии сетки. Исходя из данных дендрограммы, также формировались 2 кластера (кластер 1 – гаплотипы H1, H2, H3, H5, H6, H10, H12 и кластер

**Рис. 2.** Дендрограмма для гаплотипов *Apostichopus japonicus* из зал. Петра Великого, реконструированная с помощью метода максимального правдоподобия по данным секвенирования 554 п.н. фрагмента гена *COI* мтДНК. Цифры в узлах – значение бутстрэп-поддержки (1000 повторов) более 40%.

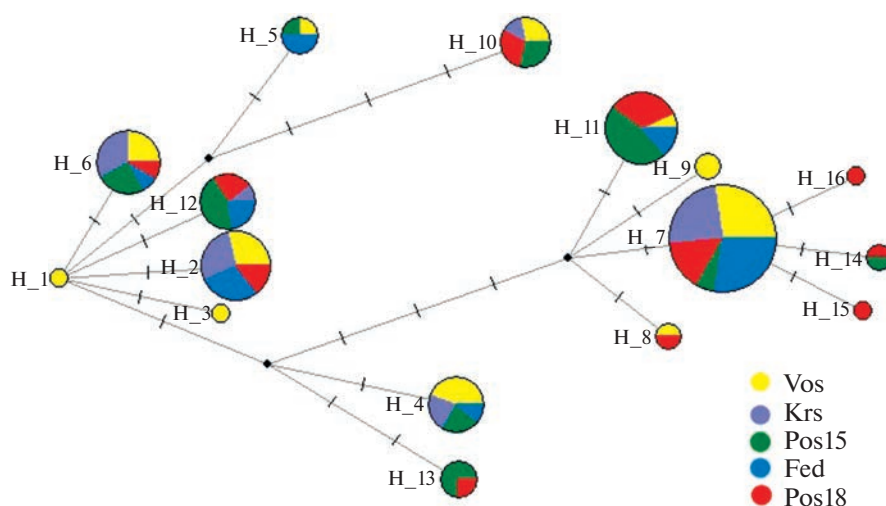


Рис. 3. Медианная сеть гаплотипов на основе последовательностей *COI* *Apostichopus japonicus*. На ветвях указаны мутационные различия между гаплотипами; размер окружностей пропорционален абсолютным частотам гаплотипов. Все мутации имеют равный вес, интервал поиска медианных векторов ϵ равен нулю.

2 — гаплотипы H4, H7, H8, H9, H11, H13, H14, H15, H16), соответствовавшие ML-дереву. Как видно из рис. 3, гаплотипы или кластеры гаплотипов не ассоциированы с той или иной локальностью.

Межгодовые вариации в выборках дальневосточного трепанга

Были проанализированы две выборки из зал. Посыета, отобранные в разные годы (в 2015 и 2018 гг.). Два гаплотипа H13 и H14 оказались общими и присутствовали только в этой локальности (табл. 1). В выборке Pos18 выявлено 11 гаплотипов, на 2 больше, чем в 2015 г. При этом самого распро-

страненного для других групп гаплотипа (H7) за 3 года стало больше. Всего *A. japonicus*, собранного в этом районе за 3 года, сохранилось 7 общих гаплотипов. Несмотря на то, что гаплотипический состав различался (табл. 1), статистически значимых различий (показатель F_{st} , табл. 2) не выявлено.

ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ

Исторические демографические вариации использовали при изучении частотных распределений попарных различий между последовательностями (рис. 4). В настоящем исследовании график распределения несоответствия для всех

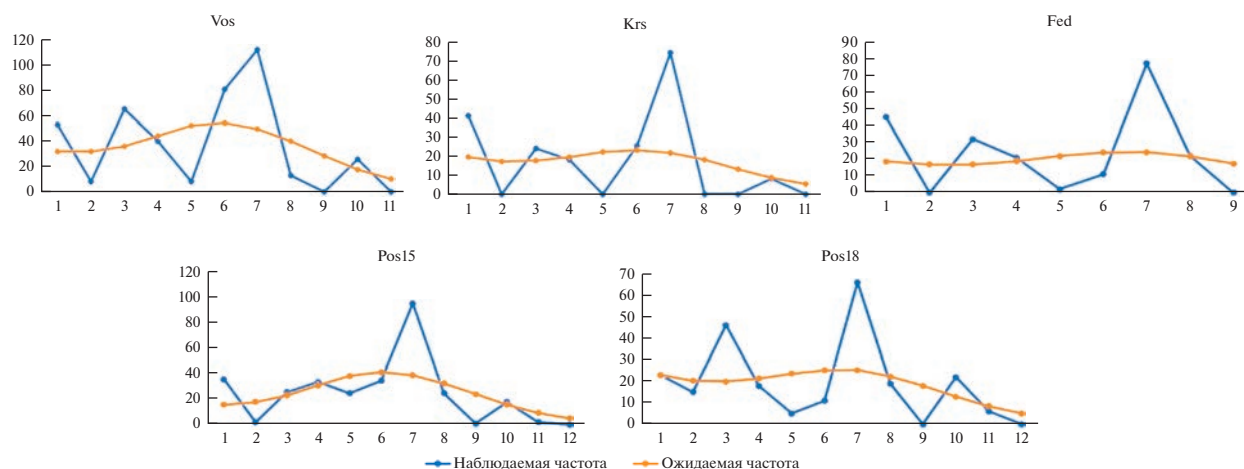


Рис. 4. Распределение частот числа попарных нуклеотидных различий (несоответствий) между гаплотипами *COI* мтДНК для каждой выборки. По оси абсцисс — количество парных различий, по оси ординат — частота парных сравнений. Наблюдаемые частоты представлены синей линией. Частота, ожидаемая в рамках гипотезы модели расширения популяции, изображена оранжевой линией.

Таблица 5. SSD (сумма квадратов отклонения) и индекс неоднородности (r) для выборок *Apostichopus japonicus*, включая соответствующие P -значения

Выборка	SSD	P	r	P
Vos	0.06095	0.00990	0.14884	0.00960
Krs	0.12822	0.00470	0.31155	0.00510
Pos15	0.05227	0.00670	0.13182	0.00620
Fed	0.10554	0.00360	0.26025	0.01220
Pos18	0.06314	0.04420	0.15714	0.03100

популяций показал мультимодальную и неровную форму. Мы также рассчитали индекс неоднородности (r) и сумму квадратов отклонений (SSD) в соответствии с моделью демографического расширения для каждой выборки (табл. 5) и обнаружили, что все они были незначимы ($P < 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Общее число гаплотипов у дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus*, собранного в зал. Петра Великого, составило 16. При этом наименьшее число гаплотипов наблюдалось в выборках Krs и Fed (6 и 7 соответственно). Эти величины свидетельствуют об относительно низком генетическом разнообразии данного вида в исследованной акватории по сравнению с *A. japonicus* из префектуры Иватэ (Япония); был обнаружен 81 гаплотип (Adachi et al., 2018). Среди потенциально значимых причин снижения генетического разнообразия в данных локальностях мы рассматриваем изменение прибрежной зоны (Nehemia, Kochzius, 2017) и развитие прибрежных районов (Soliman et al., 2016), а также незаконный промысел. Наше исследование частично подтверждает это наблюдение, так как выборки Krs и Fed были собраны в местах с хорошо развитыми береговыми линиями.

Исследование фрагмента гена *COI* мтДНК *A. japonicus* показало высокое гаплотипическое разнообразие (от 0.78421 ± 0.06400 в Krs до 0.90043 ± 0.04100 в Pos18) и низкое нуклеотидное разнообразие (от 0.00693 ± 0.00054 для Fed до 0.00826 ± 0.00057 для Pos15). Сходные данные получены при изучении мтДНК у этого вида дальневосточного трепанга с побережья Японии (Adachi et al., 2018), а также у таких представителей голотурий, как *Holothuria arguinensis* (Rodrigues et al., 2015), *H. edulis* (Soliman et al., 2016) и *H. atra* (Hamamoto et al., 2021). Число полиморфных сайтов (S) в нашем исследовании было ниже, чем в выборке с побережья Японии (Adachi et al., 2018). В целом низкие значения разнообразия нуклеотидов и высокие значения гаплотипического разнообразия указывают на большое коли-

чество близкородственных гаплотипов. Возможно, что они претерпевают интенсивные стохастические процессы в короткие временные интервалы, или же в этом участвуют и селективные процессы.

Результаты AMOVA и попарного сравнения F_{st} не выявили существенных генетических различий между выборками из разных локальностей зал. Петра Великого. Значения F_{st} и индекса фиксации были статистически незначимы ($P > 0.05$). Для других видов голотурий получен сходный результат, например, не обнаружено гетерогенности между популяциями *Holothuria nobilis* (см.: Uthicke, Benzie, 2003). Анализ молекулярной дисперсии не выявил существенных различий между субпопуляциями *Cucumaria frondosa* в западной части Атлантики (So et al., 2011), это позволило предположить, что она составляет единую панмиктическую популяцию. Однако в некоторых исследованиях генетические дистанции были значительно выше: для *H. atra* с центральных и южных островов Рюкю AMOVA выявил высокий уровень дисперсии среди групп (Hamamoto et al., 2021). При попарном сравнении популяций обнаружена высокая степень генетической структурированности *H. edulis*, обитающей у о-ва Окинава (Soliman et al., 2016). Возможные причины панмиксии или, наоборот, структурированности внутри видов могут быть связаны с длительностью личиночного периода у разных видов. Виды с короткой планктонной стадией характеризуются большей подразделенностью и наличием структуры по сравнению с видами, у которых период свободноплавающей личинки длится дольше (So et al., 2011). Пелагический период у *A. japonicus* длится около двух недель (Левин, 2000; Qiu et al., 2015), что может быть причиной низкого уровня дифференциации между выборками. Различия в истории расселения, генетическом составе новых особей и отборе в период после оседания — это факторы, которые могут вызывать генетическую неоднородность (Watts et al., 1990; Hedgcock, Pudovkin, 2011; Karl et al., 2012). Как правило, морские беспозвоночные даже с низкой подвижностью на взрослой стадии могут характеризоваться высоким потоком генов, если способность

к расселению высока на планктонной стадии (Palumbi, Wilson, 1990).

Полученная сеть гаплотипов в нашем случае характеризуется некоторыми особенностями. Типично, когда в сетке у большинства наземных и морских видов центральный гаплотип является наиболее часто встречающимся, от него “звездообразно” отходят менее часто встречающиеся гаплотипы (Avisé, 2000). Этот аспект часто используется для филогеографических реконструкций происхождения и расселения видов и таксонов, а центральные гаплотипы рассматриваются как предковые (Avisé, 2000). В нашем случае часто встречающиеся гаплотипы, как правило, находятся на периферии сетки, а центральными являются редко встречающиеся или гипотетические, т.е. не обнаруженные нами. Поскольку предковые гаплотипы отсутствуют, так же как и длинные ветви (максимальное число мутаций между гаплотипами не более трех), это может свидетельствовать о частом обновлении производителей в популяциях дальневосточного трепанга в исследованном регионе. Данный факт подтверждается также мультимодальностью распределения различий между гаплотипами (рис. 4). Анализ распределения несоответствий для всех выборок продемонстрировал мультимодальное распределение, что свидетельствует о демографическом равновесии или стабильной популяции (Ray et al., 2003). В то же время мультимодальное (включая бимодальное) распределение несоответствия указывает на периодические уменьшение размера популяции (Marjoram, Donnelly, 1994; Rogers, 1995) и даже на возможную изоляцию популяций в прошлом (Harpending, 1994).

Состояние популяций дальневосточного трепанга в разных частях зал. Петра Великого неодинаковое. Это связано со значительным выловом вида в недавнем прошлом и с браконьерством, что привело к снижению эффективного размера популяции. Во всех районах расселение молоди дальневосточного трепанга неравномерное, оно зависит от гидрологического режима, типа грунта, наличия полей анфельдии или зарослей zostеры (Левин, 2000). Напомним, что на личинок *A. japonicus* влияют такие факторы среды, как температура, соленость воды и концентрация взвешенного осадка. Эти факторы могут как благоприятствовать (в определенной степени) их росту и расселению, так и противодействовать.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С использованием фрагмента гена *COI* мтДНК было оценено генетическое разнообразие в выборках трепанга *Apostichopus japonicus* в зал. Петра Великого Японского моря. Мы не обнаружили дифференциации между выборками, что может

быть связано с наличием свободноплавающей (до двух недель) личинки в жизненном цикле.

Интересными представляются филогенетические отношения между гаплотипами, которые не были обнаружены ранее в популяциях других видов. Это явление, очевидно, может быть обусловлено несколькими причинами. Вероятны стохастические факторы, влияющие на некоторую селективность по отношению к гаплотипам. Можно предположить, что в определенном регионе оседают личинки от немногих производителей и вследствие снижения численности данная вероятность увеличивается во времени. На это могут накладываться факторы отбора. Один из таких факторов — эпизоотии дальневосточного трепанга, наблюдавшиеся в 2005–2010 гг. (Терехова, Белькова, 2016). Эпизоотии могут приводить к быстрым сменам пула взрослых производителей и вариациям гаплотипического набора. Немаловажным селективным фактором может быть температура воды в период размножения. Косвенные доказательства наличия отбора, основанные на клинальной изменчивости нейтральных аллельных вариантов в некоторых микросателлитных локусах, приведены нами ранее (Yagodina et al., 2022). Еще одним фактором остается нелегальный вылов дальневосточного трепанга в зал. Петра Великого. Показано, что численность *A. japonicus* в этом регионе, начиная с конца 1990-х годов, снизилась более чем в 20 раз (Лысенко и др., 2018). Очевидно, что селективное изъятие из популяций крупных половозрелых особей может приводить к быстрой смене пула производителей и вариациям гаплотипического состава у потомков.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Е.И. Бондарь, А.Д. Кухлевскому (Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН) и А.А. Семенченко (Институт Мирового океана, Дальневосточный федеральный университет) за помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Левин В.С. Дальневосточный трепанг: биология, промысел, воспроизводство. СПб.: Голанд. 2000. 200 с.

- Лысенко В.Н., Жаринов В.В., Лебедев А.М. Современное состояние поселений дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867) в Дальневосточном морском заповеднике // Биол. моря. 2018. Т. 44. № 2. С. 134–140.
- Селин Н.И. Вертикальное распределение дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus* в заливе Восток Японского моря // Биол. моря. 2001. Т. 27. № 4. С. 297–299.
- Терехова В.Е., Белькова Н.Л. Идентификация оппортунистических патогенов трепанга (*Apostichopus japonicus*), культивируемого в Приморском крае // Вода: химия и экология. 2016. № 1. С. 36–42.
- Adachi K., Okumura S., Moriyama S. Genetic structure of Japanese sea cucumbers (*Apostichopus japonicus*) along the Sanriku coast supports the effect of earthquakes and related tsunamis // Genetica. 2018. V. 146. № 6. P. 497–503.
<https://doi.org/10.1007/s10709-018-0041-z>
- Avise J.C. Phylogeography: The History and Formation of Species. Harvard: Harvard Univ. Press. 2000. 464 p.
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. № 1. P. 37–48.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
- Chang Y., Feng Z., Yu J., Ding J. Genetic variability analysis in five populations of the sea cucumber *Stichopus (Apostichopus) japonicus* from China, Russia, South Korea and Japan as revealed by microsatellite markers // Mar. Ecol. 2009. V. 30. P. 455–461.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2009.00292.x>
- Chen L., Yang J. Microsatellite genetic variation in wild and hatchery populations of the sea cucumber (*Apostichopus japonicus* Selenka) from northern China // Aqua. Res. 2008. V. 39. P. 1541–1549.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.02027.x>
- Dong Y., Li Q., Zhong X., Kong L. Development of gene-derived SNP markers and their application for the assessment of genetic diversity in wild and cultured populations in sea cucumber, *Apostichopus japonicus* // J. World Aqua. Soc. 2016. V. 47. № 6. P. 873–888.
<https://doi.org/10.1007/s12686-013-9858-z>
- Du H., Bao Z., Yan J. et al. Development of 101 gene-based single nucleotide polymorphism markers in sea cucumber, *Apostichopus japonicus* // Int. J. Mol. Sci. 2012. V. 13. P. 7080–7097.
<https://doi.org/10.3390/ijms13067080>
- Edgar R.C. MUSCLE: a multiple sequence alignment method with reduced time and space complexity // BMC Bioinform. 2004. V. 5. P. 113.
<https://doi.org/10.1186/1471-2105-5-113>
- Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Resour. 2010. V. 10. P. 564–567.
<https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
- Excoffier L., Smouse P., Quattro J. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data // Genetics. 1992. V. 131. P. 479–491.
<https://doi.org/10.1093/genetics/131.2.479>
- Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap // Evolution. 1985. V. 39. P. 783–791.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb0004>
- Fu Y.X. Statistical test of neutrality of mutation against population growth, hitchhiking and background selection // Genetics. 1997. V. 147. № 2. P. 915–925.
<https://doi.org/10.1093/genetics/147.2.915>
- Hamamoto K., Soliman T., Polisenio A., Iria Fernandez-Silva I., Reimer J.D. Higher genetic diversity of the common sea cucumber *Holothuria (Halodeima) atra* in marine protected areas of the Central and Southern Ryukyu Islands // Front. Conserv. Sci. 2021. V. 2. P. 736633.
<https://doi.org/10.3389/fcsc.2021.736633>
- Harpending R.C. Signature of ancient population growth in a low-resolution mitochondrial DNA mismatch distribution // Hum. Biol. 1994. V. 66. P. 591–600.
- Hedgecock D., Pudovkin A.I. Sweepstakes reproductive success in highly fecund marine fish and shellfish: a review and commentary // Bull. Mar. Sci. 2011. V. 87. № 4. P. 971–1002.
<https://doi.org/10.5343/bms.2010.1051>
- Hoareau T.B., Boissin E. Design of phylum-specific hybrid primers for DNA barcoding: addressing the need for efficient *COI* amplification in the Echinodermata // Mol. Ecol. Res. 2010. V. 10. P. 960–967.
<https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02848.x>
- Kanno M., Li Q., Kijima A. Microsatellite analysis of Japanese sea cucumber, *Stichopus (Apostichopus) japonicus*, supports reproductive isolation in color variants // Mar. Biotech. 2006. V. 8. P. 672–685.
<https://doi.org/10.1007/s10126-006-6014-8>
- Karl S.A., Toonen R.J., Grant W.S., Bowen B.W. Common misconceptions in molecular ecology: echoes of the modern synthesis // Mol. Ecol. 2012. V. 21. P. 4171–4189.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05576.x>
- Kim M., Choi T., An H.S. Population genetic structure of sea cucumber, *Stichopus japonicus* in Korea using microsatellite markers // Aqua. Res. 2008. V. 39. P. 1038–1045.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.01962.x>
- Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences // J. Mol. Evol. 1980. V. 16. № 2. P. 111–120.
<https://doi.org/10.1007/BF01731581>
- Marjoram P., Donnelly P. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in subdivided populations and implications for early human evolution // Genetics. 1994. V. 136. P. 673–683.
<https://doi.org/10.1093/genetics/136.2.673>
- Nehemia A., Kochzius M. Reduced genetic diversity and alteration of gene flow in a fiddler crab due to mangrove degradation // PLoS One. 2017. V. 12. P. 8.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182987>

- Oh G.-W., Ko S.-C., Lee D.H. et al. Biological activities and biomedical potential of sea cucumber (*Stichopus japonicus*): a review // Fish. Aqua. Sci. 2017. V. 20. <https://doi.org/10.1186/s41240-017-0071-y>
- Palumbi S.R., Wilson A.C. Mitochondrial DNA diversity in the sea urchins *Strongylocentrotus purpuratus* and *S. droebachiensis* // Evolution. 1990. V. 44. P. 403–415. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1990.tb05208.x>
- Purcell S.W., Samyn Y., Conand C. Commercially important sea cucumbers of the world // FAO Species Catalogue for Fishery Purposes № 6 / Eds. N. De Angelis, A. Lovatelli. 2012. P. 223.
- Qiu T., Zhang T., Hamel J.-F., Mercier A. Development, settlement, and post-settlement growth // The Sea Cucumber *Apostichopus japonicus* History, Biology and Aquaculture / Eds. H. Yang, J.-F. Hamel, A. Mercier. Academic Press. 2015. P. 111–131. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-799953-1.00008-8>
- Ray N., Currat M., Excoffier L. Intra-deme molecular diversity in spatially expanding populations // Mol. Biol. Evol. 2003. V. 20. P. 76–86. <https://doi.org/10.1093/molbev/msg009>
- Rodrigues F., Valente S., González-Wangüemert M. Genetic diversity across geographical scales in marine coastal ecosystems: *Holothuria arguinensis* a model species // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2015. V. 463. P. 158–167. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.12.006>
- Rogers A.R. Genetic evidence for a Pleistocene population expansion // Evolution. 1995. V. 49. P. 608–615. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1995.tb02297.x>
- Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J.C. et al. DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large datasets // Mol. Biol. Evol. 2017. V. 34. № 12. P. 3299–3302. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>
- Schneider S., Excoffier L. Estimation of past demographic parameters from the distribution of pairwise differences when the mutation rates vary among sites: application to human mitochondrial DNA // Genetics. 1999. V. 152. P. 1079–1089. <https://doi.org/10.1093/genetics/152.3.1079>
- Selenka E. Beiträge zur Anatomie und Systematik der Holothuriern // Zoology. 1867. V. 17. P. 291–374.
- Simões T.D., Azevedo E., Silva F.H. et al. Ecological traits of sea cucumbers with commercial relevance from the north-eastern Atlantic coast // Front. Mar. Sci. Conference Abstract: IMMR'18. 2019. <https://doi.org/10.3389/conf.FMARS.2018.06.00147>
- So J., Uthicke S., Hamel J.-F., Mercier A. Genetic population structure in a commercial marine invertebrate with long-lived lecithotrophic larvae: *Cucumaria frondosa* (Echinodermata: Holothuroidea) // Mar. Biol. 2011. V. 158. P. 859–870. <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1613-3>
- Soliman T., Kanno M., Kijima A., Yamazaki Y. Population genetic structure and gene flow in the Japanese sea cucumber *Apostichopus japonicus* across Toyama Bay, Japan // Fish. Sci. 2012. V. 78. P. 775–783. <https://doi.org/10.1007/s12562-012-0509-1>
- Soliman T., Fernandez-Silva I., Reimer J.D. Genetic population structure and low genetic diversity in the over-exploited sea cucumber *Holothuria edulis* Lesson, 1830 (Echinodermata: Holothuroidea) in Okinawa Island // Conserv. Genetics. 2016. V. 17. P. 811–821. <https://doi.org/10.1007/s10592-016-0823-8>
- Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // Genetics. 1989. V. 123. P. 585–595. <https://doi.org/10.1093/genetics/123.3.585>
- Tamura K., Stecher G., Kumar S. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 11 // Mol. Biol. Evol. 2021. V. 38. P. 3022–3027. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>
- Truett G.E. Preparation of Genomic DNA from Animal Tissues // DNA Sequencing II: Optimizing Preparation and Cleanup / Ed. J. Kieleczawa. Sudbury: Jones and Bartlett Publishers. 2006. P. 33–46.
- Tyler P.A., Young C.M.D., Billett S.M., Giles L.A. Pairing behaviour, reproduction and diet in the deep-sea holothurian genus *Paroriza* (Holothuroidea: Synallactidae) // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1992. V. 72.2. P. 447–462. <https://doi.org/10.1017/S0025315400037814>
- Uthicke S., Benzie J.A.H. Gene flow and population history in high dispersal marine invertebrates: Mitochondrial DNA analysis of *Holothuria nobilis* (Echinodermata: Holothuroidea) populations from the Indo-Pacific // Mol. Ecol. 2003. V. 12. P. 2635–2648. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2003.01954.x>
- Valente S., Serrão E.A., González-Wangüemert M. West versus East Mediterranean Sea: origin and genetic differentiation of the sea cucumber *Holothuria polii* // Mar. Ecol. 2014. V. 36. № 3. P. 485–495. <https://doi.org/10.1111/maec.12156>
- Watts R.J., Johnson M.S., Black R. Effects of recruitment on genetic patchiness in the urchin *Echinometra mathaei* in Western Australia // Mar. Biol. 1990. V. 105. P. 145–151.
- Yagodina V.D., Bondar E.I., Brykov V.A. Genetic variability and population structure of the Japanese sea cucumber, *Apostichopus japonicus* Selenka, 1867 revealed by microsatellites in Peter the Great Gulf, Sea of Japan // Mar. Biodivers. 2022. V. 52. P. 40. <https://doi.org/10.1007/s12526-022-01278-0>
- Yan J., Jing J., Mu X. et al. A genetic linkage map of the sea cucumber (*Apostichopus japonicus*) based on microsatellites and SNPs // Aquaculture. 2013. V. 404–405. P. 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.04.011>

Genetic Diversity of mtDNA of the Far Eastern Sea Cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867) (Echinodermata: Holothuroidea) in Peter the Great Gulf, Sea of Japan

V. D. Yagodina^a and V. A. Brykov^a

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

The genetic diversity of the Far Eastern sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867), which lives in Peter the Great Gulf, Sea of Japan has been studied. Five samples were analyzed using the mitochondrial DNA's *COI* gene fragment. A total of 16 haplotypes were identified, with high haplotype diversity (0.86767 ± 0.01800) and low nucleotide diversity (0.00759 ± 0.00025). The results using AMOVA and pairwise F_{st} did not reveal significant genetic differences between the samples from Peter the Great Gulf. Based on the data obtained and the structure of the haplotype network, it was suggested that the Far Eastern sea cucumber lives in non-equilibrium conditions. This relates to the uneven distribution of juveniles, depending on the hydrological regime, the type of soil and the development of mariculture in the water area, as well as a significant illegal catch.

Keywords: population structure, *Apostichopus japonicus*, mitochondrial DNA, genetic diversity

УДК 574.55

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА В АКВАТОРИИ ШАНТАРСКОГО АРХИПЕЛАГА

© 2023 г. П. П. Тищенко¹, *, П. Я. Тищенко¹, П. Ю. Семкин¹, М. Г. Швецова¹

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

*e-mail: eq15@poi.dvo.ru

Поступила в редакцию 25.05.2022 г.

После доработки 05.08.2022 г.

Принята к публикации 06.10.2022 г.

В июле 2016 г. проведены исследования в Удской губе и зал. Академии (Ульбанский залив и зал. Николая). Первичную продукцию (ПП) фитопланктона в фотическом слое рассчитывали по толщине эвфотического слоя, концентрации хлорофилла *a* и ассимиляционному числу фитопланктона. Для расчета использовали представление световой кривой в модифицированной модели непрямоугольной гиперболы. Формирование ПП происходило благодаря поставке биогенных веществ в фотический слой из нижележащих вод интенсивными приливными течениями в условиях слабой стратификации. Высокое содержание гумусовых веществ в Удской губе ограничивало развитие фитопланктона. Значения ПП изменялись для Удской губы и зал. Академии в пределах 250–1000 и 1069–4268 мгС/(м² · сут) соответственно.

Ключевые слова: первичная продукция фитопланктона, Шантарский архипелаг, залив Академии, Удская губа

DOI: 10.31857/S0134347523010096, EDN: LSKBTH

Охотское море представляет собой бассейн, характеризующийся высокой биопродуктивностью (Shuntov et al., 2019), что обусловлено физико-географическим положением моря и комплексом гидрофизических, гидрохимических и климатических факторов (Чернявский и др., 1993; Шунтов, 1985, 2001). Поскольку одним из обязательных условий формирования первичной продукции (ПП) фитопланктона является наличие в фотическом слое биогенных веществ, то к важнейшему фактору, обуславливающему высокую биопродуктивность района, относят наличие вертикального перемешивания вод в динамически активных зонах (Чернявский и др., 1993). Величина годовой ПП в этих зонах может превышать 25% от ПП всего Охотского моря (Матвеев, Жигалов, 2008). Акватория Шантарского архипелага Охотского моря относится к области высокой динамической активности. Этот район характеризуется высокой плотностью мелкого зоопланктона (Волков, 2008). Во второй половине лета и в первой половине осени сюда на откорм приходят гренландские киты (Берзин, Дорошенко, 1979; Шпак, Парамонов, 2012). Поздней весной и ранней осенью эти животные в ограниченном количестве встречаются преимущественно в районе проливов у о-ва Большой Шантар и в устье зал. Николая (Мельников и др., 2020). В летний сезон высокую продуктивность аквато-

рии Шантарского архипелага связывают, главным образом, с двумя процессами, обеспечивающими поступление биогенных веществ в фотический слой: с приливным перемешиванием и речным стоком (Жабин и др., 2018). Однако этот вывод был сделан на основе космических снимков, а не натурных наблюдений.

Изучение механизмов первичного продуцирования на основе данных судовых наблюдений является одним из необходимых условий для понимания того, как происходит формирование кормовой базы гренландских китов. Цель настоящей работы – изучить механизмы формирования ПП фитопланктона в летний сезон и оценить величину продукции зоопланктона в области нагула гренландских китов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы проводили в период с 11 по 25 июля 2016 г. в 71-м рейсе НИС “Профессор Гагаринский”. Были выполнены 154 гидролого-гидрохимические станции (рис. 1). На каждой станции проводили зондирование профилографами SBE 19 PLUS (Sea Bird Electronics Inc. США) и Rinko-Profiler ASTD102 (JFE Advantech, Япония), оснащенными датчиками температуры, электропроводности, давления, растворенного кислорода,

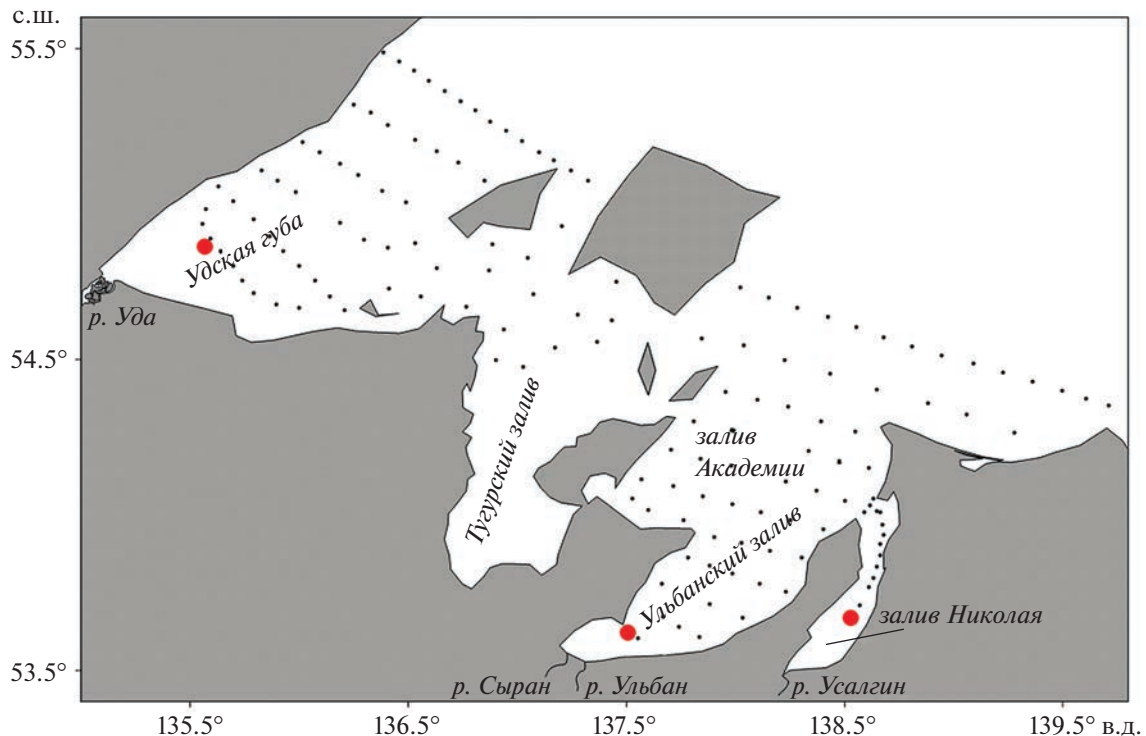


Рис. 1. Схема расположения гидролого-гидрохимических станций при исследовании акватории Шантарского архипелага 11–25 июля 2016 г. Красным отмечены местоположения станций при проведении опытов по определению *Ач*.

флуоресценции хлорофилла, мутности и ФАР (фотосинтетически активной радиации). В дневное время суток определяли глубину видимости диска Секки. С поверхностного (верхние 100 см) и придонного (100–150 см от дна) горизонтов — 4-литровым батометром Нискина отбирали пробы воды для последующего определения в судовой лаборатории концентраций главных биогенных веществ (фосфатов, силикатов, нитратов) и хлорофилла *a* (Хл).

Определение фосфатов выполняли по методу Морфи–Райли в модификации Королева (восстановитель — аскорбиновая кислота) (Методы..., 1988). Относительная ошибка определения составляла 2% при содержании фосфатов ~2 мкмоль/л.

Определение силикатов выполняли “по голубому кремнемолибденовому комплексу” в модификации Королева (восстановитель — аскорбиновая кислота) (Методы..., 1988). Относительная ошибка определения составляла не более 2% при содержании силикатов ~100 мкмоль/л.

Нитраты, предварительно восстановленные до нитритов на кадмиевом редуторе, определяли по методу Грисса в модификации Бендшнейдера–Робинсона (Методы..., 1988). Относительная ошибка определения составляла 2% при содержании ~20 мкмоль/л.

Соленость измеряли на солемере Guildline Autosal 8400B (Guildline Instruments, США), калиб-

ровку которого проводили по стандартной морской воде IAPSO. Для каждой пробы воды проводили, как правило, 2–3 параллельных измерения. Максимальная разница между параллельными измерениями составляла 0.002. Точность измерений в соответствии с паспортными данными прибора составляла $\pm 0.003\%$.

Содержание Хл определяли спектрофотометрическим методом. Пробы воды объемом 1.5 л фильтровали через мембранные фильтры “Владипор МФАС-ОС-3” диаметром 35 мм с размером пор 0.8 мкм. Затем фильтры высушивали, растворяли в 5 мл 90% раствора ацетона и помещали в холодильник. Через сутки на спектрофотометре Shimadzu PC 3600 (Япония) измеряли оптическую плотность поглощения света в экстракте. Влияние феофитина на содержание Хл учитывали, проводя повторные измерения пробы, предварительно подкислив ее 2–3 каплями раствора соляной кислоты в ацетоне. Концентрацию Хл в пробе с поправкой на содержание феофитина рассчитывали согласно стандартным методикам (Lorenzen, 1967; Jeffrey, Humphrey, 1975).

ПП фитопланктона в фотическом слое была рассчитана по толщине эвфотического слоя (ФС), концентрации хлорофилла *a* и ассимиляционному числу фитопланктона (*Ач*). Для расчета использовали представление световой кривой в модифицированной модели прямоугольной

гиперболы (Звалинский и др., 2006; Звалинский, 2008; Тищенко и др., 2017, 2019). Подробное описание модели приведено ранее (Тищенко, 2022).

Величину ПП, отнесенную к произвольному горизонту Z_i (P_i), определяли по уравнению (Тищенко и др., 2019):

$$P_i = \frac{1 + 10 \exp(-4.6Z_i/Z_{ph})}{1.9} \times \left\{ 1 - \sqrt{1 - \frac{3.8 \times 10 \exp(-4.6Z_i/Z_{ph})}{(1 + 10 \exp(-4.6Z_i/Z_{ph}))^2}} \right\} \times Aч \times [Chl]_{Z_i} \times T_d, \quad (1)$$

где Z_{ph} — нижняя граница фотического слоя, соответствующая 1% ФАР (Ryther, 1956); $Aч$ — ассимиляционное число фитопланктона; $[Chl]_{Z_i}$ — среднее содержание хлорофилла на горизонте Z_i , полученное при вертикальном зондировании водной толщи профилографом Rinko Profiler; T_d — долгота дня, ч. Значение интегральной ПП (P) равно сумме P_i , шаг интегрирования составлял 10 см:

$$P = \sum_i P_i. \quad (2)$$

Значения $Aч$ были получены по результатам измерения скорости продукции кислорода модифицированным склянчным методом, где в качестве регистраторов растворенного кислорода (DO) использовали безынерционные оптические датчики ARO1-USB (Тищенко и др., 2017, 2019; Тищенко, 2022). Для измерения $Aч$ пробы воды отбирали в склянки объемом 1.7 л, к горловинам которых крепили датчики кислорода. С помощью датчиков, вывешенных за борт на глубину отбора проб (2 м), в условиях *in situ* в течение 4 ч осуществлялась непрерывная регистрация кислорода в светлой и темной склянках с интервалом 1 мин при полной остановке НИС. Расположение станций при проведении опытов по определению $Aч$ представлено на рис. 1. Наша модификация кислородного метода позволяла проследить временную изменчивость содержания кислорода во время инкубации и исключить случайную погрешность, связанную с измерением кислорода в склянках. $Aч$ рассчитывали по формуле:

$$Aч = \frac{dO_2}{C_{хл} \times PQ \times t}, \quad (3)$$

где $dO_2 = (O_{lf} - O_{df}) - (O_{l0} - O_{d0})$ — разница между конечным и начальным показаниями датчиков в светлой и темной склянках, мг/л; O_{l0} и O_{lf} — соответственно начальная и конечная концентрации кислорода в светлой склянке; O_{d0} и O_{df} — начальная и конечная концентрации кислорода в темной склянке; $C_{хл}$ — концентрация Хл, мкг/л; PQ — фотосинтетический коэффициент; t — время экс-

позиции, ч. Значение фотосинтетического коэффициента принимали равным 1.42 (Laws, 1991; Smith et al., 2012). Для определения $Aч$ весь ряд данных аппроксимировали прямой и использовали начальные и конечные значения DO из уравнения аппроксимации для начального и конечного моментов времени экспозиции проб. В Удской губе, Ульбанском заливе и зал. Николая было выполнено по одному измерению скорости продукции кислорода для расчета $Aч$, которые применяли далее для расчета ПП соответствующей акватории.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Во время проведения исследований акватория Шантарского архипелага, за исключением Тугурского залива, была свободна от ледяного покрова. Температура воды на поверхности изменялась от 1.13 до 13.8°C. Наиболее сильно были прогреты воды Удской губы, где температура воды на поверхности принимала значение 13.8°C в куту и понижалась до 4.7°C на северо-восточной границе залива (рис. 2а). В зал. Николая температура во внутренней части составляла 12.35°C, а на внешней границе понижалась до 2.46°C. В Ульбанском заливе температура воды изменялась от 10.36°C в куту до 1.37°C в средней части акватории. Воды зал. Академии были наименее прогреты. Температура воды на поверхности составляла 2–4°C, а на северной границе залива — 12.96°C.

В придонном слое Ульбанского залива и зал. Академии распределение температуры воды было более однородным: –1.03–0.03 и 4°C соответственно. Во внутренней части Удской губы существовало ядро холодных вод с температурой от –0.26 до 7.48°C. В зал. Николая температура воды изменялась от 2.46 до 12.38°C.

Соленость воды в исследуемом районе изменялась от 6.95 до 31.90‰ в поверхностном слое и от 24.64 до 32.52‰ — в придонном. Существовала общая тенденция к увеличению солености в направлении от кутовых частей заливов к открытым акваториям. Наиболее пресными воды (6.95–7.02‰ на поверхности) были в кутовой части Удской губы. Соленость придонных вод здесь составляла 27.13‰. Наблюдалось увеличение солености в направлении северо-восточной границы Удской губы, где воды были однородны по глубине со значением солености 31.8‰. В зал. Николая соленость была однородна по глубине и составляла 24.63–24.66‰ во внутренней его части и 29.70–29.77‰ на внешней границе. В Ульбанском заливе соленость составляла 24.34–28.00‰ на поверхности и 29.94–31.50‰ у дна и возрастала по направлению к внешней границе акватории.

Содержание нитратов в акватории Шантарского архипелага изменялось от 0.05–2.57 до

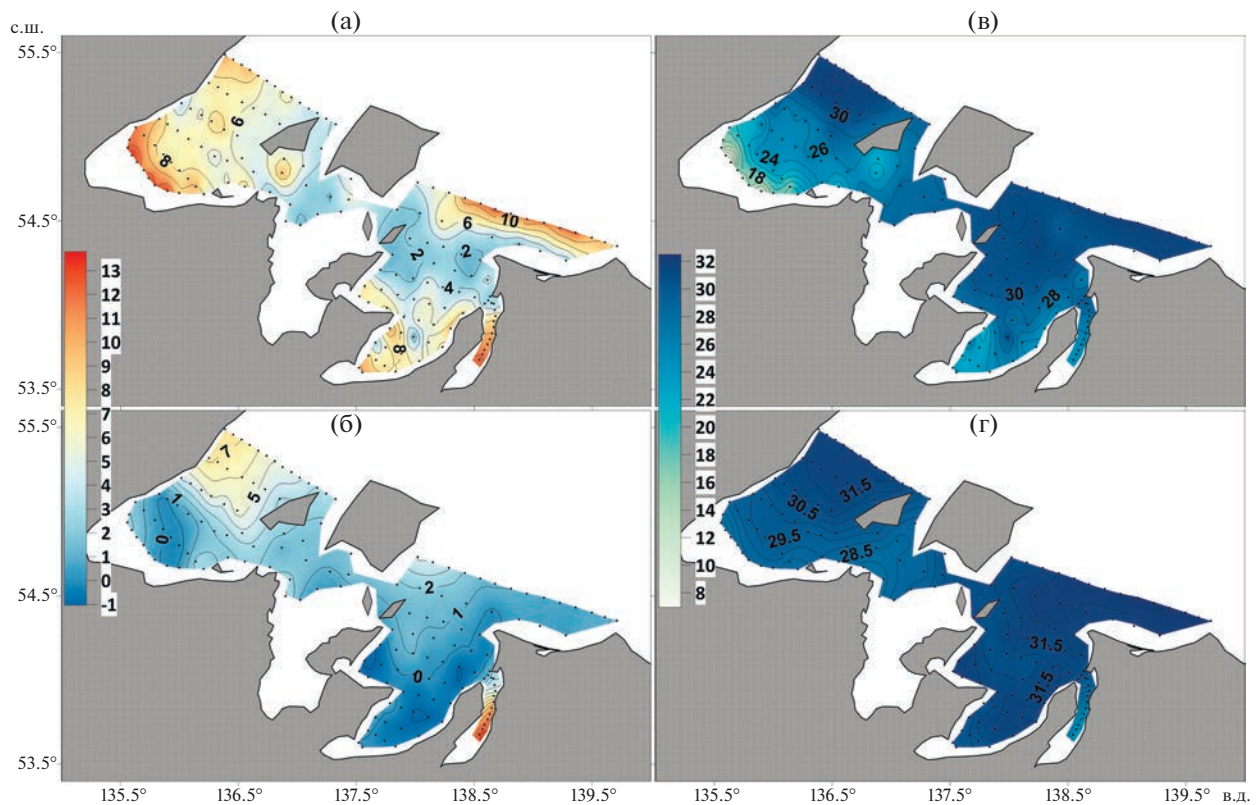


Рис. 2. Пространственное распределение температуры воды (°C, левый ряд) и солёности (‰, правый ряд) в поверхностном (а, в) и придонном (б, г) слоях в акватории Шантарского архипелага 11–25 июля 2016 г.

0.05–6.36 мкмоль/л в поверхностном и придонном слоях соответственно. Наибольшие концентрации нитратов на поверхности были зарегистрированы в северной части Удской губы. В Ульбанском заливе содержание нитратов составляло 0.05–0.30 мкмоль/л, в зал. Николая изменялось от 0.24 до 0.56 мкмоль/л и возрастало в направлении его внешней границы. В поверхностных водах открытой части зал. Академии содержание нитратов достигало 1.31 мкмоль/л.

В придонном слое содержание нитратов было наибольшим в кутовой части Удской губы в области холодных вод и составляло 2.00–6.36 мкмоль/л. В центральной части Удской губы концентрации нитратов уменьшались до 0.84 мкмоль/л, а на севере – до 1.51–2.59 мкмоль/л. В придонных водах кутовой и центральной частях Ульбанского залива концентрации нитратов составляли 0.05 и 0.84 мкмоль/л соответственно. Содержание нитратов в придонных водах зал. Николая и в открытой части зал. Академии составляло 0.20–0.60 и 0.10–0.25 мкмоль/л соответственно.

Концентрации растворенных форм фосфатов на акватории Шантарского архипелага изменялись от 0.13 до 1.09 мкмоль/л (рис. 3в, 3г). В Удской губе обнаружено наиболее высокое содержание фосфатов: 0.13–0.87 и 0.75–

1.09 мкмоль/л в поверхностных и придонных водах соответственно. Содержание фосфатов возрастало от кутовой части залива к внешней границе в северном направлении.

В Ульбанском заливе содержание фосфатов составляло 0.16–0.25 и 0.17–0.31 мкмоль/л в поверхностных и придонных водах соответственно. Наблюдалось увеличение концентрации фосфатов по направлению к внешней границе залива. В зал. Николая концентрации фосфатов изменялись от 0.34–0.49 до 0.37–0.48 мкмоль/л в поверхностных и придонных водах соответственно. В открытой части зал. Академии содержание фосфатов составляло 0.31–0.45 и 0.48–0.62 мкмоль/л в поверхностном и придонном слоях соответственно.

Содержание силикатов в поверхностных и придонных водах зал. Николая, Ульбанского залива и открытой части зал. Академии было низким – 0.17–2.00 мкмоль/л (рис. 3д, 3е). Концентрации силикатов в Удской губе, напротив, были очень высокими: 4.67–88.83 и 4.43–18.33 мкмоль/л в поверхностных и придонных водах соответственно. При этом для всей водной толщи характерно уменьшение концентраций в направлении от кутовой части к северной границе залива.

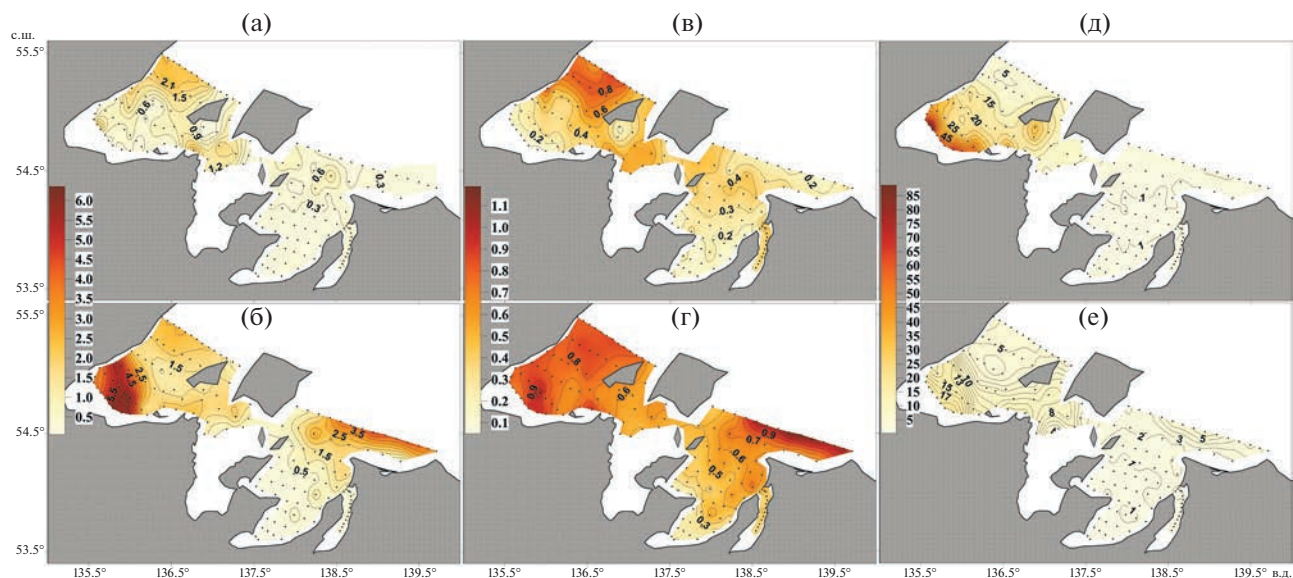


Рис. 3. Пространственное распределение нитратов (мкмоль/л, левый ряд), фосфатов (мкмоль/л, средний ряд) и силикатов (мкмоль/л, правый ряд) в поверхностном (а, в, д) и придонном (б, г, е) слоях в акватории Шантарского архипелага 11–25 июля 2016 г.

Интегральное содержание Хл на исследованной акватории составляло 11.33–69.36 мкг/м² (рис. 4). Удская губа характеризовалась пониженными значениями Хл: на большей части акватории концентрация Хл не превышала 20 мкг/м², понижаясь до 11.33 мкг/м² в куту. Лишь у северо-западной границы полигона содержание Хл достигало 36.55–42.55 мкг/м². В зал. Николая содержание Хл также было низким и составляло 11.69–13.49 мкг/м². В Ульбанском заливе и зал. Академии содержание Хл было относительно высоким – соответственно 22.88–65.01 и 21.84–69.36 мкг/м².

Ассимиляционные числа фитопланктона в Ульбанском заливе, зал. Николая и Удской губе составили соответственно 4.45, 5.85 и 2.36 мгС/(мгХл ч). Для открытой части зал. Академии величину *A_ч* приняли равной значению, полученному для Ульбанского залива.

Пространственное распределение ПП фитопланктона в фотическом слое вод в общих чертах соответствовало пространственному распределению Хл (рис. 5). Величина интегральной ПП в Удском заливе изменялась от 250 до 1000 мгС/(м² · сут), в Ульбанском заливе – от 1285 до 3182 мгС/(м² · сут), а в зал. Академии – от 1069 до 4268 мгС/(м² · сут). Значения ПП, полученной нами для внешней части акватории Тугурского залива, находились в диапазоне 300–500 мгС/(м² · сут). В зал. Николая ПП изменялась от 752 до 828 мгС/(м² · сут).

ОБСУЖДЕНИЕ

Наибольшему влиянию речного стока, судя по распределению солёности и температуры (рис. 2), подвержена Удская губа, в которую впадает р. Уда со среднегодовым расходом 823 м³/с. Среднегодовые расходы рек Ульбан, Сыран и Усалгин, впадающих в Ульбанский залив и зал. Николая, составляют соответственно 9.62, 10.6 и 37.4 м³/с (Семкин и др., 2022). Поэтому Удскую губу можно рассматривать как бассейн, наиболее подверженный влиянию речного стока по сравнению с Ульбанским заливом и зал. Николая.

Несмотря на существенное различие в объемах речного стока, содержание нитратов и фосфатов в поверхностных водах Удской губы, Ульбанского залива и зал. Николая различалось не более чем в 2 раза. Высокие концентрации нитратов и фосфатов зарегистрированы в областях холодных соленых вод во внутренней части Удской губы у дна и в придонных водах на северной границе зал. Академии. Воды р. Уда содержали малое количество азота и фосфора и для приемного бассейна являлись источником растворенного кремния (Семкин и др., 2020), содержание которого достигало 88.83 мкмоль/л вблизи устья реки.

Наиболее высокие концентрации нитратов и фосфатов соответствовали таковым в придонных водах (рис. 3а, 3б). Источником неорганических форм этих биогенных веществ могло служить разложение органического вещества на дне заливов. Воды зал. Академии содержали меньше азота и фосфора, чем воды Удской губы. Основная при-

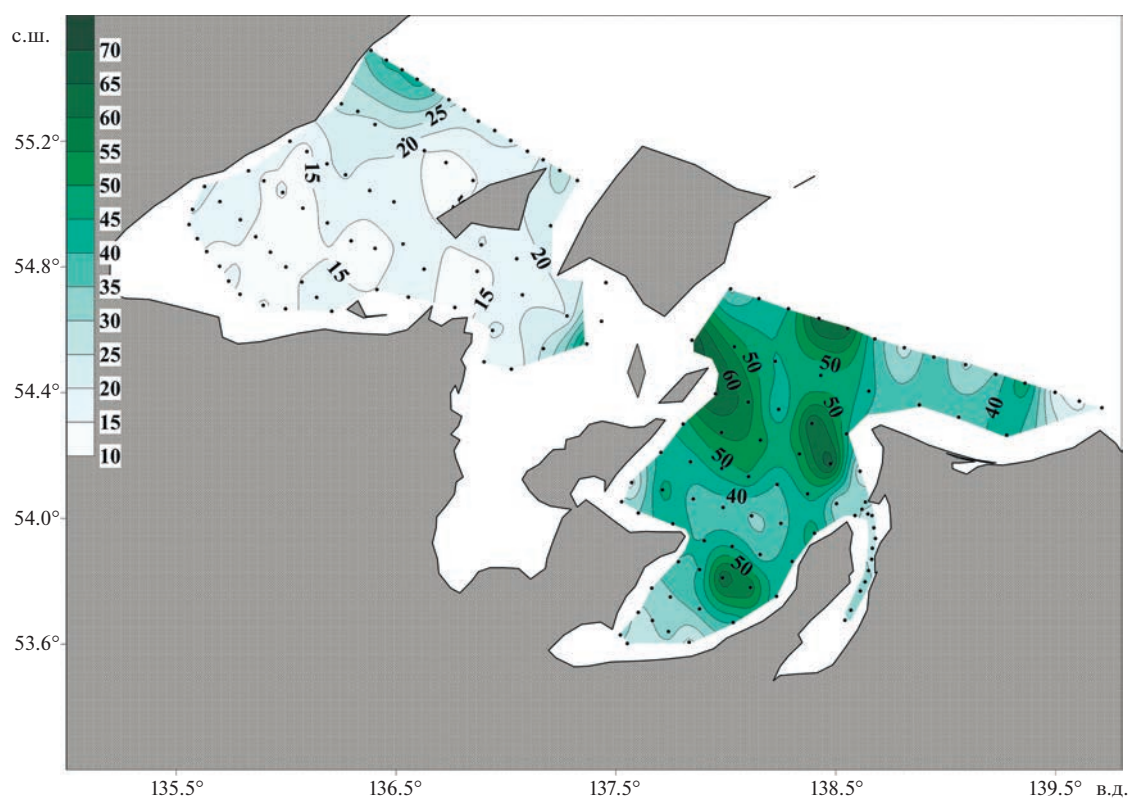


Рис. 4. Пространственное распределение интегральной суммы Хл ($\text{мкг}/\text{м}^2$) в фотическом слое в акватории Шантарского архипелага 11–25 июля 2016 г.

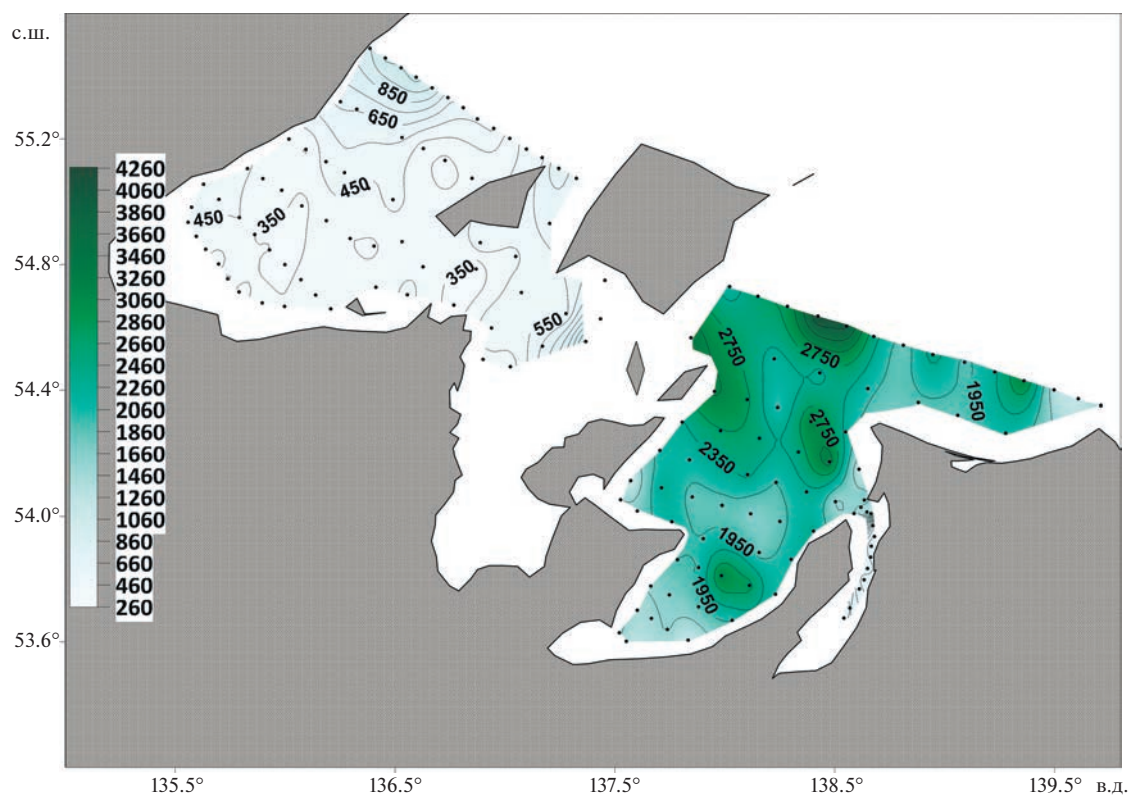


Рис. 5. Пространственное распределение ПП фитопланктона ($\text{мгС}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$) в фотическом слое в акватории Шантарского архипелага 11–25 июля 2016 г.

чина данного различия, по-видимому, заключается в разной скорости ассимиляции биогенных веществ при фотосинтетической активности фитопланктона. Такой вывод косвенно подкрепляется интегральным содержанием Хл в фотическом слое, средние значения которого в зал. Академии в 4 раза выше, чем в Удской губе.

Существует различие в функционировании экосистем Удской губы и Ульбанского залива, которое приводит к разной фотосинтетической активности фитопланктона. Реки, впадающие в заливы акватории Шантарского архипелага, проходят через болотистые торфяники и поэтому содержат высокие концентрации гумусового вещества (ГВ). Однако реки вносят в приемные бассейны разное количество ГВ. В период наших исследований воды Удской губы были окрашены в темно-коричневый цвет, концентрация ГВ в них была выше, чем в водах зал. Академии (Мельников и др., 2020). Высокое содержание ГВ в воде приводит к быстрому ослаблению ФАР с глубиной (Jones, 1992). Кроме этого при образовании устойчивых комплексов с железом (Catrouillet et al., 2014) снижается биодоступность последнего, что также является причиной ослабления фотосинтетической активности фитопланктона. Действительно, скорость ассимиляции углерода в Ульбанском заливе и зал. Николая была в 2 раза выше, чем в Удской губе. Средние интегральные значения ПП зал. Академии и Ульбанского залива в 5 раз выше средней интегральной ПП в Удской губе.

Значения ПП, полученные нами для внешней части Тугурского залива, составили 300–500 мгС/(м² · сут). Ранее ПП фитопланктона Тугурского залива, рассчитанная на основе радиоуглеродного метода, была рассмотрена в работе Дзюбан (2003). По его данным, ПП во внешней части залива в июле–августе во время прилива изменяется в пределах 196–623 мгС/(м² · сут) и соответствует олиготрофно-мезотрофному уровню продуктивности вод. В момент отлива ПП понижается до 182 мгС/(м² · сут). Учитывая большие изменения уровня воды для разных фаз прилива/отлива, можно считать, что большой воде соответствует ПП, характерная для соленых вод, не подверженных влиянию речного стока. В малую воду воздействие пресного стока наиболее заметно, что выражается в низких значениях ПП. Величины ПП, рассчитанные нами, хорошо согласуются с результатами, полученными А.Н. Дзюбан для высокого уровня воды.

ПП в Охотском море изменяется в широком диапазоне. В прикурильском районе в весенне-летний период ПП варьирует от 500 до 2500 мгС/(м² · сут) (Аржанова, Зубаревич, 1997). В районе мыса Евреинова в августе ПП может достигать 7000–10000 мгС/(м² · сут) (Налетова и др., 1997). На

шельфе в районе материкового склона о-ва Парамушир и п-ва Камчатка в июле–августе ПП может составлять 920–2730 мгС/(м² · сут) (Сорокин, 1997). В открытом море в этот же период ПП изменяется от 280 до 460 мгС/(м² · сут) (Сорокин, 1997). Значения продукции фитопланктона, полученные для Удской губы и зал. Николая, находятся в рамках средних величин ПП большей части Охотского моря, составляющих в июле–августе 30–2730 мгС/(м² · сут) (Sorokin, Sorokin, 1999). ПП Ульбанского залива и зал. Академии соответствует уровню ПП таких шельфовых областей, как восточный шельф о-ва Сахалин, где ПП летом может изменяться от 4000 до 6000 мгС/(м² · сут) (Sorokin, Sorokin, 1999).

В Гданьском заливе, в который впадает р. Висла со среднегоголетним стоком 1080 м³/с, в период с апреля по октябрь ПП изменяется от 820 до 3820 мгС/(м² · сут) (Кудрявцева и др., 2018; Witek et al., 1997; Zdun et al., 2021), а в отдельных случаях может достигать 12 900 мгС/(м² · сут) (Zdun et al., 2021). В открытых водах Балтийского моря ПП составляет 2090 мгС/(м² · сут) в апреле и 1180 мгС/(м² · сут) в сентябре (Zdun et al., 2021). Полученные результаты для вод Балтийского моря и акватории Шантарского региона соизмеримы. Однако в Балтийском море при высокой концентрации Хл (около 35 мкг/л) 80% светового излучения поглощается в слое воды 0.7 м, а при низкой концентрации Хл (около 0.35 мкг/л) – в слое воды до 3 м (Dera, Wozniak, 2010). По нашим данным, толщина ФС, рассчитанная из глубины залегания 1% ФАР по отношению к ее поверхностному значению (Ryther, 1956), изменялась в диапазонах 11.3–20.8 м в Удской губе, 11.9–14.3 м в зал. Николая и 15.6–20.9 м в Ульбанском заливе. Эти бассейны относятся к акваториям, находящимся под большим воздействием приливо-отливных течений. Приливы здесь достигают 6 м, а в Удской губе – 9.7 м (Люция..., 1998). Подобная динамическая активность способствует перемешиванию и ослаблению вертикальной стратификации вод, что приводит к увеличению ФС.

Формирование ПП на акватории Шантарского архипелага происходит вследствие поставки биогенных веществ в фотический слой из нижележащих слоев благодаря интенсивным приливным течениям в условиях слабой стратификации вод. Высокое содержание гумусовых веществ в Удской губе ограничивает развитие фитопланктона, несмотря на высокое содержание биогенных веществ.

Кормовой базой гренландских китов является зоопланктон. В период нагула они ежедневно потребляют биомассу в количестве 2–3% от общей массы животного, что в среднем составляет 1.5–2 т. (Lowry et al., 2004). В свою очередь, биомасса зоопланктона формируется за счет употребления в

пищу фитопланктона, бактериопланктона и растворенного органического вещества (Steinberg, Landry, 2017). Наиболее крупные стада гренландских китов были замечены в кутовой части Ульбанского залива (Мельников, Федорец, 2016; Шпак, Парамонов, 2015, 2018; Ivashchenko, Clapham, 2010). Общая площадь залива составляет 2100 км² с максимальными глубинами на внешней границе 30–32 м. По представленным в настоящей работе данным, средняя ПП фитопланктона во внутренней части Ульбанского залива составляла 1500 мгС/(м² · сут) на площади около 1000 км². Это соответствует общей величине ПП 1500 тС/сут, или 15000 т/сут сырой массы фитопланктона (Menden-Deuer, Lessard, 2000). При условии, что продукция вторичного звена пищевой цепи составляет 10% от продукции фитопланктона (Odum, 1971), продукция зоопланктона составляет 1500 т/сут. В этот расчет не входят концентрации растворенного органического вещества и бактериопланктона. При условии, что продукция бактериопланктона может быть приблизительно равной продукции фитопланктона (Дзюбан, 2003), величина общей продукции зоопланктона составит 3000 т/сут.

В кутовой части Ульбанского залива количество китов может достигать 60 особей (Мельников, Федорец, 2016). Полученные величины продукции зоопланктона более чем достаточны для их прокорма.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведен анализ результатов исследований акватории Шантарского архипелага, выполненных 11–25 июля 2016 г. Средняя интегральная ПП вод зал. Академии в 5 раз превышала ПП в Удской губе. Поставка биогенных веществ в фотический слой из нижележащих вод благодаря интенсивным приливным течениям в условиях слабой стратификации вод вызывала рост ПП. Высокое содержание гумусовых веществ в Удской губе ограничивало развитие фитопланктона, несмотря на высокое содержание биогенных веществ.

Значения ПП изменялись для заливов Удского, Академии и Николая в диапазонах 250–1000, 1069–4268 и 752–828 мгС/(м² · сут) соответственно. Полученные величины ПП соответствуют продукции прибрежных акваторий, находящихся под влиянием речного стока и достаточны для формирования кормовой базы полярных китов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 21-55-53015-ГФЕН и госбюджетных тем 121-21500052-9 и 121021700346-7.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят членов экипажа НИС "Профессор Гагаринский" и научный состав за всестороннюю помощь в экспедиционных исследованиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аржанова Н.В., Зубаревич В.Л. Сезонные изменения содержания биогенных элементов в Охотском море как основа для оценки продукции фитопланктона // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: ВНИРО. 1997. С. 92–97.
- Берзин А.А., Дорошенко Н.В. Сводные материалы по гладким китам Охотского моря // Научно-исследовательские работы по морским млекопитающим северной части Тихого океана в 1978/79 гг. М.: ВНИРО. 1979. С. 56–65.
- Волков А.Ф. Интегральные схемы количественного распределения массовых видов зоопланктона дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана по средним многолетним данным (1984–2006) // Изв. ТИНРО. 2008. Т. 154. С. 135–143.
- Дзюбан А.Н. Первичные продукционные процессы в воде Тугурского залива Охотского моря // Океанология. 2003. Т. 43. № 3. С. 383–392.
- Жабин И.А., Лукьянова Н.Б., Дубина В.А. Структура и динамика вод морской акватории национального парка "Шантарские острова" (Охотское море) по данным спутниковых наблюдений // Исслед. Земли из космоса. 2018. № 5. С. 3–14.
- Звалинский В.И. Количественное описание морских экосистем. I. Общие подходы // Изв. ТИНРО. 2008. Т. 152. С. 132–153.
- Звалинский В.И., Лобанов В.Б., Захарков С.П., Тищенко П.Я. Хлорофилл, замедленная флуоресценция и первичная продукция северо-западной части Японского моря осенью 2000 г. // Океанология. 2006. Т. 46. № 1. С. 27–37.
- Кудрявцева Е.А., Александров С.В., Дмитриева О.А. Сезонная изменчивость первичной продукции и состава фитопланктона в береговой зоне российского сектора Ганьского бассейна Балтийского моря // Океанол. исслед. 2018. Т. 46. № 3. С. 99–115.
- Лоция Охотского моря (№ 1406). Вып. 1. Южная часть моря. СПб.: ГУНиО. 1998. 390 с.
- Матвеев В.И., Жигалов И.А. Оценка величины первичной продукции динамически активных зон Охотского моря // Вопр. промысл. океанографии. М.: ВНИРО. 2008. Вып. 5. № 2. С. 208–215.
- Мельников В.В., Федорец Ю.В. Распределение зоопланктона и полярного кита *Balaena mysticetus* Lin-

- naeus, 1758 в заливе Академии Охотского моря // Биол. моря. 2016. Т. 42. № 3. С. 189–194.
- Мельников В.В., Федорев Ю.В., Семкин П.Ю. и др. Гидробиологические особенности заливов Шантарского района в связи с летним нагулом полярных китов Охотской популяции // Океанология. 2020. Т. 60. № 2. С. 1–6.
- Методы гидрохимических исследований основных биогенных элементов. М.: ВНИРО. 1988. 120 с.
- Налетова И.А., Сапожников В.В., Метревели М.П. Особенности распределения первичной продукции в летний период и оценка суммарной продукции в Охотском море // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: ВНИРО. 1997. С. 98–103.
- Семкин П.Ю., Тищенко П.Я., Павлова Г.Ю. и др. Карбонатная система эстуариев рек Сыран и Ульбан (Ульбанский залив Охотского моря) в период летнего паводка // Водные ресурсы. 2022. Т. 49. № 5. С. 650–661.
- Семкин П.Ю., Тищенко П.П., Тищенко П.Я. и др. Характеристика продукционно-деструкционных процессов в эстуариях рек Уда и Усалин (Охотское море) в период летнего паводка // Вестн. ДВО РАН. 2020. № 2. С. 88–96.
- Сорокин Ю.И. Первичная продукция в Охотском море // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря. М.: ВНИРО. 1997. С. 103–110.
- Тищенко П.П. Первичная продукция фитопланктона на северо-восточном шельфе острова Сахалин в летний период // Морск. биол. журн. 2022. Т. 7. № 4. С. 81–97.
- Тищенко П.П., Звалинский В.И., Тищенко П.Я. и др. Первичная продукция Амурского залива (Японское море) в летний сезон 2008 года // Биол. моря. 2017. Т. 43. № 3. С. 195–202.
- Тищенко П.П., Тищенко П.Я., Еловская О.А. и др. Условия формирования первичной продукции фитопланктона в заливе Восток (Японское море) весной 2016 г. // Изв. ТИНРО. 2019. Т. 198. С. 164–185.
- Чернявский В.И., Жигалов И.А., Матвеев В.И. Океанологические основы формирования зон высокой биологической продуктивности Охотского моря // Охотское море. Гидрометеорология и гидрохимия. Проект “Моря”. Л.: Гидрометеиздат. 1993. Т. 9. Вып. 2. С. 157–160.
- Шпак О.В., Парамонов А.Ю. Наблюдения за белухами (*Delphinapterus leucas*), косатками (*Orcinus orca*), гладкими китами (*Balaenidae*) в Ульбанском заливе Охотского моря // Морские млекопитающие Голарктики. Сб. науч. тр. М.: Совет по морским млекопитающим. 2012. Т. 2. С. 395–400.
- Шпак О.В., Парамонов А.Ю. Наблюдения за гринландскими китами (*Balaena mysticetus*) в Шантарском регионе Охотского моря; потенциальные угрозы для восстановления численности популяции // Морские млекопитающие Голарктики. Сб. науч. тр. М.: Совет по морским млекопитающим. 2015. Т. 2. С. 334–342.
- Шпак О.В., Парамонов А.Ю. Гринландский кит *Balaena mysticetus* Linnaeus, 1758 в западной части Охотского моря (2009–2016 гг.): особенности распределения, поведение, угрозы // Биол. моря. 2018. Т. 4. № 3. С. 179–186.
- Шунтов В.П. Биологические ресурсы Охотского моря. М.: Агропромиздат. 1985. 224 с.
- Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей. Т. 1. Владивосток: ТИНРО-центр. 2001. 580 с.
- Catrouillet C., Davranche M., Dia A. et al. Geochemical modeling of Fe (II) binding to humic and fulvic acids // Chemical Geol. 2014. V. 372. P. 109–118.
- Dera J., Wozniak B. Solar radiation in the Baltic Sea // Oceanologia. 2010. V. 52. P. 533–582.
- Ivashchenko Yu., Clapham P. Bowhead *Balaena mysticetus* in the Okhotsk Sea // Mammal. Rev. 2010. V. 40. № 1. P. 65–89.
- Jeffrey S.W., Humphrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanz. 1975. V. 167. № 2. P. 191–194.
- Jones R.I. The influence of humic substances on lacustrine planktonic food chains // Hydrobiologia. 1992. V. 229. P. 73–91.
- Laws E.A. Photosynthetic quotients, new production and net community production in the open ocean // Deep-Sea Res. I. 1991. V. 38. № 1. P. 143–167.
- Lorenzen C.J. Determination of chlorophyll and pheo-pigments: spectrophotometric equations // Limnol. Oceanogr. 1967. V. 12. P. 343–346.
- Lowry L.F., Sheffield G., George J.C. Bowhead whale feeding in the Alaskan Beaufort Sea, based on stomach contents analyses // J. Cetacean Res. Manage. 2004. V. 6. P. 215–223.
- Menden-Deuer S., Lessard E.J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton // Limnol. Oceanogr. 2000. V. 45. № 3. P. 569–579.
- Odum E.P. Fundamentals of ecology. W.B. Saunders Company, 3rd Ed., Philadelphia: 1971. p. 574.
- Ryther J.H. Measurement of primary production // Limnol. Oceanogr. 1956. V. 1. № 2. P. 72–84.
- Shuntov V.P., Ivanov O.A., Dulepova E.P. Biological resources in the Sea of Okhotsk Large Marine Ecosystem: Their status and commercial use // Deep Sea Res. Part II. 2019. V. 163. P. 33–45.
- Sorokin Yu.I., Sorokin P.Yu. Production in the Sea of Okhotsk // J. Plankton Res. 1999. V. 21. № 2. P. 201–230.
- Smith L.M., Silver C.M., Oviatt C.A. Quantifying variation in water column photosynthetic quotient with changing field conditions in Narragansett Bay, RI, USA // J. Plankton Res. 2012. V. 34. № 5. P. 437–442.
- Steinberg D.K., Landry M.R. Zooplankton and the Ocean Carbon Cycle // Annu. Rev. Mar. Sci. 2017. V. 9. P. 413–444.
- Witek Z., Ochocki S., Maciejowska M., Pastuszek M., Nakonieczny J., Podgorska B. Phytoplankton primary production and its utilization by the pelagic community in the coastal zone of the Gulf of Gdansk (southern Baltic) // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1997. V. 148. P. 169–186.
- Zdun A., Stoń-Egiert J., Ficek D., Ostrowska M. Seasonal and Spatial Changes of Primary Production in the Baltic Sea (Europe) Based on in situ Measurements in the Period of 1993–2018 // Front. Mar. Sci. 2021. V. 7. P. 604532.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2020.604532>

Phytoplankton Primary Production in the Coastal Water surrounding Shantar Archipelago

P. P. Tishchenko^a, P. Ya. Tishchenko^a, P. Yu. Semkin^a, and M. G. Shvetsova^a

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

Our studies were carried out in July 2016, in the Uda Bay and the Academy Bay (including the Ulban Bay and Nikolay Bay). The primary production (PP) of phytoplankton in the photic zone was calculated from the thickness of the euphotic zone, as well as by the concentration of chlorophyll *a*, and the assimilation numbers of phytoplankton. We used for calculations a modified nonrectangular hyperbola model, for photosynthetic *light-response curves of phytoplankton*. The formation of PP is a function of the supply of nutrients to the photic zone from the underlying waters by intense tidal currents under conditions of weak stratification. The high concentrations of humus substances in Uda Bay limited the growth of phytoplankton. The values of integrated PP varied between Uda Bay to Academy Bay from 250–1000 to 1069–4268 mgC m⁻² day⁻¹.

Keywords: phytoplankton primary production, Shantar Archipelago, Academy Bay, Uda Bay

УДК 597.553.2.591.4.575.21

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОРЮШЕК (OSMERIFORMES: OSMERIDAE) ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

© 2023 г. Н. С. Романов*

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

*e-mail: n_romanov@inbox.ru

Поступила в редакцию 17.03.2022 г.

После доработки 11.07.2022 г.

Принята к публикации 06.10.2022 г.

Впервые проведено сравнение малоротых корюшек японской *Hypomesus nipponensis* McAllister, 1963, обыкновенной *H. olidus* (Pallas, 1814) и морской *H. japonicus* (Brevoort, 1856), а также зубатой корюшки *Osmerus dentex* Steindachner et Kner, 1870 с использованием дисперсии флуктуирующей асимметрии, коэффициента вариации и средних значений признаков. Наибольшей суммой дисперсий по всем признакам характеризовалась зубатая корюшка, а наименьшей — морская корюшка, что, очевидно, связано с более стабильными условиями эмбрионального и раннего постэмбрионального развития последней. Японская и обыкновенная корюшки схожи по коэффициентам вариации всех признаков. Для зубатой корюшки отмечена максимальная сумма коэффициентов вариации по всем признакам, а для морской корюшки — минимальная, что может говорить о ее относительной морфологической стабильности в ареале. Бóльшая изменчивость корюшек, нерестящихся в пресной воде, хорошо согласуется с заключением Г.В. Никольского с соавторами (1976) о том, что изменчивость признаков у пресноводных рыб выше, чем у морских. По средним значениям признаков четыре вида корюшек различаются только по числу лучей в грудных плавниках, при этом минимальное значение характерно для обыкновенной корюшки, а максимальное — для морской. Минимальное число отличий от других видов отмечено у японской (24) и обыкновенной (26) корюшек, а максимальное (28) — у морской и зубатой корюшек.

Ключевые слова: малоротые корюшки, *Hypomesus*, *Osmerus*, флуктуирующая асимметрия, коэффициент вариации, изменчивость

DOI: 10.31857/S0134347523010060, EDN: LSAPKL

Малоротые корюшки рода *Hypomesus* Gill., 1862 обитают в северной части Тихого океана, а также вдоль арктического побережья Азии и Северной Америки, населяя прибрежные воды, реки и озера. В российских водах обитают три вида малоротых корюшек. Японская малоротая корюшка *H. nipponensis* McAllister, 1963 представлена проходной и жилой формами. Встречается в Японском море — от низовьев р. Амур до Японии и Северной Кореи, в Охотском море — у восточного Сахалина и южных Курильских островов (Клюканов, 1966; Гриценко, 2002; Атлас ..., 2003; Saruwatari et al., 1997), а также в северных заливах Желтого моря (Chan-xin et al., 1987). Обыкновенная малоротая корюшка *H. olidus* (Pallas, 1814), имеющая проходную и жилую формы, населяет озера, реки и опресненные участки морей. Ее ареал охватывает северную часть Тихого океана: на юг до устья р. Амгу (46° с.ш.) по азиатскому побережью и до р. Коппер по американскому побере-

жью (Клюканов, 1966; Шедько, 2001; Гриценко, 2002; Namada, 1961; Романов, 2017). К северу от Берингова пролива *H. olidus* встречается на восток до р. Маккензи, на запад — до бассейна р. Алазея (Дрягин, 1933), найдена также в оз. Круглое недалеко от Карской губы (Иванова, 1952) и в юго-восточной части Баренцева моря (Скурихина и др., 2019). Морская малоротая корюшка *H. japonicus* (Brevoort, 1856) обитает в прибрежных водах, в заливах и лагунах. Размножается в прибрежной полосе. Населяет Японское и Охотское моря, а также прикамчатские воды Берингова моря (Берг, 1932; Черешнев и др., 1999; Гриценко, 2002; Атлас ..., 2003; Saruwatari et al., 1997).

Зубатая корюшка *Osmerus dentex* Steindachner et Kner, 1870 ведет проходной образ жизни. До наступления половой зрелости в течение всего года обитает в прибрежных морских водах, лиманах, предпочитает полузакрытые заливы и бухты. При созревании мигрирует в реки на нерест. Характе-

ризуется обширным ареалом — от Белого моря до Берингова пролива по арктическому побережью и от Берингова пролива на юг до Кореи и северной Японии (Берг, 1932; Черешнев и др., 2001; Гриценко, 2002; Атлас ..., 2003; Choi et al., 1990).

Из трех корюшек, нерестящихся в пресной воде, обыкновенная малоротая корюшка является фитофилом, а японская и зубатая корюшки — литофилы. При совпадении ареалов двух последних видов в малых и средних по размеру реках их нерестилища, по-видимому, могут перекрываться, так как оба вида нерестятся в нижнем течении. В крупных реках нерестилища зубатой корюшки располагаются далеко от устья (Гриценко, 2002).

Изменчивость — это реально существующие различия между организмами и группами организмов по степени выраженности их качественных и количественных признаков и свойств (Simpson, 1944). Исследование морфологической изменчивости представляет значительный интерес, так как позволяет оценить норму реакции того или иного вида и его адаптивные возможности. Масштабные исследования морфологической изменчивости реально демонстрируют диапазоны варьирования значений тех или иных признаков, а значит, позволяют внести изменения или дополнения в диагностические таблицы и таксономические описания видов. Несомненна важность изучения морфологической изменчивости в свете внутривидового разнообразия как причины эволюционной стабильности (Северцов, 1990).

Наряду с межпопуляционной изменчивостью большой интерес представляет исследование межвидовой изменчивости путем сравнения близких видов, используя как средние (видовые) значения их признаков, так и флуктуирующую асимметрию и коэффициент вариации, которые достаточно хорошо зарекомендовали себя в популяционных исследованиях (Яблоков, 1966, 1968; Яблоков, Этин, 1968; Захаров, 1987; Романов, 2001; Parsons, 1992; Romanov, 1995, 2017; Romanov, Mikheev, 2020; Zakharov et al., 2020; Graham, 2021). Применение последних показателей особенно важно при работе с небольшим количеством признаков. К настоящему времени проведены исследования межвидовой изменчивости корюшек рода *Hypomesus* (Osmeridae) (см.: Бу, Картавцев, 2017), сигов рода *Coregonus* (Coregonidae) (см.: Канеп, 1976), голецов рода *Salvelinus* (Salmonidae) (см.: Romanov et al., 2011; Pavlov et al., 2013), осетров рода *Acipenser* (Acipenseridae) (см.: Romanov, Skirin, 2011), дафний рода *Cladocera* (Daphniidae) (см.: Зуйкова, Бочкарев, 2016) и даже изменчивости между родами *Sebastes* и *Sebastolobus* (Scorpenidae) (см.: Romanov, 1999). Цель настоящей работы — проанализировать межвидовую изменчивость

средних значений, дисперсий флуктуирующей асимметрии и коэффициентов вариации использованных признаков корюшек Дальнего Востока.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящего исследования послужили многолетние сборы корюшек из водоемов Дальнего Востока (Романов, 2010, 2013, 2022; Romanov, 2017). Объем и характеристика материала отражены в табл. 1. Анализировали следующие билатеральные признаки: число ветвистых лучей в грудных (*P*) и брюшных (*V*) плавниках; число заглазничных (*porb*) и подглазничных (*iorb*) костей, по которым проходит подглазничный канал сейсмодатчика системы головы. Эти признаки были выбраны намеренно, так как они легко учитываются и вероятность ошибок при подсчете очень мала, в отличие, например, от такого признака, как число чешуй в боковой линии. Дисперсию флуктуирующей асимметрии рассчитывали по формуле, предложенной А.Р. Палмером и К. Штробекком (Palmer, Strobeck, 1986):

$$\sigma_d^2 = \text{var} \left[\frac{A_i}{(R_i + L_i)/2} \right], \text{ где: } A_i = (R_i - L_i), A_i - \text{асимметрия } i\text{-той особи, } R_i - \text{значение признака справа, } L_i - \text{значение признака слева.}$$
 Данная формула дисперсии флуктуирующей асимметрии учитывает мерность признаков, что позволяет сравнивать уровень флуктуирующей асимметрии между признаками внутри выборки. Просуммировав дисперсии по всем признакам внутри каждой выборки, получаем интегральную оценку флуктуирующей асимметрии, по которой можно сравнивать разные выборки между собой. Коэффициент вариации вычисляли по формуле: $CV = 100\sigma/M$, где σ — среднее квадратическое отклонение, M — среднее арифметическое значение признака. Ошибку коэффициента вариации вычисляли по формуле:

$$s_{cv} = \frac{CV}{\sqrt{n}} \sqrt{0.5 + \left[\frac{CV}{100} \right]^2}.$$

Достоверность отличий дисперсии флуктуирующей асимметрии определяли по значению *F*-критерия, а средних значений и коэффициентов вариации признаков — по величине *t*-критерия Стьюдента (Плохинский, 1970). Подробно данная методика описана ранее (Romanov, 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Дисперсия флуктуирующей асимметрии

По числу ветвистых лучей в грудных плавниках (*P*) минимальное значение дисперсии отмечено для морской корюшки, а максимальное —

Таблица 1. Характеристика материала

Вид	N, экз.	Число выборок	Выборки, координаты				Период сбора материала, годы
			самая северная	самая южная	самая западная	самая восточная	
<i>Hypomesus nipponensis</i>	913	9; 7/3	Зал. Пильтун (55.7499, 137.6290)	Р. Тесная (42.6954, 130.5894)	Р. Тесная (42.6954, 130.5894)	Оз. Тунайча (46.7455, 143.2553)	2001–2020
<i>H. olidus</i>	915	13; 7/6	Оз. Глухое (59.7428, 149.9329)	Оз. Тунайча (46.7455, 143.2553)	Зейское водохранилище (54.3776, 127.6924)	Оз. Тунайча (46.7455, 143.2553)	2002–2015
<i>H. japonicus</i>	610	9; 0/9	Зал. Счастья (53.3616, 141.2419)	Б. Новгородская (42.6311, 130.9197)	Б. Экспедиции (42.6717, 130.7299)	Зал. Набильский (51.6277, 143.2795)	2000–2005
<i>Osmerus dentex</i>	811	11; 11/0	Р. Тауй (59.6434, 49.0634)	Р. Раздольная (43.3537, 131.7871)	Р. Раздольная (43.3537, 131.7871)	Р. Камчатка (56.2522, 162.4352)	2000–2017

Примечание. В колонке “Число выборок” первое число — общее число, далее — отношение проходных форм к жилым.

Таблица 2. Показатели морфологической изменчивости малоротых (*Hypomesus*) и зубатой (*Osmerus*) корюшек

Вид, род	Дисперсия флуктуирующей асимметрии ($\times 10^{-3}$)					Коэффициент вариации					Среднее значение признака и пределы варьирования (под чертой)			
	<i>P</i>	<i>V</i>	<i>porb</i>	<i>iorb</i>	сумма	<i>P</i>	<i>V</i>	<i>porb</i>	<i>iorb</i>	Сумма	<i>P</i>	<i>V</i>	<i>porb</i>	<i>iorb</i>
<i>Hypomesus nipponensis</i>	1.25	0.62	6.01	7.87	15.61	5.05 ± 0.1	1.93 ± 0.03	5.81 ± 0.1	7.01 ± 0.1	19.80 ± 0.2	$\frac{11.52 \pm 0.02}{9-14}$	$\frac{7.01}{6-8}$	$\frac{3.98}{2-5}$	$\frac{2.02}{1-3}$
<i>H. olidus</i>	1.36	0.84	5.86	4.08	12.32	5.19 ± 0.1	1.89 ± 0.03	5.75 ± 0.1	7.01 ± 0.1	18.60 ± 0.2	$\frac{10.29 \pm 0.02}{8-13}$	$\frac{7.00}{6-8}$	$\frac{3.99}{3-5}$	$\frac{2.02}{1-3}$
<i>H. japonicus</i>	1.03	0.43	3.67	4.60	9.64	5.07 ± 0.1	1.44 ± 0.03	4.16 ± 0.1	4.88 ± 0.1	15.55 ± 0.2	$\frac{12.82 \pm 0.02}{11-14}$	$\frac{7.00}{6-8}$	$\frac{3.98}{2-5}$	$\frac{2.02}{1-3}$
<i>Osmerus dentex</i>	1.17	0.61	3.44	12.14	17.36	4.13 ± 0.1	2.45 ± 0.1	4.44 ± 0.1	10.88 ± 0.3	21.90 ± 0.2	$\frac{11.13 \pm 0.01}{10-13}$	$\frac{7.01}{6-8}$	$\frac{4.00}{3-5}$	$\frac{4.00}{1-3}$
<i>Hypomesus</i>	1.21	0.63	5.18	5.52	12.52	5.10 ± 0.05	1.75 ± 0.02	5.24 ± 0.05	6.30 ± 0.05	17.98 ± 0.1	$\frac{11.54 \pm 0.01}{8-14}$	$\frac{7.00}{6-8}$	$\frac{3.98}{2-5}$	$\frac{2.02}{1-3}$

для обыкновенной, которая схожа с японской корюшкой. Две последние корюшки отличаются от морской ($p < 0.01$ и $p < 0.05$ соответственно), а обыкновенная корюшка отличается от зубатой ($p < 0.05$). По числу ветвистых лучей в брюшных плавниках (*V*) японская и зубатая корюшки схожи и отличаются от обыкновенной и морской корюшек, которые достоверно различаются между собой ($p < 0.001$ для всех). По числу заглазничных костей (*porb*) японская и обыкновенная корюшки не различаются, так же как морская и зубатая, а различия между этими парами достоверны ($p < 0.001$

для всех). По числу подглазничных костей (*iorb*) обыкновенная и морская корюшки схожи и отличаются от японской и зубатой, которые между собой также различаются ($p < 0.001$ для всех). По сумме дисперсий всех признаков зубатая корюшка выделяется наибольшим, а морская — наименьшим значением этого показателя. Малоротые корюшки достоверно различаются: обыкновенная отличается от японской и морской ($p < 0.01$), японская — от морской ($p < 0.001$), а зубатая — от морской и обыкновенной ($p < 0.001$ для обеих) (табл. 2). Суммарное число отличий от других видов по

этому показателю составляет 10 для японской и зубатой корюшек и 12 — для обыкновенной и морской корюшек.

Коэффициент вариации признаков

По признаку *P* все малоротые корюшки схожи и отличаются от зубатой корюшки ($p < 0.001$ для всех). По *V*, *porb* и *iorb* японская и обыкновенная корюшки схожи, но отличаются от морской и зубатой, которые между собой также различаются. По сумме коэффициентов вариации всех признаков зубатая корюшка выделяется наибольшим, а морская — наименьшим значением этого показателя, по которому все виды достоверно различаются ($p < 0.001$ для всех) (табл. 2). Сумма различий между видами по данному показателю: по 11 у японской и обыкновенной корюшек, 13 у морской и 15 у зубатой корюшек.

По средним значениям признаков четыре вида корюшек различаются только по числу лучей в грудных плавниках ($p < 0.001$ для всех), при этом минимальное значение данного показателя характерно для обыкновенной корюшки, а максимальное — для морской (табл. 2).

Японская корюшка характеризуется минимальным числом отличий от других видов корюшек (24), а морская и зубатая корюшки — максимальным (28); немного меньше это значение у обыкновенной корюшки (26).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение корюшек Дальнего Востока показало, что среди малоротых корюшек наиболее схожи между собой японская и обыкновенная корюшки — в девяти попарных сравнениях из 14. В свою очередь, морская корюшка максимально отличается как от японской, так и от обыкновенной — в 10 и девяти попарных сравнениях соответственно. Минимальной суммой дисперсий по всем признакам отличается морская корюшка, что может говорить о значительно лучших условиях эмбрионального и раннего постэмбрионального развития. По коэффициентам вариации признаков можно отметить сходство между японской и обыкновенной корюшками по всем признакам, однако только по сумме коэффициентов различия достоверны. По всем признакам, кроме числа лучей в грудных плавниках, минимальные значения коэффициента вариации, как и суммы коэффициентов вариации по всем признакам характерны для морской корюшки, что говорит об относительной морфологической стабильности этого вида в ареале. В пользу данного предположения может также свидетельствовать наимень-

ший размах изменчивости по числу ветвистых лучей в грудных плавниках (3) по сравнению с этим показателем у японской и обыкновенной малоротых корюшек (5).

Морфологическая изменчивость малоротых корюшек не совпадает с уровнем дивергенции нуклеотидных последовательностей мтДНК между видами. В меньшей степени различаются японская и морская корюшки (11.9%), в большей степени — японская и обыкновенная (12.8%), а еще больше — обыкновенная и морская (13.3%) корюшки (Skurikhina et al., 2004).

Зубатая корюшка приблизительно в одинаковой степени отличается от японской, обыкновенной и морской малоротых корюшек — различия достоверны в восьми, одиннадцати и девяти попарных сравнениях соответственно. По уровню дивергенции нуклеотидных последовательностей мтДНК между зубатой и малоротыми корюшками наблюдается иная картина: больше всех от зубатой корюшки отличается японская (23.1%), намного меньше отличаются обыкновенная и морская корюшки (13.2 и 13.6% соответственно) (Skurikhina et al., 2004). В обоих случаях можно говорить о неодинаковых темпах морфологической и генетической эволюции, что было показано также на птицах (Prager, Wilson, 1975), млекопитающих (Wilson et al., 1974a), лягушках (Wilson et al., 1974b), человекообразных обезьянах (King, Wilson, 1975) и комарах-звонцах (Полуконова, 2016). Зубатая корюшка выделяется наибольшими значениями дисперсии и коэффициента вариации по *iorb* и суммой этих показателей по всем признакам.

Сравнение рода *Hypomesus* с зубатой корюшкой рода *Osmerus* показывает следующую картину: в девяти случаях эти роды достоверно различаются; наибольшее число различий по коэффициенту вариации (5) заметно меньше различий по дисперсии флуктуирующей асимметрии (три) и еще меньше различий по средним значениям признаков (1). Расхождение мтДНК между родами *Hypomesus* и *Osmerus* составляет 18.47%, между родами *Hypomesus* и *Mallotus* — 20.40%, а между родами *Mallotus* и *Osmerus* — 17.62% (Skurikhina et al., 2013), т.е. зубатые корюшки ближе к мойвам, которые в наибольшей степени отличаются от малоротых корюшек. При оценке изменчивости этих родов корюшек можно отметить большие значения суммы как дисперсий, так и коэффициентов вариации по всем признакам у рода *Osmerus*. Основной вклад в этом играют значительно большие значения дисперсии и коэффициента вариации по *iorb* у зубатой корюшки.

Было показано, что расхождение ядерных последовательностей между видами внутри рода *Hy-*

pomesus составляет 6.6–11.8%, а митохондриальных последовательностей 15.1–18.3% (Skurikhina et al., 2013). Изменчивость по флуктуирующей асимметрии (сумме дисперсий по всем признакам) между видами колебалась от 9.64 до 15.61, а по коэффициенту вариации (сумме по всем признакам) — от 15.55 до 19.80. Таким образом, можно предположить, что изменчивость по флуктуирующей асимметрии соответствует таковой по ядерной ДНК, а изменчивость по коэффициенту вариации соответствует таковой по мтДНК.

Более высокий уровень изменчивости у корюшек, нерестящихся в пресной воде, хорошо согласуется с заключением Г.В. Никольского с соавторами (1976) о том, что изменчивость признаков у пресноводных рыб выше, чем у морских, что связано с более лабильными условиями в пресной воде. А так как корюшки, кроме морской малоротой, нерестятся в основном в текучей воде, многие параметры среды оказываются более изменчивыми, чем в морском побережье.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

БЛАГОДАРНОСТИ

Считаю своим приятным долгом поблагодарить за помощь в сборе материала И.Н. Мореву, С.В. Фролова и П.А. Савельева (ННЦМБ ДВО РАН), С.Н. Сафронова (СахГУ), П.М. Васильца (Камчатский филиал ВНИРО), Н.К. Заварзину (Сахалинский филиал ВНИРО), Д.В. Коцюка, Н.Н. Семенченко, С.Ф. Золотухина (Хабаровский филиал ВНИРО), Ю.И. Гавренкова (Владивостокский филиал ВНИРО).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России. В 2 т. / Под ред. Ю.С. Решетникова М.: Наука. 2003. Т. 1. 379 с.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 1. Изд-во Всесоюз. Ин-та озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1932. 543 с.
- Бу К.Т., Картавец Ю.Ф. Морфометрические различия малоротых корюшек *Hypomesus japonicus* (Brevoort, 1856) и *H. nipponensis* (McAllister, 1963) (Pisces, Osmeridae) из северо-западной части Японского моря // Биол. моря. 2017. Т. 43. № 6. С. 403–412.
- Гриценко О.Ф. Проходные рыбы острова Сахалин. Систематика, экология, промысел. М.: Изд-во ВНИРО. 2002. 247 с.
- Дрягин П.А. Рыбные ресурсы Якутии // Тр. Совета по изучению производительных сил Якутской АССР. Л.: Изд-во АН СССР. 1933. № 5. С. 1–94.
- Захаров В.М. Асимметрия животных. М.: Наука. 1987. 216 с.
- Зуйкова Е.И., Бочкарев Н.А. Популяционная и межвидовая морфологическая изменчивость видов рода *Daphnia* O.F. Müller 1785 (Cladocera, Daphniidae) // Зоол. журн. 2016. Т. 95. № 7. С. 805–814. <https://doi.org/10.7868/S0044513416050160>
- Иванова Е.И. О нахождении малоротой корюшки на Европейском Севере // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1952. № 4. С. 252–259.
- Канеп С.В. Анализ изменчивости пластических, меристических и интерьерных признаков сиговых рыб (Семейство Coregonidae) // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16. № 4. С. 610–623.
- Клюканов В.А. Новые данные о распространении малоротых корюшек в водах СССР // Докл. АН СССР. 1966. Т. 166. № 4. С. 990–991.
- Никольский Г.В., Каневская Н.К., Тряпичина Л.Н. О некоторых закономерностях изменения размаха вариабельности признаков у рыб разных фаунистических комплексов // Вопр. ихтиологии. 1976. Т. 16. № 4. С. 592–599.
- Плохинский Н.А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ. 1970. 367 с.
- Полуконова Н.В. Хромосомная, молекулярно-генетическая и морфологическая дивергенция в эволюции близкородственных видов родов *Chironomus* и *Camptochironomus* (Chironomidae, Diptera) // Бюл. мед. Интернет-конференций. 2016. www.medconf.com 1503 ID: 2016-09-4353-T-9358.
- Романов Н.С. Флуктуирующая асимметрия лососей заводского и естественного воспроизводства // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука. 2001. № 1. С. 328–335.
- Романов Н.С. Флуктуирующая асимметрия некоторых признаков у морской малоротой корюшки *Hypomesus japonicus* (Osmeridae) // Вестн. Северо-восточ. науч. центра ДВО РАН. 2010. № 3. С. 37–43.
- Романов Н.С. Морфологическая изменчивость зубастой корюшки *Osmerus mordax dentex* (Osmeridae, Pisces) // Вестн. Северо-восточ. науч. центра ДВО РАН. 2013. № 2. С. 48–56.
- Романов Н.С. Морфологическая изменчивость японской малоротой корюшки *Hypomesus nipponensis* McAllister, 1963 (Osmeriformes, Osmeridae) Дальнего Востока // Биол. моря. 2022. Т. 48. № 4. С. 273–282.
- Северцов А.С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. № 5. С. 579–589.

- Скурихина Л.А., Олейник А.Г., Кухлевский А.Д. и др. Молекулярно-генетический анализ родственных связей и происхождение малоротой корюшки (*Hypomesus*, Osmeridae) — нового представителя фауны Баренцева моря // Генетика. 2019. Т. 55. № 9. С. 1031–1042.
- Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б. О распространении малоротых корюшек рода *Hypomesus* (Osmeridae) в северной части Охотского моря // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39. № 4. С. 486–491.
- Черешнев И.А., Шестаков А.В., Скопец М.Б. и др. Пресноводные рыбы Анадырского бассейна. Владивосток: Дальнаука. 2001. 336 с.
- Шедько С.В. О видовом составе корюшек (Osmeridae) в водах Приморья // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41. № 2. С. 261–264.
- Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука. 1966. 364 с.
- Яблоков А.В. Популяционная морфология животных // Зоол. журн. 1968. Т. 47. № 12. С. 1749–1765.
- Яблоков А.В., Этин В.Я. Изменчивость меристических признаков нутрии (*Myocastor coypus* Mol.) Азербайджана и Таджикистана // Зоол. журн. 1968. Т. 47. № 1. С. 116–121.
- Chan-xin L., Ke-jing Q. Fauna Liaoningica. Pisces. Shenyang: Liaoning Sci. Technol. Press. 1987. 552 p.
- Choi K.-Ch., Leon S.-R., Kim I.-S. et al. Coloured illustrations of Freshwater Fishes of Korea. Seul. 1990. 277 p.
- Graham J.H. Fluctuating Asymmetry and Developmental Instability, a Guide to Best Practice // Symmetry. 2021. V. 13. № 1. art. ID 9. <https://doi.org/10.3390/sym13010009>
- Hamada K. Taxonomic and ecological studies of genus *Hypomesus* of Japan // Mem. Fac. Fish., Hokkaido Univ. 1961. V. 9. № 1. P. 1–56.
- King M.C., Wilson A.C. Evolution at two levels in humans and chimpanzees // Science. 1975. V. 188. P. 107–116. <https://doi.org/10.1126/science.1090005>
- Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1986. № 17. P. 391–421.
- Parsons P.A. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress // Heredity. 1992. V. 68. P. 361–364.
- Pavlov S.D., Kuzishchin K.V., Gruzdeva M.A. et al. Phenetic diversity and spatial structure of chars (*Salvelinus*) of the Kronotskaya riverine-lacustrine system (Eastern Kamchatka) // J. Ichthyol. 2013. V. 53. № 9. P. 662–686. <https://doi.org/10.1134/S003294521306009X>
- Prager E.M., Wilson A.C. Slow evolutionary loss of the potential for interspecific hybridization in birds // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 1975. V. 72. P. 200–204.
- Romanov N.S. Fluctuating asymmetry in chum salmon, *Oncorhynchus keta*, from the Maritime Province // J. Ichthyol. 1995. V. 35. № 9. P. 171–182.
- Romanov N.S. Morphological Variability of Some Fish of the Genera *Sebastes* and *Sebastolobus* (Scorpaenidae) // J. Ichthyol. 1999. V. 39. № 6. P. 471–474.
- Romanov N.S. Morphological Variability of Pond Smelt *Hypomesus olidus* (Osmeridae) from Some Water Bodies of the Far East // J. Ichthyol. 2017. V. 57. № 1. P. 20–28. <https://doi.org/10.1134/S0032945217010106>
- Romanov N.S., Mikheev P.B. Variability of Siberian Taimen *Hucho taimen* (Salmonidae) of the Amur River // J. Ichthyol. 2020. V. 60. № 6. P. 858–867. <https://doi.org/10.1134>
- Romanov N.S., Frolov S.V., Nikanorov A.P. et al. Some aspects of morphological variability of the Chars (*Salvelinus*, Salmonidae) of Kronotskoe lake (Kamchatka) in *Cheniya pamyati V.Ya. Levanidova* (Vladimir Ya. Levanidov's Biennial Memorial Meetings), Vladivostok. 2011. № 5. P. 457–462.
- Romanov N.S., Skirin V.I. Morphological variability of some sturgeon species and their artificial hybrids // Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr. 2011. V. 165. P. 283–296.
- Saruwatari T., Lopez J.A., Pietsch T.W. A revision of the Osmerid genus *Hypomesus* Gill (Teleostei: Salmoniformes) with the description of a new species from the Southern Kuril Islands // Species Diversity. 1997. V. 2. № 1. P. 59–82.
- Simpson G.G. Tempo and Mode in Evolution. Columbia University Press, New-York, 1944. 217 p.
- Skurikhina L.A., Kухлевский А.Д., Ковпак N.E. Relationships of osmerid fishes (Osmeridae) of Russia: divergence of nucleotide sequences of mitochondrial and nuclear genes // Genes Genomics. 2013. V. 35. № 4. P. 529–539. <https://doi.org/10.1007/s13258-013-0099-z>
- Skurikhina L.A., Oleinik A.G., Pan'kova M.V. Comparative analysis of mitochondrial DNA diversity in smelts // Russ. J. Mar. Biol. 2004. V. 30. № 4. P. 259–265.
- Wilson A.C., Maxson L.R., Sarich V.M. Two types of molecular evolution. Evidence from studies of interspecific hybridization // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 1974a. V. 71. P. 2843–2847.
- Wilson A.C., Sarich V.M., Maxson L.R. The importance of gene rearrangement in evolution // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 1974b. V. 71. P. 3028–3030.
- Zakharov V.M., Shadrina E.G., Trofimov I.E. Fluctuating asymmetry, developmental noise and developmental stability: future prospects for the population developmental biology approach // Symmetry. 2020. V. 12. № 8. P. 1376. <https://doi.org/10.3390/sym12081376>

Morphological Variability of the Smelts (Osmeriformes: Osmeridae) of the Russian Far East

N. S. Romanov

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

This paper presents the first study comparing the smallmouth smelts – the Japanese smelt *Hypomesus nipponensis* McAllister, 1963, the pond smelt *H. olidus* (Pallas, 1814), the marine smelt *H. japonicus* (Brevoort, 1856) – and the Asiatic smelt *Osmerus dentex* Steindachner et Kner, 1870 with the use of the variance of fluctuating asymmetry, the coefficient of variation, and the mean values of characters of these species. The comparison showed that the Asiatic smelt was characterized by the largest sum of dispersions of all characters, while the marine smelt had the smallest sum, which was obviously associated with more stable conditions of embryonic and early postembryonic development of the marine smelt. Japanese and pond smelts were similar in coefficients of variation for all traits. The Asiatic smelt displayed the maximum sum of coefficients of variation of all characters; while the marine smelt had the minimal sum of coefficients of variation of the characters, which may indicate relative morphological stability of this species in the range of its occurrence. A greater variability of smelts spawning in fresh water is in good agreement with the conclusion of G.V. Nikolsky et al. that the variability of traits in freshwater fish species is higher than in marine fish species. According to the average values for the characters, the four species of smelts differed only in the number of rays in the pectoral fins, while the minimum value was typical of the pond smelt, and the maximum value – for the marine smelt. The Japanese (24) and pond (26) smelts showed the minimum differences from other species, and the marine and Asiatic smelts – maximum differences (28).

Keywords: smallmouth smelts, *Hypomesus*, *Osmerus*, fluctuating asymmetry, coefficient of variation, variability