

ISSN 0134-3475

Том 49, Номер 4

Июль - Август 2023



БИОЛОГИЯ МОРЯ

www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Том 49, номер 4, 2023

Обзор

- Морские лабиринтуломицеты
Д. Д. Перебоев, Е. Н. Бубнова 219
-

Оригинальные статьи

- Состав лейкоцитов периферической крови бородатки *Pogonophryne* sp. (Perciformes: Artedidraconidae) и серой нототении *Lepidonotothen squamifrons* (Günther, 1880) (Perciformes: Nototheniidae) из моря Росса
И. И. Гордеев, Д. В. Микряков, Л. В. Балабанова 230
- Оценка деградации микропластика в донных осадках с помощью рамановской микроспектроскопии и атомно-силовой микроскопии
А. А. Карпенко, В. С. Одинцов 236
- Частота встречаемости северо-тихоокеанского обыкновенного малого полосатика *Balaenoptera acutorostrata scammoni* Demégré, 1986 у северо-восточного побережья о-ва Сахалин в 2008–2021 гг.
Е. Б. Лебедев, В. Я. Кагун 245
- Морфология клеток крови белухи *Delphinapterus leucas* (Pallas, 1776)
П. В. Мищенко, В. А. Ячмень, Е. Н. Андрианова, П. Г. Захаренко 253
- Распределение рогатковых рыб (Cottidae) у материкового побережья Японского моря от мыса Поворотный до мыса Мапаца в летний период
В. В. Панченко, А. Н. Вдовин 261
-

Краткие сообщения

- Влияние цинка и железа на рост популяции и физиологическое состояние микроводоросли *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae)
Ж. В. Маркина, А. В. Огнистая 275
- Состав жирных кислот глубоководного кишечнорастворимого *Quatuoralisia malakhovi* Ezhova et Lukinykh, 2022 (Hemichordata: Enteropneusta)
С. А. Родькина 281
-
-

Contents

Volume 49, No 4, 2023

Review

- Marine Labyrinthulomycetes
D. D. Pereboev and E. N. Bubnova 219
-

Original papers

- Composition of Leukocytes of the Peripheral Blood of Plunderfish *Pogonophryne* sp. (Perciformes: Artedidraconidae) and Grey Rockcod *Lepidonotothen squamifrons* (Günther, 1880) (Perciformes: Nototheniidae) from the Ross Sea
I. I. Gordeyev, D. V. Mikryakov, and L. V. Balabanova 230
- Assessment of Microplastic Degradation in Bottom Sediments Using Raman Microspectroscopy and Atomic Force Microscopy
A. A. Karpenko and V. S. Odintsov 236
- Frequency of Occurrence of the North Pacific Minke Whale *Balaenoptera acutorostrata scammoni* Deméré, 1986 off the North-Eastern Coast of Sakhalin Island in 2008–2021
E. B. Lebedev and V. Ya. Kavun 245
- Blood Cell Morphology of the Beluga Whale *Delphinapterus leucas* (Pallas, 1776)
P. V. Mischenko, V. A. Yachmen, E. N. Andrianova and P. G. Zakharenko 253
- The Summer Distribution of Sculpin Fish (Cottidae) on the Continental Margin of the Sea of Japan from Cape Povorotny to Cape Mapatsa
V. V. Panchenko and A. N. Vdovin 261
-

Brief notes

- Influence of Zinc and Iron on Population Growth and Physiological State of Microalgae *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae)
Zh. V. Markina and A. V. Ognistaya 275
- The Fatty Acid Composition of a Deep-Sea Acorn Worm *Quatuoralisia malakhovi* Ezhova et Lukinykh, 2022 (Hemichordata: Enteropneusta)
S. A. Rodkina 281
-
-

МОРСКИЕ ЛАБИРИНТУЛОМИЦЕТЫ

© 2023 г. Д. Д. Перебоев¹, Е. Н. Бубнова², *

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, 119234 Россия

*e-mail: katya.bubnova@wsbs-msu.ru

Поступила в редакцию 09.12.2022 г.

После доработки 30.03.2023 г.

Принята к публикации 30.03.2023 г.

Лабиринтуломицеты — небольшая, но очень важная группа морских грибоподобных организмов. Они распространены повсеместно, могут быть ассоциированы с живыми растениями, водорослями и животными, а также разлагать разнообразные органические остатки. Эти организмы способны к синтезу и обильному накоплению липидов, в частности, полиненасыщенных жирных кислот, отдельные из которых представляют большой интерес для биотехнологии. Сведения о лабиринтуломицетах в настоящее время накапливаются очень быстро. Наша работа посвящена обзору современных данных о строении, биологии и таксономии этих организмов. Затрагиваются проблемы методических подходов к их изучению, а также вопросы разнообразия, распространения и значения в морских экосистемах.

Ключевые слова: Labyrinthulomycetes, морские экосистемы, грибоподобные организмы, сапротрофы, паразиты

DOI: 10.31857/S0134347523040101, **EDN:** UMQJML

Лабиринтуломицеты — относительно небольшая группа грибоподобных протистов, распространенных в различных экосистемах, однако главное их разнообразие сосредоточено в Мировом океане. Среди морских лабиринтуломицетов известны как сапротрофные, так и симбиотрофные организмы, играющие значимую экосистемную роль. В то же время ряд представителей этого класса — продуценты жирных кислот и каротиноидов с высоким биотехнологическим потенциалом. Учитывая эти факты, неудивительно, что лабиринтуломицеты вызывают повышенный интерес ученых, что приводит к быстрому накоплению данных об их разнообразии, распространении и биологии.

В настоящее время опубликованы не только многочисленные оригинальные работы, но и несколько обзоров отдельных направлений их изучения (Lewis et al., 1999; Dick, 2001; Raghukumar, 2008; Raghukumar, Damare, 2011; Leano, Damare, 2012; Sullivan et al., 2013; Nakai, Naganuma, 2015; Scholz et al., 2016; Bennett et al., 2017; Morabito et al., 2019; Jaseera, Kaladharan, 2020; Rau, Ertesvag, 2021). В силу экологической гетерогенности группы, в большинстве даже обзорных работ рассматриваются отдельные вопросы их биологии и разнообразия. Кроме того, как уже было сказано, знания об этих организмах накапливаются быстро, а последние наиболее полные обзоры по морским представителям Labyrinthulomycetes вышли

уже более 10 лет назад (Raghukumar, Damare, 2011; Leano, Damare, 2012). Поэтому мы посчитали полезным рассмотреть весь объем сведений о морских представителях группы, затронуть вопросы их строения и биологии, распространения и значения в морских экосистемах с учетом новейших данных, не вошедших в предыдущие сводки.

Строение и биология морских лабиринтуломицетов

Талломы морских лабиринтуломицетов можно обнаружить на поверхности подходящего субстрата — частичек детрита, морского снега, клеток водорослей, пыльцевых зерен высших растений (Dick, 2001; Vochdansky et al., 2016; Phuphumirat et al., 2016). Симбиотические представители обычно развиваются в межклеточном пространстве (Bower, 1986; Qarri et al., 2021), однако известен случай внутриклеточного эндосимбиоза в морской амебе (Dyková et al., 2008). Некоторые паразитические лабиринтуломицеты могут вызывать характерные симптомы поражения, например черные пятна на листьях морских трав (Sullivan et al., 2013), пурпурные пятна на кораллах — морских веерах (Burge et al., 2012), изменение цвета и образование воспалительных узлов на мантии больших моллюсков (Geraci-Yee et al., 2021). Но для большинства лабиринтуломицетов такие проявления не характерны, а их присутствие может быть обнаружено только при

микроскопировании, например планктонных проб (Scholz et al., 2016), талломов нитчатых водорослей (Mystikou et al., 2014) или тканей умерших животных (Bower, 1986). Многие лабиринтуломицеты можно выделить в культуру. На твердых питательных средах они образуют некрупные слизистые колонии – от бесцветных до ярко-желтых, оранжевых или розовых (Dick, 2001; Damare, 2015; Abdel-Wahab et al., 2021a).

Морфология и строение клетки

Клетки лабиринтуломицетов обычно не превышают 10–30 мкм (Raghukumar, 1979; Bongiorno et al., 2005; Rosa et al., 2006; Li et al., 2013; Namamoto, Honda, 2019; Hassett, 2020; Abdel-Wahab et al., 2021a, 2021b; Qarri et al., 2021), но иногда могут достигать 40–50 мкм (Dick, 2001). Клетки в основном округлые, у некоторых представителей – веретеновидные (Sullivan et al., 2013; Popova et al., 2020). По окраске они могут быть гиалиновыми, желтыми или оранжевыми (Raghukumar, 1979; Bongiorno et al., 2005; Hassett, 2020; Abdel-Wahab et al., 2021a, 2021b; Qarri et al., 2021). Кроме основного типа клеток, в жизненном цикле могут присутствовать амебоидные стадии (Raghukumar, 1979; Bongiorno et al., 2005; Rosa et al., 2006; Yokoyama et al., 2007).

Важнейшей морфологической особенностью лабиринтуломицетов традиционно считалось наличие цитоплазматических выростов и ботросом (Bennett et al., 2017; Adl et al., 2018), называемых также сагеногенами или сагеногенетосомами (Honda et al., 1999; Leano, Damare, 2012; Sullivan et al., 2013; Geraci-Yee et al., 2021).

Цитоплазматические выросты у большинства лабиринтуломицетов формируют эктоплазматическую сеть, которая выглядит как система тонких нитей длиной до 50 мкм (Namamoto, Honda, 2019), служащих для прикрепления, перемещения и/или питания (Raghukumar, 1979; Bongiorno et al., 2005; Bennett et al., 2017; Abdel-Wahab et al., 2021a). Они могут формироваться из одной точки клетки (Hassett, 2020), из многих (Raghukumar, 1979; Namamoto, Honda, 2019), на двух противоположных полюсах (Gomaa et al., 2013) или в некоторых случаях вовсе отсутствовать (Geraci-Yee et al., 2021). У рода *Labyrinthula* эктоплазма развита очень сильно, она обволакивает и соединяет клетки в так называемый “сетчатый плазмодий” (Dick, 2001; Sullivan et al., 2013; Popova et al., 2020). Эктоплазматические выросты не содержат оргanelл, но могут включать мембранные структуры, а также актин-миозиновые филаменты. На их поверхности присутствует слой фиброзного материала, предположительно состоящего из сульфатированных мукополисахаридов (Iwata, Honda, 2018).

Ботросомы – это электронно-плотные образования, расположенные внутри клеточной в основании эктоплазматической сети и в непосредственной связи с цистернами эндоплазматического ре-

тикулума. Их число может быть различным, и они отсутствуют у части видов (Anderson, Cavalier-Smith, 2012; Gomaa et al., 2013; Bennet et al., 2017). Предполагается участие ботросом в транспорте между эктоплазматической сетью и остальной частью клетки, хотя детали их строения и функционирования до сих пор не ясны (Iwata et al., 2017).

Не менее важным общим морфологическим признаком всех лабиринтуломицетов является наличие на поверхности клетки, за исключением эктоплазмы, чешуек диктиосомального происхождения (Gomaa et al., 2013; Bennett et al., 2017). Точный состав чешуек не определен, но в него входят сульфатированные полисахариды, белки, минеральные вещества и липиды (Darley et al., 1973). Представители отряда Thraustochytrida могут секретировать слизистую капсулу из аморфных полимеров, сходных по составу с чешуйками (Jain et al., 2005; Xiao et al., 2018a).

В целом лабиринтуломицеты характеризуются довольно бедной и зачастую плохо изученной морфологией. Кроме того, многие авторы указывали на чрезвычайно высокую вариабельность морфологических признаков, что можно наблюдать даже между особями в одной культуре (Rosa et al., 2006). В то же время при внешнем сходстве представители лабиринтуломицетов могут различаться генетически (Honda et al., 1999; Dellerio et al., 2018). В ряде случаев организмы, относящиеся даже к разным порядкам, не могут быть разделены на основе морфологических критериев (Gomaa et al., 2013; Takahashi et al., 2016). В большинстве современных работ не проводится идентификации организмов по морфологическим критериям, хотя могут выделяться морфотипы на уровне рода. В дальнейшем для установления таксономической принадлежности к ним применяют молекулярно-генетические методы (Bogo et al., 2018; Abdel-Wahab et al., 2021a, 2021b).

Размножение и жизненный цикл

Талломы морских лабиринтуломицетов – холокarpические (целиком превращаются в спорангии), иногда – эукарпические (в этом случае способность к нескольким спороношениям проявляется за счет обособления пролиферирующих телец), при этом у большинства описанных представителей образуются зооспоры (Bennett et al., 2017). Число зооспор в одном зооспорангии может составлять от 1 до 8 (Dick, 2001), или от 10 до 75 (Bongiorno et al., 2005). Для рода *Aplanochytrium* типично образование апланоспор, способных к движению с помощью эктоплазматической сети (Leander et al., 2004; Namamoto, Honda, 2019). Зооспоры лабиринтуломицетов обычно почковидные с двумя латеральными жгутиками: длинным передним, покрытым трехчастными мастигонемами, и коротким бичевидным задним (Bennett et al., 2017). В некоторых работах указывается наличие овальных зооспор с апикальными или

субапикальными жгутиками (Raghukumar, 1979; Bower, 1986; Bongiorno et al., 2005). У зооспор рода *Labyrinthula* присутствует глазок, но отсутствуют чешуйки, при этом в большинстве случаев ситуация обратная (Dick, 2001; Bennett et al., 2017). Созревание зооспор происходит довольно быстро — от начала их образования до выхода может пройти примерно 60 мин (Bongiorno et al., 2005) или даже меньше (Rosa et al., 2006). Освободившиеся зооспоры находят подходящий субстрат с помощью хемотактических стимулов, главными из которых являются аминокислоты (Fan et al., 2002).

Особенности жизненного цикла, такие как наличие зоо- или апланоспор, амебоидных клеток, дробление зооспорангия, наряду с общей морфологией талломов были традиционной основой для разграничения родов (Dick, 2001; Rosa et al., 2006; Leano, Damare, 2012; Bennett et al., 2017). Но некоторые исследования демонстрировали вариативность жизненных циклов в зависимости от конкретных условий культивирования (Dellero et al., 2018). Наиболее ярко изменчивость цикла показало недавнее подробное изучение *Aurantiochytrium acetophilum*, у которого в зависимости от конкретных условий культивирования может происходить образование и взаимопревращение различных типов зоо- или амебоспорангиев, вегетативных клеток и цист (Ganuza et al., 2019). Таким образом, особенности жизненных циклов, также, как и особенности морфологии, уже не выглядят действительно надежными признаками для идентификации представителей данной группы.

Хотя свидетельства о наличии мейоза у рода *Labyrinthula* появились давно (Moens, Perkins, 1969), очень долго лабиринтуломицеты рассматривали как в основном аноморфные организмы (Dick, 2001; Leano, Damare, 2012; Bennett et al., 2017). Но недавнее исследование уже упомянутого *A. acetophilum* показало наличие у него сингамии, генов, ассоциированных с мейозом, и диплоидность вегетативных клеток (Ganuza et al., 2019). Это первое подробное изучение полового процесса у сапротрофных траустохитрид. При описании паразита диатомовых *Phycophthorum isakeiti* (Hassett, 2020) было отмечено наличие в культуре мелких (1–2 мкм) клеток, которые, возможно, являются половыми, но для подтверждения этого требуются дополнительные исследования. Совсем недавно появилось сообщение о гомоталличной изо- или анизогамной копуляции гамет у представителя рода *Aurantiochytrium* из Красного моря (Abdel-Wahab et al., 2021b). Таким образом, в последнее время стали появляться сообщения о наличии полового процесса в разных группах лабиринтуломицетов, но в целом этот вопрос еще требует серьезного изучения.

Биология питания

Основной тип питания у всех лабиринтуломицетов — осмотрофный. Амебоидные стадии, при-

сутствующие у некоторых представителей, могут быть как питающимися фаготрофно (Raghukumar, 1992), так и вообще не питающимися (Bongiorno et al., 2005). Ведущая роль в осмотрофном питании принадлежит эктоплазматической сети. В общем виде можно констатировать, что через эктоплазму выделяются литические ферменты, а образующиеся питательные вещества поглощаются эктоплазмой и транспортируются обратно в клетку, хотя нюансы функционирования этой системы пока еще очень слабо изучены (Iwata, Honda, 2018). Экзополлимерный матрикс поддерживает оптимальную среду для работы ферментов, облегчает минеральное питание, может быть использован как пищевой резерв при голодании, а также играет роль в конкуренции за субстрат за счет бактериостатического эффекта (Xiao et al., 2018a).

Лабиринтуломицеты используют широкий спектр ферментов в процессе питания. В частности, для сапротрофных *Thraustochytrida* показана секреция амилаз, каррагиназ, ксиланаз, липаз, пектиназ, хитиназ, целлюлаз и других ферментов (Damare, 2015; Marchan et al., 2017; Xiao et al., 2018b). Лабиринтуломицеты предпочитают органические источники азота, некоторые из них неспособны к росту на средах с аммонием или нитратом (Jennings, 1983). Для нормальной жизнедеятельности морских лабиринтуломицетов необходим натрий (Jennings, 1983), от концентрации которого зависит, например, эффективность поглощения фосфатов (Siegenthaler et al., 1967).

Липиды лабиринтуломицетов

Яркой особенностью морских лабиринтуломицетов является способность многих из них к синтезу и обильному накоплению жиров, в том числе содержащих полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК), а также сквалена. В основном такие способности известны и исследуются у сапротрофных траустохитрид (Lewis et al., 1999; Raghukumar, 2008; Marchan et al., 2017; Morabito et al., 2019; Jaseera, Kaladharan, 2020). Однако недавно стало известно об обильном накоплении особо ценной докозагексаеновой кислоты паразитическим *Labyrinthula zosterae* (Yoshioka et al., 2019).

Траустохитриды, в зависимости от таксономической принадлежности штамма и условий культивирования, могут накапливать от 4 до 73% сухого веса в виде липидов. При этом омега-3 докозагексаеновая кислота может составлять 4–53% от всех жирных кислот, а выход высокопродуктивных штаммов варьирует от 14.3 до 20.3 г/л среды (Marchan et al., 2017). Из-за такого богатства липидного состава в природных сообществах клетки лабиринтуломицетов являются ценнейшим пищевым ресурсом для беспозвоночных животных. В то же время многие липиды лабиринтуломицетов имеют большое практическое значение в качестве пищевых добавок, компонентов косметической промышленности или при производстве

биодизеля (Marchan et al., 2017; Dellero et al., 2018; Qarri et al., 2021). Обильное накопление веществ, имеющих биотехнологический потенциал, а также принципиальная возможность культивирования и отсутствие массивной клеточной стенки (что упрощает биотехнологические процедуры), стали причиной особого внимания со стороны промышленности и в настоящее время стимулируют общий интерес к изучению группы.

Таксономия и систематика лабиринтуломицетов

Современное положение в макросистеме

В современном понимании лабиринтуломицеты – отдельная монофилетичная ветвь с хорошей поддержкой в группе (царстве) страменопил (Stramenopiles, Straminipila или Heterokonta у разных авторов), где ей может придаваться ранг класса или отдела (см. таблицу). Монофилия страменопил подтверждена многочисленными молекулярными исследованиями и присутствием ярко выраженной синапоморфии – трехчастных трубчатых мастигонем на одном из жгутиков (Dick, 2001; Adl et al., 2018; Cavalier-Smith, 2018). Согласно Андерсену и Кавальер-Смиту, лабиринтуломицеты входят в подтип Sagenista типа Bigyга в ранге класса Labyrinthulea (Anderson, Cavalier-Smith, 2012).

Таксономия и разнообразие

Лабиринтуломицеты – группа так называемых амбирегнальных протистов, названия которых могут регулироваться как ботаническим, так и зоологическим кодексом номенклатуры (Bennett et al., 2017). Наиболее современная система, использующая названия с действительными номенклатурными статусами, была изложена в работе О.Р. Андерсена и Т. Кавальер-Смита (Anderson, Cavalier-Smith, 2012) с опорой на зоологический кодекс. В соответствии с ней, в классе Labyrinthulea выделяют два отряда: Thraustochytrida и Labyrinthulida (табл. 1). Последующие исследования, основанные на этой системе, обосновали необходимость присоединения к лабиринтуломицетам отряда Amphitremida, находившегося ранее в неясном таксономическом положении (Gomaa et al., 2013). Альтернативой системе Андерсена и Кавальер-Смита может выступать подход Беннетта с соавторами (Bennett et al., 2017), которые, во-первых, придают группе ранг отдела (табл. 1) с единственным классом Labyrinthulomycetes/Labyrinthulea. Во-вторых, они выделяют в этом классе большее количество порядков/отрядов: Labyrinthulales/Labyrinthulida, Oblongichytriales/Oblongichytrida, Thraustochytriales/Thraustochytrida, Amphitremida и Amphifilida. Однако в этой работе авторы сами оговаривают, что некоторые из использованных ими обозначений несут вноменклатурный характер, представляя собой лишь предложения для последующего описания,

которое так и не было никем сделано. Тем не менее, и в последней, наиболее полной таксономической сводке, представленной международным коллективом авторов (Adl et al., 2018), выделены те же пять отрядов лабиринтуломицетов. Видимо, несмотря на отсутствие правильных описаний для некоторых групп и неунифицированную таксономию, такое разделение становится широко принятым, учитывая высокую цитируемость и значение последней работы.

В целом объем класса лабиринтуломицетов небольшой: описано 25 родов и около 50 видов (табл. 1), из которых все представители порядка Amphitremida (менее 10 видов), а также отдельные виды из отрядов Amphifilida и Labyrinthulida (Adl et al., 2018) распространены вне морских экосистем. Большинство родов лабиринтуломицетов монотипные или с небольшим числом видов. Самый крупный род *Thraustochytrium* включает не менее 15 видов (Dick, 2001; Bongiorno et al., 2005). Относительно небольшой современный объем группы может быть связан с ограничениями культуральных методов (Li et al., 2013). Тем не менее лабиринтуломицеты – группа, в которой определено есть еще большой запас неописанных видов, что подтверждается, в первую очередь, молекулярными данными. При исследовании разнообразия молекулярными методами во всех случаях обнаруживаются клады, которые могут соответствовать неописанным пока видам или даже родам (Collado-Mercado et al., 2010; Li et al., 2013; Mystikou et al., 2014; Martin et al., 2016; Pagenkopp Lohan et al., 2020; Popova et al., 2020; Menning et al., 2021). В то же время для многих описанных ранее видов лабиринтуломицетов в общедоступных базах отсутствуют данные о последовательностях SSU (18S) и/или ITS (Popova et al., 2020). Таким образом, для многих родов лабиринтуломицетов в настоящее время наблюдается несоответствие морфологических и молекулярных данных, что, конечно, усложняет работу с ними, но и свидетельствует о большом потенциале группы как объекте исследования.

Методические подходы к исследованию разнообразия

Основой для исследования разнообразия лабиринтуломицетов в морских экосистемах традиционно является выделение чистых культур (Dick, 2001), причем это относится как к сапротрофным (Rosa et al., 2011; Abdel-Wahab et al., 2021a), так и к симбиотрофным формам (Bower, 1986; Bockelmann et al., 2013). Для ассоциантов диатомовых водорослей (Hamamoto, Honda, 2019; Hassett, 2020; Popova et al., 2020) и эндобионтов морских беспозвоночных (Qarri et al., 2021) используют бинарные культуры.

Для выделения сапротрофных лабиринтуломицетов широко применяют метод приманки, в качестве которой используют пыльцу сосны, ре-

Таблица 1. Положение в общей системе эукариот и внутренняя структура лабиринтуломицетов по разным источникам

Источник	Anderson, Cavalier-Smith, 2012	Bennett et al., 2017	Adl et al., 2018
Положение в макросистеме	— — Heterokonta • Bigyra подтип Sagenista	SAR Straminipila • Labyrinthulomycota/Labyrinthulomorpha	Diaphoretikes Sar Stramenopiles • Bigyra подтип Sagenista
Внутренняя система	•• Labyrinthulea •• Labyrinthulida ••• Aplanochytriidae (<i>Aplanochytrium</i>) ••• Labyrinthulidae (<i>Labyrinthula</i>) ••• Thraustochytrida ••• Thraustochytriidae (<i>Aurantiochytrium</i> , <i>Botryochytrium</i> , <i>Japonochytrium</i> , <i>Parietichytrium</i> , <i>Schizochytrium</i> , <i>Sicyoidochytrium</i> , <i>Thraustochytrium</i> , <i>Ulkenia</i>) ••• Oblongichytriidae (<i>Oblongichytrium</i>) ••• Althornidae (<i>Althornia</i>) ••• Diplophryidae (<i>Diplophrys</i>) ••• Amphifiliidae (<i>Amphifila</i>) ••• Sorodiplophryidae (<i>Sorodiplophrys</i>)	•• Labyrinthulomycetes/Labyrinthulea •• Labyrinthulales/Labyrinthulida ••• Aplanochytriaceae/Aplanochytriidae (<i>Aplanochytrium</i>) ••• Stellarchytriaceae/Stellarchytriidae (<i>Stellarchytrium</i> *) ••• Labyrinthulaceae/Labyrinthulidae (<i>Labyrinthula</i>) ••• Thraustochytriales/Thraustochytrida ••• Althornidiaceae/Althornidae (<i>Althornia</i>) ••• Thraustochytriaceae/Thraustochytriidae (<i>Aurantiochytrium</i> , <i>Botryochytrium</i> , <i>Japonochytrium</i> , <i>Schizochytrium</i> , <i>Sicyoidochytrium</i> , <i>Thraustochytrium</i> , <i>Ulkenia</i>) ••• Amphitremida ••• Amphitremidae (<i>Amphitrema</i> *, <i>Archerella</i> *, <i>Paramphitrema</i> *) ••• Diplophryaceae/Diplophryidae (<i>Diplophrys</i>) ••• Amphifiliida ••• Amphifiliaceae/Amphifiliidae (<i>Amphifila</i>) ••• Sorodiplophryidae (<i>Fibrophrys</i> *, <i>Sorodiplophrys</i>) ••• Oblongichytriales / Oblongichytriida ••• Oblongichytriaceae / Oblongichytriiidae (<i>Oblongichytrium</i>)	•• Labyrinthulida (<i>Aplanochytrium</i> , <i>Labyrinthula</i> , <i>Stellarchytrium</i> *) ••• Траустохиотрида (<i>Althornia</i> , <i>Aurantiochytrium</i> , <i>Botryochytrium</i> , <i>Japonochytrium</i> , <i>Monorhizochytrium</i> , <i>Parietichytrium</i> , <i>Schizochytrium</i> , <i>Sicyoidochytrium</i> , <i>Thraustochytrium</i> , <i>Ulkenia</i>) ••• Amphitremида (<i>Amphitrema</i> *, <i>Archerella</i> *, <i>Diplophrys</i> , <i>Paramphitrema</i> *) ••• Amphifилида (<i>Amphifila</i> , <i>Fibrophrys</i> *, <i>Sorodiplophrys</i>) ••• Oblongичиотрида (<i>Oblongichytrium</i>)
Число родов	15	21	21

Примечание. Все одинаковые ранги приведены к одинаковым обозначениям: • — уровень типа/отдела; •• — класса; ••• — порядка/отряда; •••• — семейства (в соответствии с ботанической/зоологической номенклатурой). Звездочкой (*) отмечены роды, отсутствующие у Андерсона и Кавальер-Смита (Anderson, Cavalier-Smith, 2012), но присутствующие в более поздних сводках (Bennett et al., 2017; Adl et al., 2018), вследствие присоединения к лабиринтуломицетам амфитремид (Goma et al., 2013), описания нового рода *Monorhizochytrium* и перенесения в него вида *Thraustochytrium globosum* как *M. globosum* (Doi, Honda, 2017), а также описания нового моно-типного рода — *Stellarchytrium* (Fiorito et al., 2016). После этих работ к настоящему времени описано еще четыре новых монотипных рода лабиринтуломицетов: *Hondaea* — выделен из прибрежных вод о-ва Майотта в Индийском океане (Delleo et al., 2018); *Labyrinthulochytrium*, в который по микроморфологическим и генетическим признакам был внесен вид, известный ранее как *Aplanochytrium halotidis* (Hassett, Gradinger, 2017); *Phycophorium* — паразит диатомовых водорослей из прибрежных вод Норвегии (Hassett, 2020); *Mucoschytrium* — паразит моллюсков, ранее известный как QPX (Geraci-Yee et al., 2021). Все перечисленные роды относятся к семейству Thraustochytriaceae.

же – пыльцу других растений, личинок беспозвоночных, луковую шелуху, льняное семя (Bongiorni et al., 2005; Rosa et al., 2006, 2011; Gupta et al., 2013; Damare, 2015; Marchan et al., 2017; Boro et al., 2018; Abdel-Wahab et al., 2021a). Приманки с развившимися талломами лабиринтуломицетов переносят на агаризованную среду (Rosa et al., 2006; Gupta et al., 2013; Marchan et al., 2017; Abdel-Wahab et al., 2021a, 2021b). Наиболее обычными являются среды с глюкозой, с добавлением пептона и дрожжевого экстракта или витаминов группы В, в частности, различные вариации глюкозо-пептонно-дрожжевой среды (Rosa et al., 2006, 2011; Collado-Mercado et al., 2010; Marchan et al., 2017; Boro et al., 2018; Hamamoto, Honda, 2019; Abdel-Wahab et al., 2021a; Qarri et al., 2021). В некоторых случаях пробы сразу распределяют по поверхности среды в чашках Петри, минуя стадию приманки (Collado-Mercado et al., 2010; Damare, 2015). Во всех случаях первичного получения культур лабиринтуломицетов на агаризованных средах необходимо применение смеси антибиотиков и противогрибных препаратов (Bower, 1986; Rosa et al., 2006; Qarri et al., 2021). Таким образом, можно получать культуры лабиринтуломицетов, пригодные для дальнейших исследований.

Выделение лабиринтуломицетов в чистые культуры необходимо при скрининговых исследованиях, а также для описания новых видов. Но оно сталкивается с целым рядом проблем и сложностей. Среди этих организмов, видимо, довольно много некультивируемых (Collado-Mercado et al., 2010; Hassett, 2020) или трудноуловимых – требовательных к приманкам и условиям культивирования, или медленно растущих форм (Rosa et al., 2011; Boro et al., 2018; Qarri et al., 2021). Культуры лабиринтуломицетов легко загрязняются мицелиальными и дрожжевыми грибами, бактериями и диатомовыми водорослями, многие из которых растут быстрее целевой группы. Кроме того, в некоторых случаях культуры лабиринтуломицетов довольно быстро деградируют, их сложно поддерживать (Qarri et al., 2021). В целом, культуральные работы с лабиринтуломицетами трудоемки, часто требуют долгого времени, большого внимания и творческого подхода.

Молекулярные методы в исследованиях разнообразия лабиринтуломицетов сейчас распространены не меньше, чем культуральные. При работах с этой группой обычным участком является малая субъединица SSU, содержащая 18S рДНК, которую используют при молекулярной идентификации (Duková et al., 2008; Boro et al., 2018; Abdel-Wahab et al., 2021a, 2021b) и описании новых видов из культур (Bongiorni et al., 2005; FioRito et al., 2016; Dellerо et al., 2018; Hassett, 2020), при пересмотре объема групп и в таксономических построениях (Yokoуama et al., 2007), а также при метагеномном анализе состава и структуры сообществ (Collado-Mercado et al., 2010; Li et al., 2013; Pan et al., 2017; Hamamoto, Honda, 2019; Pagenkopp

Lohan et al., 2020). В некоторых работах используют область ITS, например при исследовании распространенности известных организмов в экосистеме (Pagenkopp Lohan et al., 2020) и при проведении количественной ПЦР (Bockelmann et al., 2013; Duffin et al., 2021). Заметим, что самая большая база последовательностей – GenBank – не очень подходит для серьезной работы с лабиринтуломицетами вследствие многочисленных ошибок и наличия непроверенных данных. Предпочтительнее опираться на курируемую базу данных PR2 последовательностей SSU протистов (Guil-lou et al., 2013).

Для прямого наблюдения и обнаружения лабиринтуломицетов в пробах можно использовать эпифлюорисцентную микроскопию с окраской акрифлавином (Raghukumar et al., 2001). При таком способе их клетки получают характерный вид: красную клеточную стенку и желто-зеленое содержимое (Li et al., 2013). Еще одним методом, удачным для лабиринтуломицетов, является применение FISH и специфических зондов, которые могут показать как численность, так и локализацию клеток (Damare, Raghukumar, 2010; Bochdansky et al., 2016).

Разнообразие, распространение и роль в экосистемах

География исследований

Судя по накопленным данным, лабиринтуломицеты могут быть обнаружены повсеместно в Мировом океане – от прибрежных зон до глубоководных областей. Что касается географического распределения, то накоплено значительно больше информации об их разнообразии в теплых морях (Collado-Mercado et al., 2010; Duffin et al., 2021), приэкваториальных районах (Damare, Raghukumar, 2006, 2010; Burge et al., 2012; Damare, 2015) и мангровых экосистемах (Fan et al., 2002; Bongiorni et al., 2005; Boro et al., 2018; Abdel-Wahab et al., 2021a, 2021b). Работы по морям Северного Ледовитого океана единичны и стали появляться лишь в последнее время (Hassett, Gradinger, 2017; Hassett, 2020), по Южному океану информации также пока относительно немного (Mystikou et al., 2014). Отметим, что в 1960–1970-х гг. в СССР, в Белом море, усилиями Н.Я. Артемчук и Е.А. Кузнецова, было выявлено большое разнообразие лабиринтуломицетов – 22 вида, включая три новых для науки, и один новый род (Кузнецов, 1979; Артемчук, 1981). Но данный список определенно требует верификации, учитывая большие изменения в систематике группы, произошедшие с того времени (Dick, 2001; Pan et al., 2017).

Численность лабиринтуломицетов

Численность представителей данного класса лучше всего изучена в морском планктоне. Их об-

шая биомасса здесь может соответствовать, а в некоторых случаях и превышать биомассу бактериопланктона (Li et al., 2013; Xie et al., 2018). Число последовательностей ДНК лабиринтуломицетов в планктоне составляет около 1/10 числа последовательностей диатомовых водорослей (Hamamoto, Honda, 2019), а численность клеток лабиринтуломицетов может достигать 0.63×10^6 (Li et al., 2013) или 1.31×10^6 на литр (Raghukumar et al., 2001). Естественно, в некоторых пробах они могут отсутствовать, или их численность может быть заметно ниже. С глубиной можно наблюдать увеличение численности лабиринтуломицетов, например, в зоне глубокого хлорофилла (Li et al., 2013), в горизонтах скопления терригенных частиц, вынесенных муссонами, или отмерших клеток фитопланктона на глубинах до 1000 м (Raghukumar et al., 2001). В целом можно сказать, что планктонные лабиринтуломицеты чрезвычайно обильны в специфических пространственных и функциональных нишах – скоплениях органического вещества различного происхождения – и практически отсутствуют в окружающей водной толще (Bochdansky et al., 2016).

Сапротрофные лабиринтуломицеты

Долгое время считалось, что две ветви морских лабиринтуломицетов различаются особенностями не только строения, но и экологии: траустохитриды – сапротрофы, лабиринтулиды – паразиты (Bennett et al., 2017). Сейчас уже понятно, что это не совсем так, хотя для большей части организмов из этих ветвей, видимо, верно. В отношении роли сапротрофных лабиринтуломицетов в морских сообществах широко распространен взгляд на них как на “остаточных мусорщиков”, подключающихся к разложению сложных молекул после того, как бактерии израсходуют более простые вещества (Xie et al., 2018).

Обычным субстратом для сапротрофных лабиринтуломицетов являются разлагающиеся фрагменты высших растений и талломы водорослей-макрофитов (Xie et al., 2018; Abdel-Wahab et al., 2021a, 2021b). Зачастую лабиринтуломицеты выделяют из морских грунтов и воды на приманки и среды, считая всех их сапротрофами (Abdel-Wahab et al., 2021a). Наиболее распространенными на разлагающихся растительных остатках, в грунтах и водах различных морей являются представители родов *Aplanochytrium* из лабиринтулид и *Aurantiochytrium*, *Schizochytrium*, *Thraustochytrium*, *Ulkenia* из траустохитрид. Причем большинство видов или космополиты, или имеют очень широкие ареалы (Артемчук, 1981; Rosa et al., 2006; Damare, 2015; Xie et al., 2018; Abdel-Wahab et al., 2021a, 2021b). Большая численность и разнообразие сапротрофных лабиринтуломицетов зачастую связаны с приустьевыми участками прибрежной зоны, куда поступает детрит из наземных экоси-

стем, также являющийся для них привычным субстратом (Xie et al., 2018).

Интересным экотопом, с которым связаны сапротрофные лабиринтуломицеты, являются прозрачные экзополлимерные частицы, так называемые TEPs, – внеклеточные кислые полисахариды, продуцируемые фито- и бактериопланктоном. Они образуют липкие скопления в толще воды, на которых могут развиваться клетки лабиринтуломицетов (Raghukumar et al., 2001; Passow, 2002). Еще одна ниша, с которой могут быть связаны сапротрофные лабиринтуломицеты в открытом океане, – это частицы морского снега, своеобразные питательные оазисы в батипелагической пустыне. Они обильно заселены микробными сообществами, включающими и лабиринтуломицетов (Bochdansky et al., 2016).

Лабиринтуломицеты, ассоциированные с живыми организмами

Среди таких лабиринтуломицетов есть определенно как паразиты, так и организмы, относительно трофического статуса которых нет четкого понимания.

Наиболее широко известные лабиринтуловые паразиты – представители рода *Labyrinthula*, в частности *L. zosterae*. Этот вид считается причиной эпифитотии и массового вымирания *Zostera marina* и других морских трав в начале 1930-х гг. в Северной Атлантике (Sullivan et al., 2013; Martin et al., 2016). Впоследствии в этом районе полного восстановления исходного уровня распространения zostеры так и не произошло (Bockelmann et al., 2013; Brakel et al., 2014; Duffin et al., 2021). Это явление получило название “болезнь истощения морских трав”. В настоящее время исследование состояния лугов морских трав и его связи с лабиринтулой вызывают постоянный интерес как с точки зрения экологического мониторинга (Bockelmann et al., 2013; Groner et al., 2014; Duffin et al., 2021; Graham et al., 2021; Lee et al., 2021), так и в качестве удачной модели взаимоотношений паразит – хозяин в изменяющихся условиях природной среды (Groner et al., 2014; Olsen et al., 2015; Martin et al., 2016; Brakel et al., 2019; Pagenkopp Lohan et al., 2020; Graham et al., 2021; Lee et al., 2021; Menning et al., 2021). Представители рода *Labyrinthula* могут быть связаны не только с zostерой и другими морскими травами, но и с различными водорослями – от нитчатых зеленых и сине-зеленых до крупных тканевых талломов типа ламинарий (Sullivan et al., 2013).

Важнейшей нишей для лабиринтуломицетов являются планктонные и бентосные диатомовые водоросли, хотя зачастую непонятна природа этого сожительства. Например, апланохитриды, ассоциированные с планктонными диатомеями, видимо, являются паразитами (Hamamoto, Honda, 2019). Причем авторы указывают на принципиальную важность именно такого типа взаимо-

отношений для формирования “грибной петли”, которая через многочисленные зооспоры лабиринтуломицетов, а также за счет образования достаточно крупных агрегатов из клеток лабиринтуломицетов и водорослей передает питательные вещества от продуцентов к следующим участникам пищевой цепи. Для двух недавно описанных видов, ассоциированных с диатомовыми водорослями — *Labyrinthula diatomea* (Popova et al., 2020) и *Phycophthorum isakeiti* (Hassett, 2020), авторы высказывают более осторожные предположения о возможном факультативном паразитизме или других вариантах сожительств, учитывая распространенность генетических клад, соответствующих описанным видам, в окружающей среде.

Что касается лабиринтуломицетов, связанных с морскими животными, то они также широко распространены и довольно разнообразны. Например, было показано их обильное присутствие в сообществах зоопланктона, где они могут быть как комменсалами или мутуалистами, так и сапротрофами на мертвых животных, хотя указания на их паразитическую природу отсутствуют (Damare, Raghukumar, 2006, 2010; Damare, 2015). Использование FISH продемонстрировало скопления клеток апланохитрид на поверхности живых тел хетогнат и в кишечниках веслоногих рачков. Последнее указывает на то, что данные организмы определенно могут являться пищевым ресурсом для планктонных животных (Damare, Raghukumar, 2010).

Исследования ассоциаций лабиринтуломицетов с морскими животными часто связаны с обнаружением каких-либо патологических состояний у хозяев и выяснением их причин (Wower, 1986). Например, известна болезнь истощения морских звезд, которая была изучена в Британской Колумбии на примере *Pisaster ochraceus* (Fiorito et al., 2016). Из пораженных животных были выделены и описаны один новый род и три новых вида. Несмотря на то, что данные виды были выделены с пораженных морских звезд, авторы склонны считать их оппортунистами, вследствие распространенности аналогичных им последовательностей ДНК в грунтах и на здоровых животных. Другой пример, болезнь кораллов — морских вееров, проявляющаяся как многоочаговая пурпурная пятнистость, была изучена у *Gorgonia ventalina* в Карибском бассейне (Burge et al., 2012). Клетки, сходные с апланохитридами, были обнаружены при микроскопии поврежденных участков, выделены в культуру и идентифицированы по участку SSU как представитель рода *Aplanochytrium*. В данном случае также было высказано предположение, что эти организмы являются условно-патогенными вследствие распространенности сходных с ними последовательностей в окружающей среде и невозможности выполнить третий постулат Коха — заразить здоровые веера культурой, выделенной из больных. Возможно, самым ярким примером ассоциации лабиринтуломицетов с морскими животными (с однозначно

трактуемым характером этой ассоциации) являются QPX, траустохитриевый паразит съедобного моллюска *Mercenaria mercenaria*, недавно описанный как *Mucochytrium quahogii* (Geraci-Yee et al., 2021) и неописанный пока C9G (Anderson et al., 2003). Мерценария — один из наиболее широко распространенных съедобных моллюсков в Северной Америке, встречающийся в дикой природе и выращиваемый в аквакультуре. Перечисленные выше паразиты смертельно опасны для моллюсков и приносят многомиллионные убытки отрасли. Они распространены вместе со своими хозяевами вдоль всего восточного побережья Северной Америки — от Канады до Вирджинии — как в хозяйстве, так и в диких популяциях. Вместе с тем последовательности 18S рДНК, идентичные *M. quahogii*, часто встречаются в различных морских экотопах (Geraci-Yee et al., 2021), что также может свидетельствовать об оппортунистической природе этого паразита.

В целом можно заметить, что связи лабиринтуломицетов как с водорослями и высшими растениями, так и с животными в большинстве случаев не вполне устойчивы и могут носить факультативный характер. Вероятно, среди таких связей преобладает паразитизм лабиринтуломицетов на различных организмах. Отмечены случаи, сходные с комменсализмом (сапротрофия лабиринтуломицетов на поверхностях или в выделениях других организмов), но нет подтвержденных и описанных примеров мутуализма. Характер этих связей может изменяться в зависимости от условий — от полного отсутствия и сапротрофии во внешней среде до смертельно опасного паразитизма. В то же время складывающаяся картина может быть связана с неполнотой сведений, и более подробные исследования смогут объяснить природу таких взаимоотношений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, в настоящее время уже понятно, что лабиринтуломицеты — один из важных компонентов морских экосистем. Они участвуют в разложении органических остатков, а также связаны с живыми морскими организмами разнообразными отношениями. Богатые жирами клетки лабиринтуломицетов — ценный пищевой ресурс для морских животных. Липидный состав также вызывает большой интерес с точки зрения биотехнологии. Вместе с тем нельзя не отметить, что в исследованиях этой группы есть еще огромный потенциал. Это касается как работ в области филогении, биоразнообразия, биогеографии и экологии, так и физиологии и биохимии этих организмов.

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 РФФИ (грант № 20-04-00882а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артемчук Н.Я. Микофлора морей СССР. 1981. М.: Наука. 192 с.

Кузнецов Е.А. Морские низшие грибы пролива Великая Салма Белого моря // Биол. моря. 1979. Т. 1. С. 3–9.

Abdel-Wahab M.A., El-Samawaty A.-R.M.A., Elgorban A.M., Bahkali A.H. Fatty acid production of thraustochytrids from Saudi Arabian mangroves // Saudi J. Biol. Sci. 2021a. V. 28. № 1. P. 855–864.

Abdel-Wahab M.A., El-Samawaty A.-R.M.A., Elgorban A.M., Bahkali A.H. Thraustochytrids from the Red Sea mangroves in Saudi Arabia and their abilities to produce docosahexaenoic acid // Bot. Mar. 2021b. V. 64. № 6. P. 489–501.

Adl S.M., Bass D., Lane C.E. et al. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes // J. Eukaryot. Microbiol. 2018. V. 66. P. 4–119.

Anderson O.R., Cavalier-Smith T. Ultrastructure of *Diplophrys parva*, a new small freshwater species, and a revised analysis of Labyrinthulea (Heterokonta) // Acta Protozool. 2012. V. 51. P. 291–304.

Anderson R.S., Kraus B.S., McGladdery S.E. et al. A thraustochytrid protist isolated from *Mercenaria mercenaria*: molecular characterization and host defense responses // Fish Shellfish Immunol. 2003. V. 15. P. 183–194.

Bennett R.M., Honda D., Beakesand G.W., Thines M. Labyrinthulomycota // Handbook of the Protists / Archibald J.M., Simpson A.G.B., Slamovits C.H. Eds. Springer International Publishing. 2017. P. 507–542.

Bohdansky A.B., Melissa A., Clouse M.A., Herndl G.J. Eukaryotic microbes, principally fungi and labyrinthulomycetes, dominate biomass on bathypelagic marine snow // ISME J. 2016. V. 11. № 2. P. 1–12.

Bockelmann A.-C., Tams V., Ploog J. et al. Quantitative PCR reveals strong spatial and temporal variation of the wasting disease pathogen, *Labyrinthula zosterae* in Northern European eelgrass (*Zostera marina*) beds // PLoS One. 2013. V. 8. № 5. e62169.

Bongiorni L., Jain R., Raghukumar S., Aggarwal R.K. *Thraustochytrium gaertnerium* sp. nov.: a new thraustochytrid stramenopilan protist from mangroves of Goa, India // Protist. 2005. V. 156. № 3. P. 303–315.

Boro M.C., Harakava R., Pires-Zottarelli C.L.A. Labyrinthulomycota from brasilian mangrove swamps // Bot. Mar. 2018. V. 61. № 1. P. 65–74.

Bower S.M. *Labyrinthuloides haliotidis* n.sp. (Protozoa: Labyrinthomorpha), a pathogenic parasite of small juvenile abalone in a British Columbia mariculture facility // Can. J. Zool. 1986. V. 65. P. 1996–2007.

Brakel J., Jakobsson-Thor S., Bockelmann A.-C., Reusch T.B.H. Modulation of the eelgrass – *Labyrinthula zosterae* interaction under predicted ocean warming, salinity change and light limitation // Front. Mar. Sci. 2014. V. 6. P. 268.

Brakel J., Werner F.J., Tams V. et al. Current european *Labyrinthula zosterae* are not virulent and modulate seagrass (*Zostera marina*) defense gene expression // PLoS One. 2019. V. 9. № 4. e92448.

Burge C.A., Douglas N., Conti-Jepre I. et al. Friend or foe: the association of Labyrinthulomycetes with the Caribbean sea fan *Gorgonia ventalina* // Dis. Aquat. Organ. 2012. V. 101. P. 1–12.

Cavalier-Smith T. Kingdom Chromista and its eight phyla: a new synthesis emphasizing periplastid protein targeting, cytoskeletal and periplastid evolution, and ancient divergences // Protoplasma. 2018. V. 255. P. 297–357.

Collado-Mercado E., Radway J.A.C., Collier J.L. Novel uncultivated labyrinthulomycetes revealed by 18S rDNA sequences from seawater and sediment samples // Aquat. Microb. Ecol. 2010. V. 58. P. 215–228.

Damare V.S. Diversity of thraustochytrid protists isolated from brown alga, *Sargassum cinereum* using 18S rDNA sequencing and their morphological response to heavy metal // J. Mar. Biol. Assoc. 2015. V. 95. № 2. P. 265–276.

Damare V., Raghukumar S. Morphology and physiology of the marine straminipilan fungi, the aplanochytrids isolated from the equatorial Indian Ocean // Indian J. Mar. Sci. 2006. V. 35. № 4. P. 326–340.

Damare V., Raghukumar S. Association of the stramenopilan protists, the aplanochytrids, with zooplankton of the equatorial Indian Ocean // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2010. V. 399. P. 53–68.

Darley W.M., Porter D., Fuller M.S. Cell wall composition and synthesis via Golgi-directed scale formation in the marine eucaryote, *Schizochytrium aggregatum* with a note on *Thraustochytrium* sp. // Arch. Mikrobiol. 1973. V. 90. № 2. P. 89–106.

Dellero Y., Cagnac O., Rose S. et al. Proposal of a new thraustochytrid genus *Hondaea* gen. nov. and comparison of its lipid dynamics with the closely related pseudo-cryptic genus *Aurantiochytrium* // Algal Res. 2018. V. 35. P. 125–141.

Dick M.W. Straminipilous fungi: systematics of the peronosporomycetes, including accounts of the marine straminipilous protists, the plasmodiophorids, and similar organisms. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 2001.

Doi K., Honda D. Proposal of *Monorhizochytrium globosum* gen. nov., comb. nov. for former *Thraustochytrium globosum* based on morphological features and phylogenetic relationships // Phycol. Res. 2017. V. 65. P. 188–201.

Duffin P., Martin D.L., Furman B.T., Ross C. Spatial patterns of *Thalassia testudinum* immune status and *Labyrinthula* spp. load implicate environmental quality and history as modulators of defense strategies and wasting disease in Florida Bay, United States // Front. Plant Sci. 2021. V. 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.612947>

Dyková I., Fiala I., Dvořáková H., Pechková H. Living together: the marine amoeba *Thecamoeba hilla* Schaeffer,

- 1926 and its endosymbiont *Labyrinthula* sp. // Eur. J. Protist. 2008. V. 44. № 4. P. 308–316.
- Fan K.W., Vrijmoed L.L.P., Jones E.B.G. Zoospore chemotaxis of mangrove thraustochytrids from Hong Kong // Mycologia. 2002. V. 94. № 4. P. 569–578.
- FioRito R., Leander C., Leander B. Characterization of three novel species of Labyrinthulomycota isolated from ochre sea stars (*Pisaster ochraceus*) // Mar. Biol. 2016. P. 163–170.
- Ganuza E., Yang S., Amezcua M. et al. Genomics, biology and phylogeny *Aurantiochytrium acetophilum* sp. nov. (Thraustochytriaceae), including first evidence of sexual reproduction // Protist. 2019. V. 170. P. 209–232.
- Geraci-Yee S., Brianik C.J., Rubin E. et al. Erection of a new genus and species for the sathogen of hard clams 'Quahog Parasite Unknown' (QPX): *Mucochytrium quahogii* gen. nov., sp. nov. // Protist. 2021. V. 172. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2021.125793>
- Gomaa F., Mitchell E.A.D., Lara E. Amphitritmida (Poche, 1913) is a new major, ubiquitous labyrinthulomycete clade // PloS One. 2013. V. 8. № 1. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053046>
- Graham O.J., Aoki L.R., Stephens T. et al. Effects of seagrass wasting disease on eelgrass growth and belowground sugar in natural meadows // Front. Mar. Sci. 2021. V. 8. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.768668>
- Groner M.L., Burge C.A., Courtney S.C. et al. Host demography influences the prevalence and severity of eelgrass wasting disease // Dis. Aquat. Organ. 2014. V. 108. P. 165–175.
- Guillou L., Bachar D., Audic S. et al. The protist ribosomal reference database (RP2): a catalog of unicellular eucariote small sub-unit rRNA sequences with curated taxonomy // Nucleic Acids Res. 2013. V. 41. P. D597–D604. <https://doi.org/10.1093/nar/gks1160>
- Gupta A., Wilkens S., Adcock J.L. et al. Pollen baiting facilitates the isolation of marine thraustochytrids with potential in omega-3 and biodiesel production // J. Ind. Microbiol. Biotechnol. 2013. V. 40. P. 1231–1240.
- Hassett B.T. A widely distributed thraustochytrid parasite of diatoms isolated from the Arctic represents a gen. and sp. nov. // J. Eucariot. Microbiol. 2020. V. 67. № 4. P. 480–490. <https://doi.org/10.1111/jeu.12796>
- Hassett B.T., Gradinger R. New species of saprobic Labyrinthulea (=Labyrinthulomycota) and the erection of a gen. nov. to resolve molecular polyphyly within the Aplanochytrids // J. Eukaryot. Microbiol. 2017. V. 65. № 4. P. 475–483.
- Hamamoto Y., Honda D. Nutritional intake of *Aplanochytrium* (Labyrinthulea, Stramenopiles) from living diatoms revealed by culture experiments suggesting the new prey-predator interactions in the grazing food web of the marine ecosystem // PLoS One. 2019. V. 14. № 1. e0208941.
- Honda D., Yocochi T., Nakahara T. et al. Molecular phylogeny of labyrinthulids and thraustochytrids based on the sequencing of 18S ribosomal RNA gene // J. Eukaryot. Microbiol. 1999. V. 46. P. 637–647.
- Iwata I., Honda D. Nutritional intake by ectoplasmic nets of *Schizochytrium aggregatum* (Labyrinthulomycetes) // Protist. 2018. V. 169. № 5. P. 727–743.
- Iwata I., Kimura K., Tomaru Y. et al. Bothrosome formation in *Schizochytrium aggregatum* (Labyrinthulomycetes, Stramenopiles) during zoospore settlement // Protist. 2017. V. 168. № 2. P. 206–219.
- Jain R., Raghukumar S., Tharanathan R., Bhosle N.B. Extracellular polysaccharide production by thraustochytrid protists // Mar. Biotechnol. 2005. V. 7. P. 184–192.
- Jaseera K.V., Kaladharan P. An overview of systematics, morphology, biodiversity and potential utilisation of Thraustochytrids // J. Mar. Biol. Assoc. India. 2020. V. 62. № 2. P. 13–21.
- Jennings D.H. Some aspects of the physiology and biochemistry of marine fungi // Biol. Rev. 1983. V. 58. P. 423–459.
- Leander C.A., Porter D., Leander B.S. Comparative morphology and molecular phylogeny of aplanochytrids (Labyrinthulomycota) // Eur. J. Protistol. 2004. V. 40. P. 317–328.
- Leano E.M., Damare V. Labyrinthulomycota (Chapter 12) // Marine fungi and fungal-like organisms / Gareth Jones E.B., Pang K.L. Eds. 2012. De Gruyter. P. 215–244.
- Lee S.J., Shim J.B., Lee S.-R. First report of *Labyrinthula zosterae* (Labyrinthulomycetes) as the causal pathogen of wasting disease in the seagrass *Zostera marina* in Korea // Plant Dis. 2021. <https://doi.org/10.1094/PDIS-12-20-2751-PDN>
- Lewis T., Nichols P., McMeeki T. The biotechnological potential of Thraustochytrids // Mar. Biotechnol. 1999. V. 1. P. 580–587.
- Li Q., Wang X., Liu X. et al. Abundance and novel lineages of Thraustochytrids in Hawaiian waters // Microb. Ecol. 2013. V. 66. P. 823–830.
- Marchan L.F., Chang K.J.L., Nichols P.D. et al. Screening of new British thraustochytrids isolates for docosahexaenoic acid (DHA) production // J. Appl. Phycol. 2017. V. 29. P. 1–13.
- Martin D.L., Chiari Y., Boone E. et al. Functional, phylogenetic and host-geographic signatures of *Labyrinthula* spp. provide for putative species delimitation and a global-scale view of seagrass wasting disease // Estuaries and Coasts. 2016. V. 39. P. 140–1421.
- Menning D.M., Gravley H.A., Cady M.N. et al. Metabarcoding of environmental samples suggest wide distribution of eelgrass (*Zostera marina*) pathogens in the north Pacific // Metabarcoding and Metagenomics. 2021. V. 5. P. 35–42.
- Moens P.B., Perkins F.O. Chromosome number of a small protist: accurate determination // Science. 1969. V. 166. № 3910. P. 1289–1291.
- Morabito C., Bournaud C., Maës C. et al. The lipid metabolism in thraustochytrids // Progr. Lipid Res. 2019. V. 76. 101007.
- Mystikou A., Peters A.F., Asensi A.O. et al. Seaweed biodiversity in the south-western Antarctic Peninsula: surveying macroalgal community composition in the Adelaide Island / Marguerite Bay region over a 35-year time span // Polar Biol. 2014. V. 37. № 11. P. 1607–1619.
- Nakai R., Naganuma T. Diversity and ecology of thraustochytrid protists in the marine environment // Marine protists. Diversity and dynamics / Ohtsuka S., Suzuki T., Horiguchi T., Eds. 2015. Springer IP. P. 331–346.
- Olsen Y.S., Potouroglou M., Garcias-Bonet N., Duarte C.M. Warming reduces pathogen pressure on a climate-vul-

- nerable seagrass species // *Estuaries and Coasts*. 2015. V. 38. P. 659–667.
- Pagenkopp Lohan K.M., DiMaria R., Martin D.L. et al. Diversity and microhabitat associations of *Labyrinthula* spp. in the Indian River Lagoon system // *Dis. Aquat. Org.* 2020. V. 137. P. 145–157.
- Pan J., del Campo J., Keeling P.J. Reference tree and environmental sequence diversity of labyrinthulomycetes // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2017. V. 64. P. 88–96.
- Passow U. Transparent exopolymer particles (TEP) in aquatic environments // *Progr. Oceanogr.* 2002. V. 55. № 3–4. P. 287–333.
- Phumphumirat W., Ferguson D.K., Gleason F.H. The colonization of palynomorphs by chytrids and thraustochytrids during pre-depositional taphonomic processes in tropical mangrove ecosystems // *Fungal Ecol.* 2016. V. 23. P. 11–19.
- Popova O.V., Belevich T.A., Golyshev S.A. et al. *Labyrinthula diatomea* sp. nov. – a labyrinthulid associated with marine diatoms // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2020. V. 67. № 3. P. 393–402.
- Qarri A., Rinkevich Y., Rinkevich B. Employing marine invertebrate cell culture media for isolation and cultivation of thraustochytrids // *Bot. Mar.* 2021. V. 64. № 6. P. 447–454.
- Raghukumar S. Observations of the life cycle and movement of the thraustochytrid *Ulkenia amoeboides* from the North Sea // *J. Protozool.* 1979. V. 26. № 4. P. 564–566.
- Raghukumar S. Bacterivory: a novel dual role for thraustochytrids in the sea // *Mar. Biol.* 1992. V. 113. P. 165–169.
- Raghukumar S. Thraustochytrid marine protists: production of PUFAs and other emerging technologies // *Mar. Biotechnol.* 2008. V. 10. № 6. P. 631–640.
- Raghukumar S., Damare V.S. Increasing evidence for the important role of Labyrinthulomycetes in marine ecosystems // *Bot. Mar.* 2011. V. 54. № 1. P. 3–11.
- Raghukumar S., Ramaiah N., Raghukumar C. Dynamics of thraustochytrid protists in the water column of the Arabian Sea // *Aquat. Microb. Ecol.* 2001. V. 24. P. 175–186.
- Rau E.M., Ertsevåg H. Method development progress in genetic engineering of Thraustochytrids // *Mar. Drugs*. 2021. V. 19. P. 515–533.
- Rosa S.M., Galvagno M.A., Vélez C.G. Primeros aislamientos de Thraustochytriales (Labyrinthulomycetes, Heterokonta) de ambientes estuariales y salinos de la Argentina // *Darwiniana*. 2006. V. 44. № 1. P. 81–88.
- Rosa S.M., Galvagno M.A., Vélez C.G. Adjusting culture conditions to isolate thraustochytrids from temperate and cold environments in southern Argentina // *Mycoscience*. 2011. V. 52. № 4. P. 242–252.
- Siegenthaler P.A., Belsky M.M., Goldstein S., Menna M. Phosphate uptake in an obligately marine fungus II. Role of culture conditions, energy sources, and inhibitors // *J. Bacteriol.* 1967. V. 93. № 4. P. 1281–1288.
- Scholz B., Guillou L., Marano A.V. et al. Zoospore parasites infecting marine diatoms – a black box that needs to be opened // *Fungal Ecol.* 2016. V. 19. P. 59–76.
- Sullivan B.K., Sherman T.D., Damare V.S. et al. Potential roles of *Labyrinthula* spp. in global seagrass population declines // *Fungal Ecol.* 2013. V. 6. № 5. P. 328–338.
- Takahashi Y., Yoshida M., Inonye I., Watanabe M.M. *Fibrophrys columna* gen. nov., sp. nov.: a member of the family Amphifilidae // *Protistology*. 2016. V. 56. P. 41–50.
- Xiao R., Yang X., Li M. et al. Investigation of composition, structure and bioactivity of extracellular polymeric substances from original and stress-induced strains of *Thraustochytrium striatum* // *Carbohydr. Polym.* 2018a. V. 195. № 17. P. 515–524. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2018.04.126>
- Xiao R., Li X., Zheng Y. Enzyme production by a fungoid protist, *Thraustochytrium striatum* // *Eur. J. Protistol.* 2018b. V. 66. P. 136–148.
- Xie N., Sen B., Song Z. et al. High phylogenetic diversity and abundance pattern of Labyrinthulomycete protists in the coastal waters of the Bohai Sea // *Envir. Microbiol.* 2018. V. 20. № 8. P. 3042–3056.
- Yokoyama R., Salleh B., Honda D. Taxonomic rearrangement of the genus *Ulkenia* sensu lato based on morphology, chemotaxonomical characteristics, and 18S rRNA gene phylogeny: emendation for *Ulkenia* and erection of *Botryochytrium*, *Parietichytrium*, and *Sicyoidochytrium* gen. nov. // *Mycoscience*. 2007. V. 48. P. 329–341.
- Yoshioka R.M., Schram J.B., Galloway A.W.E. Eelgrass pathogen *Labyrinthula zosterae* synthesizes essential fatty acids // *Dis. Aquat. Org.* 2019. V. 135. P. 89–95.

Marine Labyrinthulomycetes

D. D. Pereboev^a and E. N. Bubnova^b

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

^bLomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

Labyrinthulomycetes are a small but very important group of marine fungi-like organisms. Labyrinthulomycetes are ubiquitous, can be associated with living plants, algae, and animals and can decompose a variety of organic remains. These organisms are able to synthesize and abundantly accumulate lipids, in particular, polyunsaturated fatty acids, some of which are of great interest for biotechnology. The scientific information about labyrinthulomycetes is currently accumulating very quickly. Our study is devoted to reviewing presently available data on the structure, biology and taxonomy of these organisms. The review examines the problems of methodological approaches to the study of these organisms, as well as the diversity, distribution and significance of Labyrinthulomycetes in marine ecosystems.

Keywords: Labyrinthulomycetes, marine ecosystems, fungi-like organisms, saprotrophs, parasites

УДК 597.556.331.9-111.11

**СОСТАВ ЛЕЙКОЦИТОВ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ КРОВИ БОРОДАТКИ
POGONOPHRYNE SP. (PERCIFORMES: ARTEDIDRACONIDAE)
И СЕРОЙ НОТОТЕНИИ *LEPIDONOTO THEN SQUAMIFRONS*
(GÜNTHER, 1880) (PERCIFORMES: NOTOTHENIIDAE) ИЗ МОРЯ РОССА**

© 2023 г. И. И. Гордеев^{1, 2, *}, Д. В. Микряков³, Л. В. Балабанова³

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

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва 119234, Россия

³Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина (ИБВВ) РАН,
пос. Борок, Ярославской области 152742, Россия

*e-mail: gordeev_ilya@bk.ru

Поступила в редакцию 21.09.2022 г.

После доработки 26.01.2023 г.

Принята к публикации 26.01.2023 г.

Проведено сравнительное исследование состава лейкоцитов периферической крови бородачки и серой нототении (сквамы), выловленных в море Росса. В мазках крови обнаружены разные по морфофункциональным характеристикам и структуре клетки: лимфоциты, моноциты, нейтро- и эозинофилы и бласт-клетки. Анализ лейкограммы показал, что белая кровь исследуемых видов имеет лимфоидный характер. В лейкограмме сквамы доля лимфоцитов достоверно выше, а моноцитов и бластных форм – ниже. У бородачки по сравнению с серой нототенией одноименные клетки лейкоцитов, как правило, крупнее.

Ключевые слова: море Росса, бородачки *Pogonophryne*, серая нототения *Lepidonotothen squamifrons*, лейкограмма, лейкоциты

DOI: 10.31857/S0134347523030051, **EDN:** SBCWCF

Бородачки рода *Pogonophryne* Regan, 1914 – мелкие донные рыбы, относящиеся к отряду окунеобразных (Perciformes: Artedidraconidae), – эндемики Южного океана. В настоящее время существует более 20 валидных видов данного рода, распространенных исключительно в пределах Антарктической зоогеографической области на глубинах до 3000 м (Балушкин и др., 2010; Gon, Heemstra, 1990; Miller, 1993; FishBase..., 2022). В последней работе, посвященной видам этого рода и выполненной с применением методов молекулярной генетики, отмечено наличие 27 валидных видов (Eastman, Eakin, 2022). Образ жизни жабовидных бородачек изучен крайне слабо. Обитая на большой глубине, они попадают в уловы только во время глубоководных тралений или в процессе ярусного лова клякачей в зоне действия Конвенции по сохранению морских живых ресурсов Антарктики (Петров и др., 2015). Их определение очень сложно, поэтому имеются только неполные данные о размерном составе отдельных видов и их батиметрическом распределении, а также отрывочные сведения по некоторым особенностям питания и размножения. Жабовидные бородачки рода *Pogonophryne* – хищники-оппортунисты, потребляющие любую доступную животную пищу. Это могут быть как подвижные объекты (в основном ракообразные, иногда рыба и изредка полихеты), так и довольно крупные останки рыб и беспозвоночных. Это подтверждается поймками бородачек на крючки донных ярусов с использованием рыбы и кальмаров в виде наживки (Шандиков, 2012). У *Pogonophryne scotti* Regan, 1914, которая встречается только у Южных Оркнейских о-вов, в питании отмечены мизиды, креветки, гаммариды и каляноиды (Wyanski, Targgett, 1981). Известно также о наличии у некоторых видов бородачек полового диморфизма (Gon, Heemstra, 1990).

Серая нототения или сквама *Lepidonotothen squamifrons* (Günther, 1880) (Perciformes: Nototheniidae) – эндемик Антарктики – распространена циркумполярно (FishBase..., 2022). В 1970–1990-х гг. интенсивный вылов этого вида вели на подводных поднятиях в Индийском океане. С 8 ноября 1997 г., согласно Мере по сохранению 129/XVI (Список действующих мер..., 1997), его

добыча в основных местах промысла (банки Обь и Лена) полностью запрещена. Особенно активно в промысле сквамы участвовал СССР, которому принадлежит и первенство в разведке скоплений данного вида (Зайцев, 2015). В состав рациона серой нототении входят как донные, так и пелагические организмы. Основу пищи взрослых особей составляют салпы, гребневики, медузы, эвфаузиевые и гиперииды, а также полихеты и офиуры (Pakhomov, 1993).

Состав лейкоцитов изучен у представителей различных систематических и экологических групп рыб и зависит от видовых и экологических особенностей, функционального состояния организма, сезона года, возраста и характера влияния биотических и абиотических стресс-факторов (Иванова, 1983; Точилина, 1994; Грушко и др., 2009; Яхненко, Клименков, 2009; Гордеев и др., 2022; Ellis, 1977; Zapata et al., 1996). Однако в доступной литературе мало данных о составе клеток белой крови представителей ихтиофауны холодных вод Антарктики и Субантарктики. Ранее мы провели исследование состава лейкоцитов крови и органов кровотока у обитающих в море Росса антарктического клыкача *Dissostichus mawsoni* Norman, 1937 (Гордеев и др., 2014), а также паатагонского клыкача *D. eleginoides* Smitt, 1898 (Gordeev et al., 2017) и георгианского ската *Amblyraja georgiana* (Norman, 1938) из моря Скоша (Гордеев и др., 2019).

Цель работы — изучить состав лейкоцитов крови бородачки и серой нототении, выловленных в море Росса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Четыре особи *Pogonophryne* sp. средней массой 440 ± 18.91 г и длиной (*TL*) 29.25 ± 1.03 см выловлены в море Росса ($77^{\circ}33'$ ю.ш., $179^{\circ}36'$ в.д.) в январе 2015 г.; один экземпляр (*TL* 23 см, масса 180 г) — в январе 2013 г. в координатах $73^{\circ}30'$ ю.ш., $176^{\circ}50'9''$ в.д. Девять особей серой нототении *Lepidonotothen squamifrons* (Günther, 1880) также пойманы в море Росса в январе 2015 г., их средняя масса 420 ± 35.91 г, длина (*TL*) 33.67 ± 0.60 см; один экземпляр выловлен в январе 2013 г. (*TL* 41 см, масса 780 г). Все рыбы добыты российским судном “Янтарь-35” (ООО “Орион”, Хабаровск) в ходе промысла клыкачей *Dissostichus* spp. в зоне действия Конвенции по сохранению морских живых ресурсов Антарктики. Отлов проводили при помощи донного яруса типа “автолайн” системы “Мустанд” на глубине 593–779 м.

Отбор крови из хвостовой вены производили сразу после поимки рыб. Мазки крови делали на обезжиренное предметное стекло, сушили и фиксировали в 96% этаноле в течение 30 мин. В лабораторных условиях мазки окрашивали по Романов-

скому-Гимзе. Микроскопическое исследование мазков проводили под световым микроскопом “Биомед-6ПР1-ФК” ($\times 360$). В каждом препарате анализировали 200 лейкоцитов, которые идентифицировали, используя общепринятую методику (Иванова, 1983). Фотографии клеток и их измерения выполняли на Digital Microscope KEYENCE VHX-1000.

Статистическую обработку результатов исследования проводили по стандартным алгоритмам, реализованным в пакете программ Statistica 6.0, с использованием *t*-теста. Различия считали значимыми при $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В мазках периферической крови исследуемых особей обнаружены характерные для большинства видов рыб типы лейкоцитов (табл. 1). В лейкограмме бородачки и сквамы преобладают лимфоциты (соответственно 87.40 и 91.42%) при незначительном содержании других типов клеток: моноцитов (2.40 и 1.57%), нейтрофилов (2.40 и 1.42%), эозинофилов (3.40 и 2.85%) и бластных форм (4.40 и 2.71%); базофилы отсутствуют. Лейкограммы бородачки и сквамы достоверно различаются содержанием лимфоцитов (соответственно 87.40 и 91.42%), моноцитов (2.40 и 1.57%) и бластных форм клеток (4.40 и 2.71%).

У бородачки по сравнению со сквамой одноименные клетки лейкоцитов, как правило, крупнее (табл. 1). Средний диаметр лимфоцитов бородачки достоверно больше, чем у сквамы. Эти клетки небольшого размера и обычно с псевдоподиями имеют типичное округлое строение — большую часть занимает ядро, окруженное узким ободком цитоплазмы (рис. 1а, 2а). Моноциты крупнее лимфоцитов, с эксцентрично расположенным округлым ядром и с фагосомами в цитоплазме. Различий по размерам и форме у исследуемых видов не обнаружено (рис. 1б, 2б). Нейтрофилы характеризуются эксцентрично расположенным ядром и мелкими гранулами в цитоплазме (рис. 1а, 2а). Среднее значение большого и малого диаметра клеток у бородачки больше по сравнению со сквамой. У эозинофилов округлое эксцентрично расположенное ядро, гранулы в цитоплазме более крупные и более темные, чем у нейтрофилов (рис. 1в, 2в). Обнаруженные в крови исследуемых видов эозинофилы не отличались по форме и размерам. Бластные клетки довольно крупные, большую часть занимает ядро, окруженное узким слоем цитоплазмы (рис. 1г, 2г). Бластные клетки сквамы, в отличие от других типов клеток, значительно крупнее, чем у бородачки.

Таблица 1. Состав и размеры лейкоцитов периферической крови бородачки *Pogonophryne* sp. и серой нототении *Lepidonotothen squamifrons*

Тип клеток	Доля клеток, %		Диаметр, мкм	
	<i>Pogonophryne</i> sp.	<i>Lepidonotothen squamifrons</i>	<i>Pogonophryne</i> sp.	<i>Lepidonotothen squamifrons</i>
Лимфоциты	87.40 ± 0.92	91.42 ± 0.57*	$\frac{7.3 \pm 0.2}{6.2 \pm 0.3}$	$\frac{6.7 \pm 0.1^*}{5.7 \pm 0.3}$
Моноциты	2.40 ± 0.24	1.57 ± 0.20*	$\frac{15.3 \pm 0.5}{12.7 \pm 0.6}$	$\frac{14.7 \pm 0.3}{12.7 \pm 0.5}$
Нейтрофилы	2.40 ± 0.50	1.42 ± 0.20	$\frac{14.9 \pm 0.3}{13.2 \pm 0.4}$	$\frac{13.3 \pm 0.3^*}{11.5 \pm 0.3^*}$
Эозинофилы	3.40 ± 0.81	2.85 ± 0.34	$\frac{14.8 \pm 0.5}{12.4 \pm 0.6}$	$\frac{14.00 \pm 0.3}{12.5 \pm 0.2}$
Бластные формы	4.40 ± 0.74	2.71 ± 0.28*	$\frac{11.9 \pm 0.2}{10.6 \pm 0.5}$	$\frac{14.3 \pm 0.3^*}{12.4 \pm 0.7}$

* Значимое различие между особями бородачки и нототении, при $p \leq 0.05$.
Примечание. Над чертой – большой диаметр, под чертой – малый.

ОБСУЖДЕНИЕ

При сравнении соотношения разных форм лейкоцитов бородачки и сквамы с данными литературы обнаружены как сходства, так и различия.

Состав лейкоцитов, за исключением базофилов, исследуемых видов сопоставим с таковым большинства видов рыб (Иванова, 1983), в том числе окунеобразных (Гордеев и др., 2014; Barber et al., 1981; Gordeev et al., 2017). В составе крови домини-

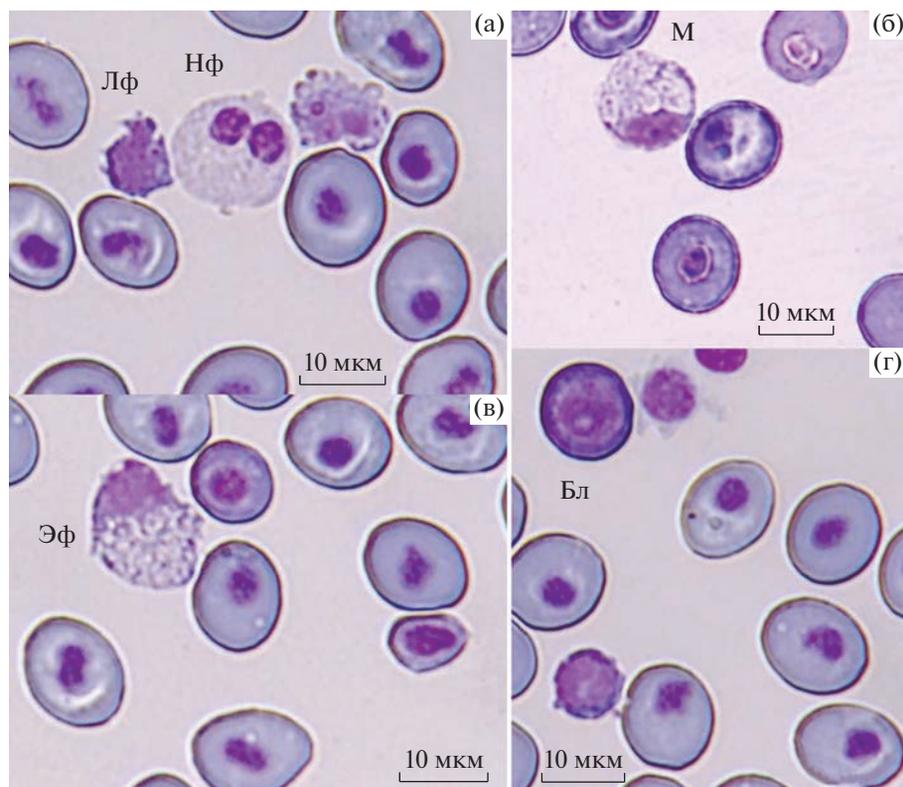


Рис. 1. Клетки крови бородачки *Pogonophryne* sp.: а – лимфоцит (Лф) и нейтрофил (Нф); б – моноцит (М); в – эозинофил (Эф); г – бластная клетка (Бл).

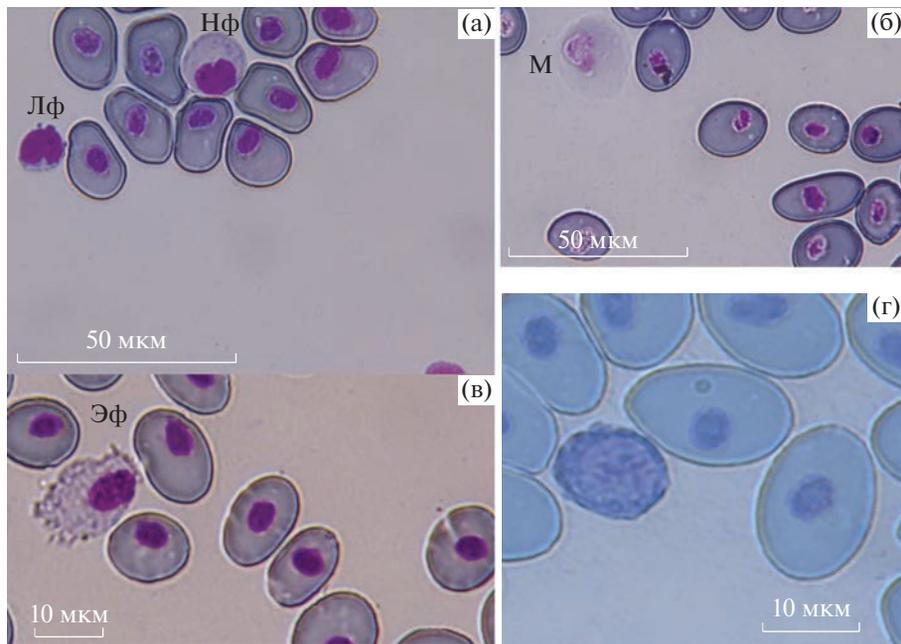


Рис. 2. Клетки крови серой нототении *Lepidonotothen squamifrons*. Обозначения, как на рис. 1.

нируют лимфоциты, составляя около 90% всех лейкоцитов. Лимфоциты – центральные клетки иммунной системы, которые подразделяются на две основные субпопуляции: Т- и В-лимфоциты. Т-лимфоциты выполняют функции распознавания чужеродных тел, разрушения антигена, формирования специфического иммунитета и адаптации рыб к паразитам и токсическим факторам. Для В-лимфоцитов характерны функции синтеза антител, образования предшественников антителообразующих клеток и формирования клеток памяти (Микряков, 1991; Ellis, 1977; Manning, Nakanishi, 1996; Van Muiswinkel, Vervoorn-Van Der Wal, 2006; Uribe et al., 2011; Scapigliati, 2013). В отличие от лимфоцитов, содержание в крови других агранулоцитов – моноцитов – незначительное (<2%). Они обладают высокой фагоцитарной активностью по отношению к продуктам распада клеток и тканей, обезвреживают токсины, принимают участие в выработке цитокинов (Zapata et al., 1996; Hodgkinson et al., 2015). В лейкограмме бородатки доля моноцитов достоверно выше, чем у сквамы (2.40 vs 1.57%). Относительное содержание зернистых лейкоцитов (нейтрофилов и эозинофилов) в мазках крови исследуемых видов невелико (<3.5%). Основные функции этих клеток – фагоцитоз, синтез медиаторов иммунного ответа и неспецифических факторов иммунитета (Галактионов, 2005; Manning, Nakanishi, 1996; Navixbeck, Barreda, 2015; Katzenback, 2015). Кроме того, в лейкоцитарной формуле выявлены юные, незрелые или бластные формы клеток – бласт-клетки, доля которых в лейкограмме прес-

новодных видов может достигать 10% и зависит от видовых и экологических особенностей рыб (Иванова, 1983).

Доля содержания разных типов лейкоцитов у бородатки и сквамы, а также у исследованных ранее антарктического клыкача *Dissostichus mawsoni*, патагонского клыкача *Dissostichus eleginoides* и георгианского ската *Amblyraja georgiana*, выловленных в тех же широтах (Гордеев и др., 2014, 2019; Gordeev et al., 2017), значительно не отличалась. Сравнительный анализ показал, что содержание лимфоцитов в лейкограммах варьировало в пределах 85–92%, моноцитов 1–2%, нейтрофилов 1–5%, эозинофилов – 3–6% и бластных форм – 2–4%.

Анализ размеров клеток белой крови обнаружил значительные различия как между исследуемыми видами, так и при сравнении с клыкачами и скатом, исследованными нами ранее (Гордеев и др., 2014, 2019; Gordeev et al., 2017). Наименьший размер клеток отмечен у антарктического клыкача, а наибольший – у георгианского ската (табл. 2). Обнаруженные различия, вероятно, связаны с видовыми особенностями, а не условиями обитания.

Таким образом, результаты исследования показывают, что лейкоциты периферической крови исследуемых видов рыб по морфофункциональным характеристикам гетерогенны и представлены разными по составу и структуре клетками: лимфоцитами, моноцитами, нейтрофилами, эозинофилами и бласт-клетками. Анализ относительного содержания отдельных пулов клеток в лейкограмме показал, что белая кровь имеет лим-

Таблица 2. Размеры лейкоцитов периферической крови пяти видов рыб из вод Антарктики

Тип клеток	Диаметр, мкм				
	<i>Dissostichus mawsoni</i>	<i>Dissostichus eleginoides</i>	<i>Lepidonotothen squamifrons</i>	<i>Pogonophryne</i> sp.	<i>Amblyraja georgiana</i>
Лимфоциты	5.4 × 5.0	6.1 × 5.3	6.7 × 5.7	7.3 × 6.2	13.7 × 11.1
Моноциты	12.7 × 10.0	13.1 × 11.7	14.7 × 12.7	15.3 × 12.7	31.1 × 23.3
Нейтрофилы	11.8 × 9.1	12.2 × 11.5	13.3 × 11.5	14.9 × 13.2	24.1 × 22.5
Эозинофилы	12.7 × 11.8	12.8 × 10.9	14.0 × 12.5	14.8 × 12.4	25.2 × 21.6
Бластные формы	11.2 × 9.0	11.8 × 10.0	14.3 × 12.4	11.9 × 10.6	23.0 × 20.1

фоидный характер. Бородатка отличалась от серой нототении величинами содержания лимфоцитов, моноцитов и бласт-клеток, а также более крупными размерами почти всех типов лейкоцитов.

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.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балушкин А.В., Петров А.Ф., Прутько В.Г. *Pogonophryne brevibarbata* sp. nov. (Arteidraconidae, Nototheniidae, Perciformes) – новый вид жабовидной бородатки из моря Росса, Антарктика // Тр. ЗИН РАН. 2010. Т. 314. № 4. С. 381–386.
- Галактионов В.Г. Эволюционная иммунология: Учебное пособие. М.: ИКЦ Академкнига. 2005. 408 с.
- Гордеев И.И., Балабанова Л.В., Суворова Т.А., Микряков Д.В. Состав лейкоцитов периферической крови горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) в морской период жизни // Вопр. ихтиологии. 2022. Т. 62. № 2. С. 244–248.
- Гордеев И.И., Микряков Д.В., Балабанова Л.В., Микряков В.Р. Состав лейкоцитов периферической крови антарктического клыкача *Dissostichus mawsoni* Norman, 1937 (Nototheniidae) // Вопр. ихтиологии. 2014. Т. 54. № 4. С. 479–482.
- Гордеев И.И., Микряков Д.В., Балабанова Л.В., Микряков В.Р. Клеточный состав периферической крови и некоторых органов кроветворения ската *Amblyraja georgiana* (Norman, 1938) (Rajiformes: Rajidae) из моря Скоша // Биол. моря. 2019. Т. 45. № 6. С. 422–427.

Грушко М.П., Ложниченко О.В., Федорова Н.Н. Гемопозз у осетровых рыб. Астрахань: Триада. 2009. 190 с.

Зайцев А.К. Современное состояние популяций серой нототении (*Lepidonotothen squamifrons*) в индоокеанском секторе Антарктики // Тр. ЮгНИРО. 2015. Т. 53. С. 124–130.

Иванова Н.Т. Атлас клеток крови рыб М.: Легкая и пищевая промышленность. 1983. 184 с.

Микряков В.Р. Закономерности формирования приобретенного иммунитета у рыб. Рыбинск: ИБВВ РАН. 1991. 154 с.

Петров А.Ф., Кузнецова Е.Н., Гордеев И.И. и др. О российском научном наблюдении на промысле видов *Dissostichus* spp. в зоне действия АНТКОМ в сезоне 2014/2015 // Тр. ВНИРО. 2015. Т. 155. С. 160–165.

Список действующих мер по сохранению. Сезон 1997/98 г. АНТКОМ. Хобарт, Австралия. 1997. 108 с.

Тоцилина Л.В. Лейкоцитарная формула морских рыб // Гидробиол. журн. 1994. Т. 30. Вып. 3. С. 50–57.

Шандиков Г.А. Краткий обзор антарктических пуголовковидных рыб-бородаток рода *Pogonophryne* (Perciformes: Nototheniidae: Arteidraconidae) // Вісник Харківського національного університету імені ВН Каразіна. 2012. Серія: Біологія (16). С. 121–139.

Яхненко В.М., Клименков И.В. Особенности состава и структуры клеток крови рыб пелагиали и прибрежья озера Байкал // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. № 1. С. 46–54.

Barber D.L., Westerman J.E.M., White M.G. The blood cells of the Antarctic icefish *Chaenocephalus aceratus* Lonnberg: light and electron microscopic observation // J. Fish. Biol. 1981. V. 19. № 1. P. 11–18.

Gordeev I.I., Mikryakov D.V., Balabanova L.V., Mikryakov V.R. Composition of leucocytes in peripheral blood of Patagonian toothfish (*Dissostichus eleginoides*, Smitt, 1898) (Nototheniidae) // Polar Res. 2017. V. 36:1, 1374126, <https://doi.org/10.1080/17518369.2017.1374126>

Gon O., Heemstra P.C. Fishes of the Southern Ocean. Grahamstown : JLB Smith Institute of Ichthyology. 1990. 462 p.

Eastman J.T., Eakin R.R. Decomplicating and identifying species in the radiation of the Antarctic fish genus *Pogonophryne* (Arteidraconidae) // Polar Biol. 2022. Т. 45. № 5. P. 825–832. <https://doi.org/10.1007/s00300-022-03034-3>

- Ellis A.E.* The leucocytes of fish: a review // *J. Fish. Biol.* 1977. V. 11. № 5. P. 453–491.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1977.tb04140.x>
- Fish Base. World Wide Web electronic publication.
www.fishbase.org, version (02/2022)
- Havixbeck J.J., Barreda D.R.* Neutrophil development, migration, and function in teleost fish // *Biology.* 2015. V. 4. № 4. P. 715–734.
<https://doi.org/10.3390/biology4040715>
- Hodgkinson J.W., Grayfer L., Belosevic M.* Biology of bony fish macrophages // *Biology.* 2015. V. 4. P. 881–906.
<https://doi.org/10.3390/biology4040881>
- Katzenback B.A.* Antimicrobial peptides as mediators of innate immunity in teleosts // *Biology.* 2015. V. 4. № 4. P. 607–639.
- Manning M.J., Nakanishi T.* The specific immune system: cellular defenses // *The fish immune system: organism, pathogen and environment.* London: Acad. Press. 1996. P. 160–206.
- Miller R.G.* A history and atlas of the fishes of the Antarctic Ocean. Foresta Institute, Nevada. 1993. 792 p.
- Pakhomov E.A.* Feeding habits and estimate of ration of gray notothenia, *Notothenia squamifrons squamifrons*, on the Ob and Lena Tablemounts (Indian Ocean Sector of Antarctica) // *J. Ichthyol.* 1993. V. 33. № 9. P. 57–71.
- Scapigliati G.* Functional aspects of fish lymphocytes // *Dev. Comp. Immunol.* 2013. V. 41. № 2. P. 200–208.
<https://doi.org/10.1016/j.dci.2013.05.012>
- Uribe C., Folch H., Enriquez R., Moran G.* Innate and adaptive immunity in teleost fish: A review // *Vet. Med.* 2011. V. 56. № 10. P. 486–503.
<https://doi.org/10.17221/3294-VETMED>
- Van Muiswinkel W., Vervoorn-Van Der Wal B.* The immune system of fish // *Fish Diseases and Disorders.* V. 1. Wallingford: CABI.P. 2006. P. 678–701.
<https://doi.org/10.1079/9780851990156.0678>
- Wyanski D.M., Targett T.E.* Feeding biology of fishes in the endemic Antarctic Harpagiferidae // *Copeia.* 1981. P. 686–693.
<https://doi.org/10.2307/1444575>
- Zapata A.G., Chiba A., Varas A.* 1 – Cells and tissues of the immune system of fish // *Fish Physiol.* 1996. V. 15. P. 1–62.
[https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60271-X](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60271-X)

Composition of Leukocytes of the Peripheral Blood of Plunderfish *Pogonophryne* sp. (Perciformes: Artedidraconidae) and Grey Rockcod *Lepidonotothen squamifrons* (Günther, 1880) (Perciformes: Nototheniidae) from the Ross Sea

I. I. Gordeyev^{a, b}, D. V. Mikryakov^c, and L. V. Balabanova^c

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

^bLomonosov Moscow State University, Moscow 119234, Russia

^cPapanin Institute for Biology of Inland Waters (IBIW), Russian Academy of Sciences, Borok 152742, Russia

A comparative study of the composition of peripheral blood leukocytes of plunderfish and grey rockcod or squama caught in the Ross Sea has been carried out. Blood smears revealed cells of different morphofunctional characteristics and structure: lymphocytes, monocytes, neutro- and eosinophils, and blast cells. An analysis of the leukogram showed that the white blood of the studied species has a lymphoid character. In the rockcod leukogram, the proportion of lymphocytes is significantly higher, while that of monocytes and blast forms is lower. In the plunderfish, in comparison with grey rockcod, the leukocyte cells of the same name are usually larger.

Keywords: Ross Sea, *Pogonophryne* plunderfish, grey rockcod *Lepidonotothen squamifrons*, leukogram, leukocytes

УДК 504.5

ОЦЕНКА ДЕГРАДАЦИИ МИКРОПЛАСТИКА В ДОННЫХ ОСАДКАХ С ПОМОЩЬЮ РАМАНОВСКОЙ МИКРОСПЕКТРОСКОПИИ И АТОМНО-СИЛОВОЙ МИКРОСКОПИИ

© 2023 г. А. А. Карпенко¹, В. С. Одинцов¹, *

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

*e-mail: slavodin@inbox.ru

Поступила в редакцию 08.08.2022 г.

После доработки 10.02.2023 г.

Принята к публикации 30.03.2023 г.

Оценку деградации микропластика в донных осадках моря Лаптевых, моря Уэдделла, Чукотского моря и зал. Петра Великого Японского моря изучали с помощью рамановской микроспектроскопии и атомно-силовой микроскопии (АСМ). Степень аморфности-кристалличности полиэтилен-терефталата (ПЭТ) определяли по отношению интенсивностей рамановских мод ($I_{1095} \text{ см}^{-1}/I_{1115} \text{ см}^{-1}$). Изменения топографии и механических свойств поверхности фрагментов полимера исследовали методами АСМ. Показано, что деградация ПЭТ, найденного в донных осадках моря Лаптевых, затрагивает преимущественно его кристаллическую фазу. Аморфная фаза ПЭТ затронута в гораздо меньшей степени или не затронута совсем. Те же изменения фазового состава поверхности ПЭТ показаны после экспозиции пластика в морском аквариуме в илестом песке из Амурского залива (зал. Петра Великого Японского моря). Данные АСМ демонстрируют увеличение шероховатости поверхности ПЭТ и уменьшение модуля упругости (модуля Юнга) в образцах из донных осадков. С помощью рамановской микроспектроскопии также показаны признаки деградации фрагментов целлофана из моря Уэдделла, поливинилхлорида (ПВХ) из моря Лаптевых и полиэтилена (ПЭ) из Амурского залива.

Ключевые слова: микропластик, деградация пластика, донные осадки, рамановская спектроскопия, атомно-силовая микроскопия

DOI: 10.31857/S0134347523040058, **EDN:** UOFCZL

Широкое применение и интенсивное производство пластмасс привело к глобальному загрязнению Мирового океана полимерным мусором. Попавшие в океан пластиковые отходы постепенно уменьшаются в размере под воздействием абиотических и биотических факторов среды, что приводит к увеличению числа микрочастиц размером менее 5 мм, которые легко потребляются гидробионтами и наносят им пока не вполне оцененный вред (Browne et al., 2011; Cedervall et al., 2012; Lusher et al., 2015; Trevail et al., 2015; Auta et al., 2017; Bergmann et al., 2017; Hermabessiere et al., 2017; Peeken et al., 2018; Naegerbaeumer et al., 2019; Kane et al., 2020; Zhang et al., 2020). Источником микропластика еще долгое время будут оставаться крупные фрагменты пластика или изделия из него, постепенно деградируя в среде и представляя долгосрочную угрозу для живых организмов и человека из-за переноса по пищевым цепям. К тому же нано- и микрочастицы пластика могут адсорбировать химические соединения, ко-

торые, концентрируясь, представляют особую опасность (Hirai et al., 2011; Webb et al., 2013).

В 2018 г. из произведенных 359 млн т пластика до 14.5 млн т поступило в океан (Wayman, Niemann, 2021). Результаты моделирования показывают, что, при условии прекращения загрязнения океана, почти весь пластик, уже имеющийся в поверхностных водах, в течение трех лет окажется на дне вследствие оседания (Koelmans et al., 2017). По этой причине вопрос разрушения полимера именно в донных осадках и на их поверхности выходит на первое место при оценке способности морских экосистем нейтрализовать его влияние. Помимо разрушения пластика под действием абиотических факторов среды, действующих на поверхности и в толще воды (свет, кислород), в донных осадках это может происходить путем биодеградации (Harrison et al., 2011; Auta, Emenike, 2017; Lwanga et al., 2018). Последнее дает основание надеяться, что процесс разрушения пластика в морских экосистемах может быть эффективнее, чем принято считать.

Таблица 1. Координаты мест взятия проб донных осадков

№ станции	Дата	Широта	Долгота	Глубина, м	Орудие отбора
Море Лаптевых					
6058	12.10.2018	76°23.76 N	126°25.14 E	52	Боксорер
6065	13.10.2018	77°6.18 N	126°25.44 E	251	Боксорер
Чукотское море					
4	19.09.2016	70°53.58 N	179°54.72 W	10	Дночерпатель
6	19.09.2016	70°31.00 N	177°26.00 W	50	Дночерпатель
14	23.09.2016	69°54.02 N	171°09.46 W	44	Дночерпатель
17	25.09.2016	67°25.70 N	169°36.80 W	50	Дночерпатель
18	25.09.2016	67°30.99 N	171°21.80 W	48	Дночерпатель
20	26.09.2016	67°32.44 N	173°36.72 W	42	Дночерпатель
Японское море					
1	18.02.2016	43°11.99 N	131°54.90 E	6	Трубка
2	18.02.2016	43°12.01 N	131°54.90 E	7	Трубка
3	18.02.2016	43°12.04 N	131°54.73 E	7.5	Трубка
4	18.08.2020	43°12.01 N	131°54.90 E	7	Дночерпатель

Цель настоящей работы — оценка деградации пластика в морских донных осадках как в естественных, так и в экспериментальных условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В целях обнаружения пластика исследовали пробы донных осадков, собранные с разными целями в экспедициях НИС “Академик Мстислав Келдыш” в море Лаптевых и в море Уэдделла, НИС “Академик Опарин” в Чукотском море, а также в Амурском заливе (зал. Петра Великого Японского моря). Координаты мест и даты отбора проб донных осадков даны в табл. 1.

Пробы из моря Лаптевых (2), Чукотского моря (6), моря Уэдделла (4) и из Амурского залива (4) объемом от 120 до 1000 см³ промывали через стальное сито с размером ячеек 0.3 мм, обрабатывали в соответствии с процедурой разделения частиц с помощью раствора хлористого цинка плотностью 1.7 г/см³ (Zobkov, Esiukova, 2017). Фракцию донного осадка размером более 0.3 мм помещали в стеклянные пробирки или стаканы и заливали раствором хлористого цинка объемом, превышающим в 8–10 раз объем заливаемой фракции. Частицы, оказавшиеся на поверхности, распознавали визуально с помощью оптического микроскопа. Те из них, которые имели признаки искусственного происхождения, отбирали для дальнейшей идентификации методом рамановской микроспектроскопии.

В августе 2019 г. для исследования деградации полиэтилентерефталата в донных осадках в экспериментальных условиях несколько стандартных бутылок из ПЭТ объемом 1.5 л были заполне-

ны морской водой и наполовину погружены в натуральный илисто-песчаный морской грунт в проточном морском аквариуме. В феврале 2020 г. одна бутылка была извлечена, отмыта от грунта и исследована методом рамановской микроспектроскопии так же, как и найденные в донных осадках фрагменты пластика.

Рамановские спектры (спектры комбинационного рассеяния) получали с помощью рамановского микроскопа-спектрометра Renishaw InVia Reflex (Renishaw, Англия), объединенного с универсальным микроскопом Leica DM 2500M (Leica Microsystems, Германия). Для возбуждения использовали диодный лазер 532 нм при мощности на уровне объекта 1.0 мВт и времени экспозиции 0.1 с в 100 повторах. Лазерное пятно диаметром около 1.65 мкм на образце формировалось объективом ×20, NA = 0.5 (Leica). Чтобы достичь минимального рамановского и флуоресцентного фона, образцы пластика помещали на алюминиевую подложку.

Для определения микромеханических характеристик пластика использован атомно-силовой микроскоп BioScope Catalyst (Bruker, США) в сочетании с инвертированным микроскопом Axio-Vert 200 (Carl Zeiss, Германия). Изображение получали в полуконтактном режиме Scan Asyst mode. Для контроля отсутствия разрушения образца при сканировании выборочно использовали полубесконтактный режим. Применяли кантилеверы RTESPA (k : 20–80 Н/м, f_0 : 318–333 кГц) и TAP 525 (k : 100–200 Н/м, f_0 : 534–572 кГц) (Bruker, США). Для определения модуля упругости, деформации, адгезии использовали разработанный фирмой Bruker режим наномеханическо-

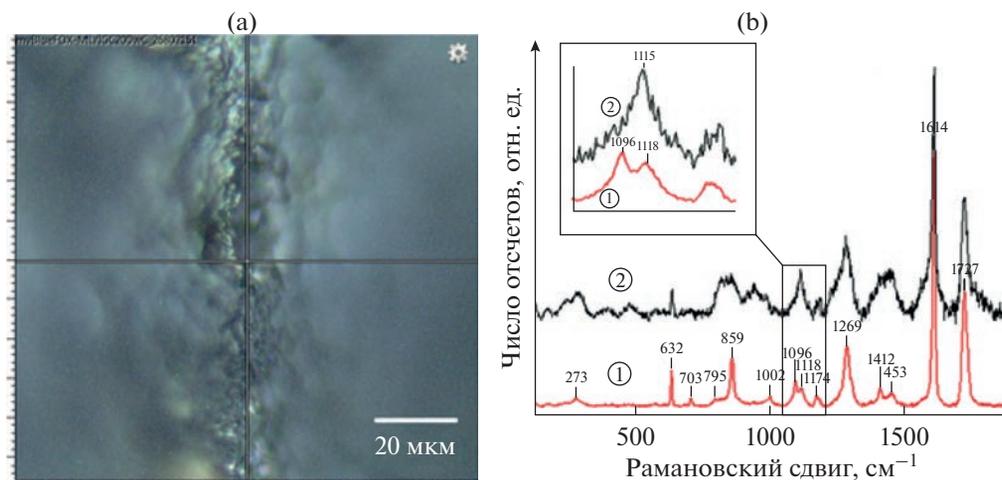


Рис. 1. Пример идентификационного анализа ПЭТ: (а) – поверхность образца полимера в падающем свете (точка сбора данных находится в перекрестии оптического прицела); (б) – рамановские спектры поверхности ПЭТ. 1 – спектр эталонного ПЭТ, 2 – усредненный спектр по 8 точкам фрагмента ПЭТ из донной пробы из моря Лаптевых. На вставке – увеличенный фрагмент отмеченных прямоугольником областей спектров для определения кристалличности образца ПЭТ по модам $1095\text{ см}^{-1}/1115\text{ см}^{-1}$.

го картирования (PFQNM). Перед каждым микромеханическим картированием исследуемого образца проводили калибровку датчика (кантилевера) по опорным материалам – эталонам Bruker с известными механическими свойствами поверхности: чувствительности к отклонению по лейкосапфиру, модулю упругости по полистиролу (ПС, 2.7 ГПа) и высокоориентированному пиролитическому графиту (ВОПГ, 18 ГПа). Кроме того, измеряли радиус скругления кончика иглы кантилевера на специальной тестовой пластине с покрытием из оксида титана. Полученные калибровочные данные использовались программой NanoScope v8.10 (Bruker) для расчета истинной константы упругости кантилевера при определении модуля Юнга и построения изображения объекта в микромеханических величинах (деформация упругости, адгезия). Для оценки шероховатости поверхности применяли опцию Roughness из программного пакета BioScope Catalyst (Bruker, США). Поскольку метод PFQNM позволяет получать изображения объекта в микромеханических величинах (адгезия, модуль упругости, деформация), для оценки таких данных применяется та же опция Roughness.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В двух пробах донных осадков из моря Лаптевых было обнаружено 8 фрагментов пластика размером от 1.8×2 до 2.5×4 мм, из которых 4 – ПЭТ, 3 – ПВХ и несколько фрагментов волокон длиной от 0.5 до 4 мм. Результаты исследования волокон, идентифицированных как вискоза, в данном исследовании не представлены. В пробах

из моря Уэдделла обнаружена одна пластиковая частица размером 2×2.5 мм, оказавшаяся фрагментом целлофана. В пробах из Амурского залива обнаружен один фрагмент полиэтилена (2×3 мм). В пробах из Чукотского моря пластик не обнаружен.

Результат идентификационного анализа фрагмента пластика из моря Лаптевых показан на рис. 1. Соответствие пиков спектра эталонного ПЭТ и исследуемого пластика указывает на его принадлежность к ПЭТ.

Основными характеристическими полосами раман-спектра ПЭТ, которые используются для установления деградации, является группа полос при 1115, 1094 и 998 см^{-1} . Для оценки изменений кристалличности ПЭТ в этой работе использовали отношение интенсивностей мод 1094 и 1115 см^{-1} [I_{1094}/I_{1115}] (Adar, Noether, 1985; Lippert et al., 1993). На увеличенном фрагменте на рис. 1 в спектре эталонного ПЭТ (1) видно преобладание моды 1095 над 1115 см^{-1} . Отношение интенсивностей мод $I_{1095\text{ см}^{-1}}/I_{1115\text{ см}^{-1}} = 1.42$, т.е. больше 1, что свидетельствует о преобладании кристаллической фазы. Отношение интенсивностей реперных мод $I_{1095\text{ см}^{-1}}/I_{1115\text{ см}^{-1}} = 0.83$ (меньше 1) в спектре 2 говорит о преобладании аморфной фазы исследуемого образца, что является признаком деградации.

Рамановские спектры пластика, эталонного и экспонированного в донных осадках в течение 6 мес в проточном аквариуме, показаны на рис. 2. Здесь четко видно, что спектры эталонного пластика (1) и экспериментального пластика, находившегося в нескольких сантиметрах (2–3 см) над грунтом (2), практически совпадают, и в них отношение ин-

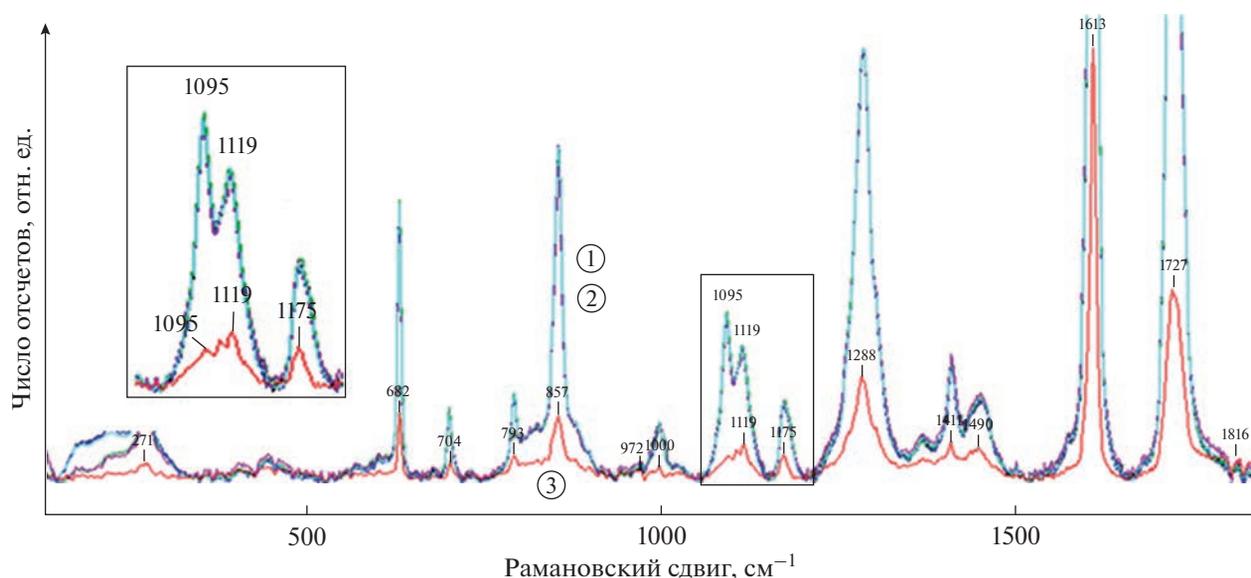


Рис. 2. Рамановские спектры поверхности ПЭТ (стандартная бутылка емкостью 1.5 л) частично погруженного в грунт до и после шести месяцев экспозиции в аквариуме. На вставке представлен увеличенный фрагмент спектра с реперными модами, используемыми для оценки кристалличности полимера – 1095 и 1119 см^{-1} . Синяя кривая (1) и зеленая кривая (2) – спектры эталонного и экспериментального ПЭТ, находившегося над грунтом, соответственно. Красная кривая (3) – спектр ПЭТ, экспонированного на границе раздела грунт–вода.

тенсивностей мод $I_{1095 \text{ см}^{-1}}/I_{1115 \text{ см}^{-1}}$ больше 1. В то же время спектр части пластика, находившегося на границе раздела грунт–вода (3), характеризуется отношением интенсивностей мод $I_{1095 \text{ см}^{-1}}/I_{1115 \text{ см}^{-1}}$ (меньше 1), как и в случае с фрагментами ПЭТ из моря Лаптевых. Следовательно, фазовые изменения ПЭТ в сторону преобладания аморфности произошли на границе вода–грунт.

Результаты АСМ поверхности ПЭТ из моря Лаптевых показали ее существенную шероховатость по сравнению с контрольным ПЭТ (рис. 3). Шероховатость по программе Roughness (спектральная среднеквадратичная амплитуда) равнялась 3541–3698 нм и 61–135 нм соответственно (рис. 3а, 3б). Для каждого образца даны по две цифры по двум секущим (рис. 3а1, 3б1). Модуль упругости у “донного” пластика и у “свежего” ПЭТ также сильно отличались – 1.0 ± 0.1 ГПа ($N = 8$) и 1.7 ± 0.08 ГПа ($N = 11$) соответственно. Различия считались достоверными при $p < 0.01$.

На рис. 4 показаны рамановские спектры поверхности фрагмента ПВХ, обнаруженного в пробах донных осадков из моря Лаптевых. Стрелками отмечены пики полиенов в спектрах разных точек фрагмента (4, 5, 6), характерные для деградирующего ПВХ (Kuznetsov et al., 2021; Al-Dossary et al., 2010), отличающие их от эталонного спектра ПВХ (1). Отсутствие пиков 841, 964, 1002 см^{-1} в спектрах всех исследованных точек фрагмента также отличает его от эталонного.

В донных пробах из Амурского залива обнаружен фрагмент полиэтилена, изменения которого,

по сравнению с эталонным спектром (1), явно видны на рамановских спектрах (2, 3, 4) разных точек фрагмента (рис. 5). Наличие пика в области 1525 см^{-1} в спектрах 2 и 4 и отсутствие пика в области 1171 см^{-1} в спектрах 2, 3 и 4 вместе с изменениями соотношения интенсивностей в других областях спектров говорит об изменениях поверхности полиэтилена, которые можно трактовать как деградацию.

В осадках моря Уэдделла обнаружен единственный фрагмент пластика, Рамановский спектр которого близок к спектру целлофана по ряду реперных мод (рис. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованные образцы пластика, найденные на дне морей, представлены не только видами с плотностью выше, чем у морской воды, – ПВХ, ПЭТ, целлофан, но и более легкими, такими как полиэтилен. Если допустить, что разные виды пластика попадают в океан пропорционально производимым объемам и сохраняют плавучесть, то около половины должно оседать на дно, а вторая половина – плавать на поверхности в соответствии с плотностью по отношению к плотности морской воды. Однако на скопления на поверхности моря приходится примерно лишь 1% от предполагаемого глобального морского пластикового загрязнения. Большая часть недостающих 99% пластика попадает в морские глубины (Koelmans et al., 2017; Barrett et al., 2020; Kane et al.,

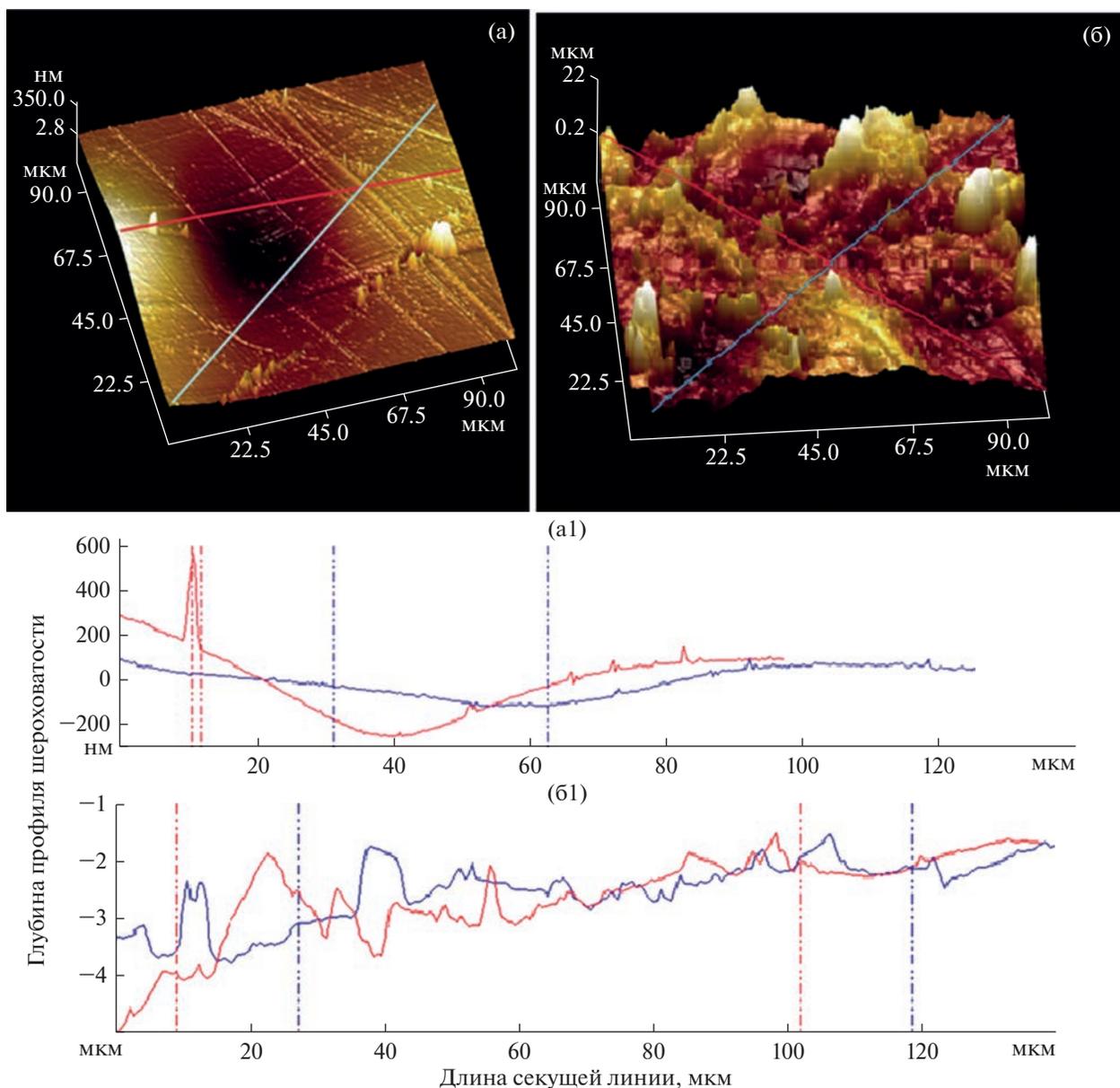


Рис. 3. АСМ 3D изображение поверхности ПЭТ: (а) – эталон, (б) – ПЭТ из моря Лаптевых. Сторона изображений 100 мкм. (а1), (б1) – профили поверхности образцов вдоль секущих линий, обозначенных синим и красным цветом на рисунках (а) и (б). Высоты неровностей на (а), (а1) – нм, на (б), (б1) – мкм.

2020). По-видимому, это связано с тем, что легкие пластики обрастают микроорганизмами, поглощаются гидробионтами и теряют плавучесть. Это трудно количественно оценить, но логично предположить, что любой пластик в конце концов должен оказаться на дне, если не успел деградировать в толще воды и на ее поверхности до степени летучих или растворимых соединений. Именно поэтому исследования процессов трансформации пластика в донных осадках и потенциальной опасности продуктов его распада для животных и человека представляются более важными, чем изучение распределения пластика в океане. Рас-

пределение макропластика (>5 мм) и микропластика (335 мкм–5 мм) не может быть адекватно измерено с помощью доступных в настоящее время методов. Кроме того, для пластиковых частиц размером менее 0.335 мм пока не существует способов систематической оценки их массового распределения в океане (Koelmans et al., 2017).

При изучении деградации и биодеградации пластика важным вопросом является определение ее признаков и критериев оценки. Разные исследователи подходят к этому вопросу по-разному. Некоторые авторы отслеживают деградацию, регистрируя потерю массы микропластика и ха-

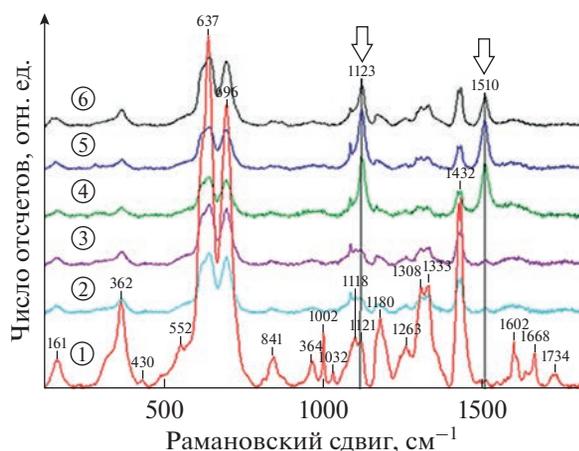


Рис. 4. Рамановские спектры поверхности ПВХ. Стрелками показаны пики полиенов, характерные для деградирующего ПВХ. 1 – эталонный спектр ПВХ; 2, 3, 4, 5, 6 – спектры разных точек фрагмента ПВХ.

рактический рост микроорганизмов в минеральной среде или оценивая морфологические и структурные изменения пластика с помощью сканирующей электронной микроскопии и инфракрасной спектроскопии (Auta et al., 2017). Другие оценивают биodeградацию по изменению молекулярной массы пластика (Zhang et al., 2020). Признавая любые способы объективного контроля, авторы настоящей работы полагают, что изменения химического состава и механических характеристик микропластика являются наиболее значимыми при оценке деградации вообще и биodeградации в частности.

По этой причине нами были выбраны методы, позволяющие оценить изменения топографии и механических свойств поверхности пластиковых частиц, а также химической структуры, отраженной в рамановских спектрах неупругого рассеяния.

Как показатель изменения кристалличности ПЭТ мы использовали отношения интенсивностей между полосами при 1094 и 1115 см^{-1} (I_{1094}/I_{1115}), которые представляют относительную концентрацию трансгликолевых конформеров (Fechine et al., 2002; Lin et al., 2016). По нашим данным, уменьшение доли кристаллической фазы полимера, определяемое по уменьшению соотношения интенсивностей реперных мод ($I_{1095} \text{ см}^{-1}/I_{1115} \text{ см}^{-1}$), – верный признак начала деградации материала. То, что разрушение образцов ПЭТ характеризуется уменьшением их кристалличности, показано по результатам исследования и пластика из моря Лаптевых (рис. 1), и пластика, выдержанного в условиях аквариума (рис. 2). Это соответствует данным Лин с соавторами (Lin et al., 2016) показавшими, что более низкое отношение интенсивности I_{1094}/I_{1115} обычно соответствует более низкой

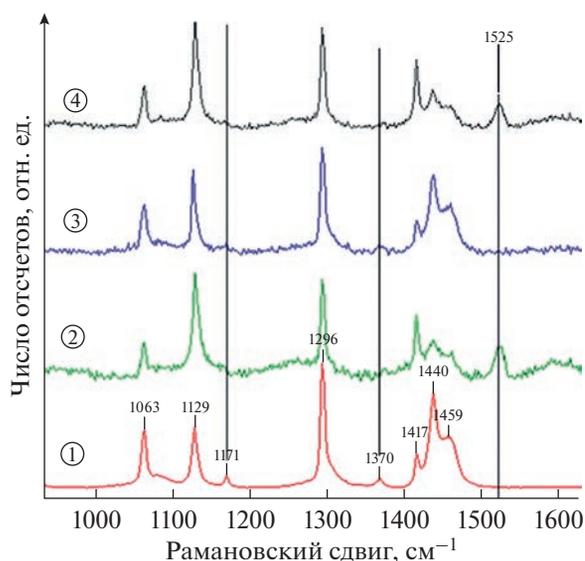


Рис. 5. Рамановские спектры поверхности фрагмента ПЭ: 1 – эталонный спектр полиэтилена; 2, 3, 4 – спектры разных точек фрагмента ПЭ из Амурского залива (зал. Петра Великого Японского моря).

кристалличности. Подобные результаты получены и другими авторами, которые обнаружили, что отношение I_{1094}/I_{1115} уменьшается от объема к открытой поверхности ПЭТ во внешнем слое. Это позволяет предположить, что кристалличность ПЭТ вблизи поверхности становится ниже после старения (Fechine et al., 2002; Planes et al., 2014). Интересно, что изменения поверхности пластика, связанные с изменением кристалличности ПЭТ в аквариальных условиях, наблюдались на границе грунт–вода. Над поверхностью грунта изменений в фазовом составе поверхности ПЭТ не зафиксировано (рис. 2).

Стоит отметить, что уменьшение кристалличности ПЭТ со временем согласуется не со всеми опубликованными результатами. Есть данные, что биodeградация ПЭТ характеризуется изменением фазового состава пластика в сторону увеличения его кристалличности, т.е. аморфная фаза ПЭТ прогрессивно уменьшается под действием бактериальных ферментов (эстеразы, липазы, ПЭТазы) (Webb et al., 2013; Danso et al., 2018; Hiraga et al., 2019). Результаты исследования пластика методами атомно-силовой микроскопии подтверждают наши выводы о преобладании аморфной фазы в деградирующем пластике. Модуль Юнга у пластика из моря Лаптевых ниже, чем у свежего ПЭТ (1.1 и 1.7 ГПа соответственно). Также поверхность ПЭТ из моря Лаптевых по сравнению с поверхностью эталонного полиэтилентерефталата отличается существенной шероховатостью (рис. 3). Эти данные АСМ свидетельствуют в пользу существенной деградации поверхности у пластика из донных осадков притом,

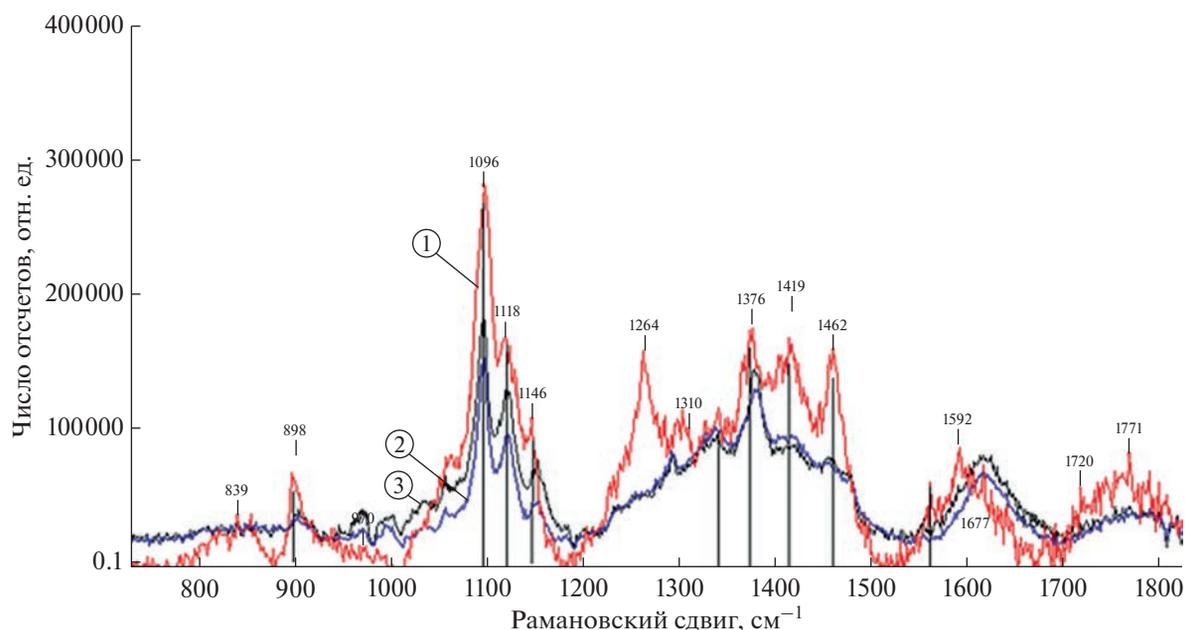


Рис. 6. Рамановские спектры поверхности эталонного целлофана (1) и разных точек фрагмента пластика из моря Уэдделла (2, 3), сходного с целлофаном по основным модам. Вертикальными линиями отмечены идентификационные моды целлофана.

что на глубине исключено влияние ультрафиолетового излучения, а мягкие грунты и слабая гидродинамика не способствуют механическому измельчению пластика при контакте с твердыми частицами.

Результат исследования ПВХ, показавший наличие в нем полиенов (рис. 4), говорит о деградации найденного в море пластика, однако у поливинилхлорида сопряженные двойные связи и полиеновые последовательности в рамановских спектрах появляются под действием температуры или ультрафиолетового излучения (Al-Dossary et al., 2010; Kuznetsov et al., 2021). По этой причине мы не можем утверждать, что исследованный ПВХ получил такие изменения после того, как попал в море. Если для ПЭТ показаны признаки деградации при экспозиции в донных осадках, то вопрос деградации ПВХ в природной среде в отсутствие света и экстремальных температур нуждается в дополнительных исследованиях.

В отличие от полиэтилентерефталата, в рамановском спектре полиэтилена к кристаллической фазе относится область моды 1418 см⁻¹, а моды 1439 и 1462 см⁻¹ отмечают его аморфную фазу (Hiejima et al., 2018). В спектрах полиэтилена 2 и 4 (рис. 5) из Амурского залива мода в области 1418 см⁻¹ по интенсивности явно выше мод, соответствующих его аморфной фазе (1439 и 1462 см⁻¹). Вместе с появлением пиков 1525 см⁻¹ в спектрах 2 и 4 (рис. 5), отсутствующих в спектре эталонного полиэтилена (спектр 1, рис. 5), это свидетельствует

об изменении фазового состава полиэтилена по сравнению с эталонным пластиком, т.е. является дополнительным признаком его деградации (Hiejima et al., 2018).

Исследование фрагмента из моря Уэдделла выявило некоторые трудности идентификации пластика с помощью рамановской микроспектроскопии при отсутствии библиотеки спектров всех возможных продуктов его трансформации и деградации. Спектр найденного фрагмента более всего соответствует эталонному целлофану (рис. 6). При этом отсутствие мод 1264 и 1310 см⁻¹ может говорить о его деградации.

В заключение следует отметить, что рамановская спектроскопия показывает текущее состояние иногда настолько измененного пластика, что исходный фрагмент трудно идентифицировать даже при наличии эталонных образцов. Важной задачей остается также идентификация продуктов трансформации пластика и оценка скорости его деградации с выявлением реальных факторов, влияющих на этот процесс. В решении этих проблем несомненное преимущество имеет экспериментальный подход к исследованию трансформации пластика с моделированием воздействующих на него биотических и абиотических факторов среды. Например, экспериментальное изучение деградации пластика в пищеварительной системе литторин не оставляет сомнений в биологической природе полученных изменений микропластика, т.е. биодеградации (Odintsov et al., 2022).

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 в рамках государственного задания НИЦМБ ДВО РАН (№ НИОКТР 121082600038-3).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят сотрудников Тихоокеанского океанологического института им. В.И. Ильичева ДВО РАН О.В. Дударева и И.П. Семилетова, а также сотрудника НИЦМБ ДВО РАН П.А. Киреева за предоставленные для исследований образцы донных осадков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Adar F., Noether H.* Raman microprobe spectra of spin-oriented and drawn filaments of poly(ethylene terephthalate) // *Polymer*. 1985. V. 26. № 13. P. 1935–1943.
- Al-Dossary A.K., Gilbert M., Hitt D.* Evaluating PVC degradation using UV and Raman spectroscopies // *Advanced Materials Research*. 2010. V. 83–86. P. 923–930. <https://doi.org/10.4028/www.scientific.net/AMR.83-86.923>
- Auta H.S., Emenike C.U.* Screening of Bacillus strains isolated from mangrove ecosystems in Peninsular Malaysia for microplastic degradation // *Environ. Pollut.* 2017. V. 231. № 2. P. 1552–1559. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.09.043>
- Auta H.S., Emenike C.U., Fauziah S.H.* Distribution and importance of microplastics in the marine environment: a review of the sources, fate, effects, and potential solutions // *Environ. Int.* 2017. V. 102. P. 165–176. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2017.02.013>
- Barrett J., Chase Z., Zhang J. et al.* Microplastic Pollution in Deep-Sea Sediments From the Great Australian Bight // *Front. Mar. Sci.* 2020. V. 7. 576170. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.576170>
- Bergmann M., Wirzberger V., Krumpen T. et al.* High quantities of microplastic in Arctic deep-sea sediments from the HAUSGARTEN observatory // *Environ. Sci. Technol.* 2017. V. 51. № 19. P. 11000–11010. <https://doi.org/10.1021/acs.est.7b03331>
- Browne M.A., Crump P., Niven S.J. et al.* Accumulation of microplastic on shorelines worldwide: sources and sinks // *Environ. Sci. Technol.* 2011. V. 45. № 21. P. 9175–9179. <https://doi.org/10.1021/es201811s>
- Cedervall T., Hansson L.-A., Lard M. et al.* Food chain transport of nanoplastics affects behaviour and fat metabolism in fish // *PLoS One*. 2012. V. 7. № 2. e32254. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032254>
- Danso D., Schmeisser C., Chow J. et al.* New insights into the function and global distribution of polyethylene terephthalate (PET) – degrading bacteria and enzymes in marine and terrestrial metagenomes // *Appl. Environ. Microbiol.* 2018. V. 84. e02773-02717. <https://doi.org/10.1128/AEM.02773-17>
- Fechine G.J.M., Rabello M.S., Souto-Maior R.M.* The effect of ultraviolet stabilizers on the photodegradation of poly(ethylene terephthalate) // *Polymer Degradation and Stability*. 2002. V. 75. № 1. P. 153–159. [https://doi.org/10.1016/s0141-3910\(01\)00214-2](https://doi.org/10.1016/s0141-3910(01)00214-2)
- Haegerbaeumer A., Mueller M.-T., Fueser H., Traunspurger W.* Impacts of Micro- and Nano-Sized Plastic Particles on Benthic Invertebrates: A Literature Review and Gap Analysis // *Front. Environ. Sci.* 2019. V. 7. № 17. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2019.00017>
- Harrison J.P., Sapp M., Schratzberger M., Osborn A.M.* Interactions Between Microorganisms and Marine Microplastics: A Call for Research // *Mar. Technol. Soc. J.* 2011. V. 45. № 2. P. 12–20. <https://doi.org/10.4031/MTSJ.45.2.2>
- Hiejima Y., Kida T., Takeda K. et al.* Microscopic structural changes during photodegradation of low-density polyethylene detected by Raman spectroscopy // *Polymer Degradation and Stability*. 2018. V. 150. P. 67–72. <https://doi.org/10.1016/j.polymdegradstab.2018.02.010>
- Hermabessiere L., Dehaut A., Paul-Pont I. et al.* Occurrence and effects of plastic additives on marine environments and organisms: a review // *Chemosphere*. 2017. V. 182. P. 781–793. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.05.096>
- Hiraga K., Taniguchi I., Yoshida S. et al.* Biodegradation of waste PET: A sustainable solution for dealing with plastic pollution // *EMBO reports*. 2019. V. 20. № 11. P. e49365. <https://doi.org/10.15252/embr.201949365>
- Hirai H., Takada H., Ogata Y. et al.* Organic micropollutants in marine plastics debris from the open ocean and remote and urban beaches // *Mar. Pollut. Bull.* 2011. V. 62. № 8. P. 1683–1692. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.06.004>
- Kane I.A., Clare M.A., Miramontes E. et al.* Seafloor microplastic hotspots controlled by deep-sea circulation // *Science*. 2020. V. 368 (6495). <https://doi.org/10.1126/science.aba5899>
- Koelmans A.A., Kooi M., Law K.L., van Sebille E.* All is not lost: Deriving a top-down mass budget of plastic at sea // *Environ. Res. Lett.* 2017. V. 12. 114028. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa9500>
- Kuznetsov S.M., Sagitova E.A., Prokhorov K.A. et al.* Raman spectroscopic detection of polyene-length distribution for high-sensitivity monitoring of photo- and thermal degradation of polyvinylchloride // *Spectrochimica Acta. Part A: Molecular and Biomolecular Spectroscopy*. 2021. V. 252. 119494. <https://doi.org/10.1016/j.saa.2021.119494>
- Lin C.C., Krommenhoek P.J., Watson S.S. et al.* Depth profiling of degradation of multilayer photovoltaic back-sheets after accelerated laboratory weathering: Cross-sectional Raman imaging // *Solar Energy Materials and Solar Cells*. 2016. V. 144. P. 289–299.
- Lippert T., Zimmermann F., Wokaun A.* Surface analysis of excimer-laser-treated polyethylene-terephthalate by

- surface-enhanced Raman scattering and X-ray photo electron spectroscopy // *Appl.Spectrosc.* 1993. V. 47. P. 1931–1942.
- Lusher A.L., Tirelli V., O'Connor I. et al. Microplastics in Arctic polar waters: the first reported values of particles in surface and sub-surface samples // *Scientific reports.* 2015. V. 5. P. 14947.
<https://doi.org/10.1038/srep14947>
- Lwanga E.H., Thapa B., Yang X. et al. Decay of low-density polyethylene by bacteria extracted from earthworm's guts: A potential for soil restoration // *Sci. Total Environ.* 2018. V. 624. P. 753–757.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.12.144>
- Odintsov V.S., Karpenko A.A., Karpenko M.A. Degradation of micro-nano-sized polytetrafluoroethylene and acrylic fluorinated copolymer particles in the periwinkle digestive tract // *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* 2022.
<https://doi.org/10.1007/s11356-022-23996-5>
- Peeken I., Primpke S., Beyer B. et al. Arctic sea ice is an important temporal sink and means of transport for microplastic // *Nature communications.* 2018. V. 9. № 1. P. 1–12.
<https://doi.org/10.1038/s41467-018-03825-5>
- Planes E., Yrieix B., Bas C. et al. Chemical degradation of the encapsulation system in flexible PV panel as revealed by infrared and Raman microscopies // *Solar Energy Materials and Solar Cells.* 2014. V. 122. P. 15–23.
- Trevaill A.M., Gabrielsen G.W., Kühn S. et al. Elevated levels of ingested plastic in a high Arctic seabird, the northern fulmar (*Fulmarus glacialis*) // *Polar Biology.* 2015. V. 38. № 7. P. 975–981.
<https://doi.org/10.1007/s00300-015-1657-4>
- Webb H.K., Arnott J., Crawford R.J. et al. Plastic degradation and its environmental implications with special reference to poly(ethylene terephthalate) // *Polymers.* 2013. V. 5. № 1. P. 1–18.
<https://doi.org/10.3390/polym5010001>
- Wayman C., Niemann H. The fate of plastic in the ocean environment – a minireview // *Environ. Sci.: Processes Impacts.* 2021. V. 23. 198–212.
<https://doi.org/10.1039/d0em00446d>
- Zhang J., Zhao Y., Li L. et al. Biodegradation of polyethylene microplastic particles by the fungus *Aspergillus flavus* from the guts of wax moth *Galleria mellonella* // *Sci. Total. Environ.* 2020. V. 704. 135931.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135931>
- Zobkov M., Esiukova E. Microplastics in Baltic bottom sediments: Quantification procedures and first results // *Marine Pollution Bulletin.* 2017. V. 114. P. 724–732.
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.10.060>

Assessment of Microplastic Degradation in Bottom Sediments Using Raman Microspectroscopy and Atomic Force Microscopy

A. A. Karpenko^a and V. S. Odintsov^a

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

The assessed degradation of microplastics from bottom sediments of the Laptev Sea, the Weddell Sea, the Chukchi Sea and Peter the Great Bay, Sea of Japan, was studied using Raman microspectroscopy and atomic force microscopy (AFM). The degree of amorphous-crystallinity of polyethylene terephthalate (PET) was determined by the ratio of Raman mode intensities ($I_{1095} \text{ cm}^{-1} / I_{1115} \text{ cm}^{-1}$). Changes in the topography and mechanical properties of the surface of polymer fragments were studied by AFM methods. It has been shown that the degradation of PET found in the bottom sediments of the Laptev Sea affects mainly its crystalline phase. The amorphous phase of PET is affected to a much lesser extent or not at all. The same changes in the phase composition of the PET surface have been shown after plastic exposure in a marine aquarium in silty sand from the Amur Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan). AFM data show an increase in PET surface roughness and a decrease in elasticity modulus (Young's modulus) in bottom sediment samples. Raman microspectroscopy also shows signs of degradation of cellophane fragments from the Weddell Sea, polyvinyl chloride (PVC) from the Laptev Sea, and polyethylene (PE) from the Amur Bay.

Keywords: microplastics, plastic degradation, bottom sediments, Raman spectroscopy, atomic force microscopy

УДК 599.511

ЧАСТОТА ВСТРЕЧАЕМОСТИ СЕВЕРОТИХООКЕАНСКОГО ОБЫКНОВЕННОГО МАЛОГО ПОЛОСАТИКА *BALAENOPTERA ACUTOROSTRATA SCAMMONI* DEMÉRÉ, 1986 У СЕВЕРО-ВОСТОЧНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ О-ВА САХАЛИН В 2008–2021 ГГ.

© 2023 г. Е. Б. Лебедев¹, В. Я. Кавун¹, *

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

*e-mail: vkavun11@mail.ru

Поступила в редакцию 13.05.2022 г.

После доработки 03.08.2022 г.

Принята к публикации 06.10.2022 г.

Изучена сезонная и межгодовая изменчивость частоты встречаемости северотихоокеанского обыкновенного малого полосатика (кит Минке) *Balaenoptera acutorostrata scammoni* Deméré, 1986 у северо-восточного побережья о-ва Сахалин (Охотское море) в 2008–2021 гг. Показано, что встречаемость китов этого вида в районе исследований имеет значительную сезонную и межгодовую изменчивость. Средняя частота встречаемости в четные годы наблюдений была в 1.6 раза выше, чем в нечетные и составляла соответственно 7.1 и 4.4%. Высказано предположение, что частота встречаемости кита Минке в исследованном районе определяется интенсивностью прибрежного ветрового апвеллинга у восточного побережья о-ва Сахалин.

Ключевые слова: обыкновенный малый полосатик, *Balaenoptera acutorostrata scammoni*, сезонная и межгодовая частота встречаемости, северо-восточный Сахалин, Охотское море, апвеллинг

DOI: 10.31857/S013434752304006X, **EDN:** ZPNLOW

Морские млекопитающие, в том числе усатые киты, играют значительную, хотя и не регулируемую роль в морских и океанических макросистемах Северной Пацифики (Шунтов, Иванов, 2015). В водах данного региона распространен обыкновенный малый полосатик *Balaenoptera acutorostrata* Lacépède, 1804, точнее, его северотихоокеанский подвид *B. acutorostrata scammoni* Deméré, 1986 (Rice, 1998; Cooke et al., 2018; World Register..., 2022). Обыкновенный малый полосатик является самым мелким представителем семейства Balaenopteridae, в наших водах его средний размер составляет 6.2–8.5 м при массе 4–5 т. Этот вид усатых китов повсеместно распространен в Северном полушарии. Он совершает дальние миграции, но в теплый период года предпочитает обитать в бухтах и заливах (Беликов и др., 2017). Вследствие прибрежного образа жизни кит Минке в большей степени подвергается антропогенному воздействию, вызывающему изменения в его поведении. Это прямое и косвенное взаимодействие при рыболовстве, антропогенный шум и попадание в организм загрязняющих веществ (Lee et al., 2017; Durbach et al., 2021).

В северо-западной Пацифике некоторые исследователи выделяют две группировки (или “популяции”) кита Минке. Первая группировка оби-

тает в Японском, Желтом и Восточно-Китайском морях, вторая – в Охотском море и западной части Тихого океана (Tamura, Fujise, 2002). По оценкам, в дальневосточных морях России численность кита Минке достигает 25 тыс. особей (Buckland et al., 1992). У обыкновенного малого полосатика широкий рацион и гибкий спектр питания. Основными кормовыми объектами кита этого вида являются стайные рыбы, головоногие моллюски и криль (Шунтов, 2001, 2016; Tamura, Fujise, 2002; Murase et al., 2007, 2009).

Информация о пространственном и временном распределении, а также о состоянии численности кита Минке в прибрежных водах северо-восточного Сахалина в XXI веке практически отсутствует. Сведения о сезонных изменениях в распределении малого полосатика важны для понимания экологии этого вида в данном районе, который является важным местом его летнего нагула.

Цель настоящего исследования – изучение сезонной и межгодовой встречаемости кита Минке у северо-восточного побережья о-ва Сахалин (Охотское море) в 2008–2021 гг.

Таблица 1. Условия наблюдений и данные о встречах китов Минке в прибрежных водах северо-восточного Сахалина в июне–ноябре 2008–2021 гг.

Год	Средняя видимость, км	Среднее волнение, балл	Средняя скорость судна, уз	Количество рейсов	Количество часов наблюдений	Количество встреч	Количество китов
2008	3.2	1.9	11.7	256	1864	91	103
2009	3.3	1.7	15.9	63	371	14	14
2010	2.8	1.8	14.8	93	623	39	39
2011	3.3	1.7	15.5	118	833	35	38
2012	3.8	1.6	14.4	126	870	68	75
2013	3.2	1.9	13.8	103	686	34	35
2014	3.5	1.7	15.0	107	739	71	73
2015	3.4	1.6	12.3	90	557	16	16
2016	3.5	1.5	14.6	97	568	30	32
2017	3.1	1.5	16.2	95	493	23	23
2018	3.7	1.2	16.3	84	464	42	42
2019	3.9	1.5	16.1	100	547	18	18
2020	3.6	1.6	16.2	44	256	15	15
2021	3.3	1.8	17.3	29	176	10	10

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основой данной работы послужили визуальные наблюдения, выполненные в летне-осенние периоды (июнь–ноябрь, в ноябре работы проводили в 2008–2012 гг. и 2021 г.) 2008–2021 гг. группой наблюдателей, осуществлявшей исследования по программе наблюдения за морскими млекопитающими по проекту “Сахалин-2”. Наблюдения проведены с борта высокоскоростных судов Miss Sybil, Miss Ina, Seabulk James, Polar Pilot и Polar Baikal, выполнявших регулярные рейсы из портопункта Кайган на стационарные нефтегазодобывающие платформы “Пильтун-Астохская-А” (ПА-А), “Пильтун-Астохская-Б” (ПА-Б) и “Лунская-А” (ЛУН-А) (рис. 1).

Транспортировка пассажиров и грузов из портопункта Кайган на платформы осуществлялась строго по транспортным коридорам, выделенным для проведения подобных операций. Таким образом, пассажирские суда ходили по одному и тому же маршруту, что и обеспечило возможность проведения регулярных исследований на одной и той же трансекте (ширина транспортного коридора составляла 4 км) (рис. 1). В целом условия наблюдений при проведении работ за все годы мало различались (табл. 1).

На борту судна при выполнении рейса на ту или иную платформу присутствовал один наблюдатель. Его рабочее место располагалось на мостике судна на высоте 5 м от поверхности воды с углом обзора 180°. Наблюдения вели все светлое время, строго вперед, пока судно находилось в рейсе. При обнаружении кита, если животное находилось в небезопасном положении (500 м), применяли меры по снижению воздействия на

него (что являлось основной задачей наблюдателя), изменяя курс и/или скорость движения судна.

В работе использовали бинокли Fujinon FM-TRC-SX (7 × 50, Field 7°30′) и фотокамеру Nikon D70s с объективом Sigma 70–300 мм. Полученные фотоснимки служили вспомогательным материалом при видовой идентификации животных.

Методика учета численности китов в нашем исследовании отличалась от классической, поэтому в данной работе мы оценивали частоту встречаемости малых полосатиков (F). Этот показатель, как правило, используется при выполнении сходных исследований, например, при наблюдении китов с пассажирских паромов (Robinson et al., 2007; Bolaños-Jiménez et al., 2021). Количество часов наблюдений, выполненных нами в ходе проведения работ, в разные годы изменялось, поэтому для стандартизации условий наблюдений при расчете частоты встречаемости использовали следующую формулу:

$$F = \frac{Nw}{Nt} \times 100,$$

где F – частота встречаемости, %; Nw – количество китов; Nt – количество часов наблюдений.

Для косвенной оценки интенсивности апвеллинга в исследованном районе мы использовали спутниковые данные о минимальных значениях температуры воды на поверхности моря (ТПМ) (Japan..., 2022, <https://www.data.jma.go.jp>) в июле–первой декаде сентября (период действия прибрежного апвеллинга). Подекадные значения минимальной ТПМ ($n = 7$) использовались для расчета средних минимальных значений температуры воды в этот период исследований за каждый год.

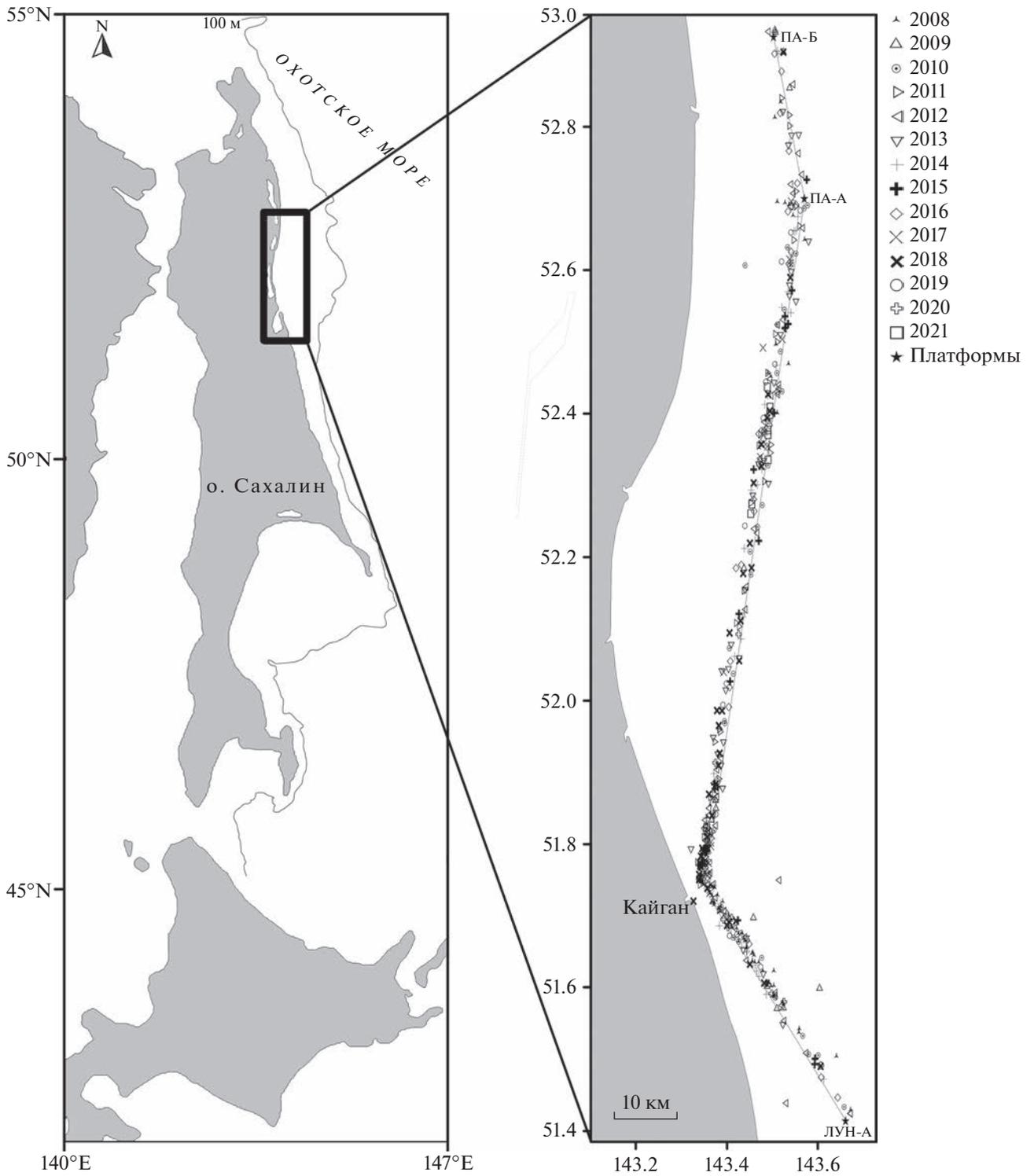


Рис. 1. Карта-схема северо-восточного побережья о-ва Сахалин и места встреч китов Минке на единой трансекте с 2008 по 2021 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ

За период наблюдений было зарегистрировано 533 особи кита Минке в 506 встречах (табл. 1). В большинстве случаев наблюдали отдельных животных (96%), которые при выныривании в течение 1 мин делали 2–3 вдоха с демонстрацией спинного плавника. За время работ встречи с двумя особями отмечали в 2008, 2011, 2012, 2014 и 2016 гг. В 2008 г. их регистрировали 3, 11 и 16 июля, 31 августа, 6, 8 и 9 сентября. В 2011 г. две особи были встречены 19 сентября. В 2012 г. по две особи отмечали 26 июня, 13, 22, 25 августа и 12 сентября; в 2014 г. — 23 августа; в 2016 г. — 20 августа и 4 сентября. Группы из трех особей регистрировали 20 августа в 2008 г., 13 октября в 2011 г. и 9 сентября в 2012 г.

В четные годы количество наблюдаемых китов регулярно возрастало, а в нечетные — снижалось. Общее количество встреченных за семь четных лет особей (379) превышало таковое за семь нечетных лет (154) почти в 2.5 раза.

Сезонная встречаемость

В июне 2009, 2011, 2015 и 2018 гг. киты Минке в исследованном районе не встречались (рис. 2а). В другие годы частота их встречаемости в этом месяце варьировала от 1.5% в 2019 г. до 11.1% в 2020 г. В июле максимальным (7.3%) значение F было в 2008 г., минимальным (0.6%) — в 2016 г. (рис. 2б). В августе этот показатель в отдельные годы также значительно изменялся: от 1.5% в 2009 г. до 16.8% в 2012 г. (рис. 2в). В сентябре 2019 г. киты не встречались. В другие годы этого месяца частота встречаемости китов изменялась от 2.1% в 2015 г. до 18% в 2010 г. (рис. 2г). В октябре 2008, 2014, 2020 и 2021 гг. киты Минке не были отмечены. В остальные годы в этом месяце максимальная (17%) частота их встречаемости наблюдалась в 2010 г., а минимальная (2.3%) — в 2009 г. (рис. 2д). В ноябре киты регистрировались только в 2008 и 2009 гг. (1 и 3 особи соответственно).

Таким образом, частота встречаемости обыкновенных малых полосатиков у северо-восточного побережья о-ва Сахалин была выше в период возможного действия прибрежного апвеллинга (июль—первая декада сентября), чем в остальное время исследования (6.7 и 4.8% соответственно).

Межгодовая встречаемость

Средняя частота встречаемости китов Минке в отдельные годы также заметно варьировала. Минимальными значениями этого показателя были в 2015 и 2019 гг. (2.9 и 3.3% соответственно), а максимальная частота встречаемости (10%) получена для 2014 г. (рис. 2е). В большинстве случаев (2008, 2011, 2013, 2016, 2017, 2020 и 2021 гг.) средняя встречаемость китов изменялась от 4.6 до 6.3%, а в 2012 и 2018 гг. — от 8.6 до 9.1% соответственно. При этом средняя частота встречаемости в чет-

ные годы была в 1.6 раза выше, чем в нечетные, и в среднем составляла 7.1 и 4.4% соответственно (рис. 3).

Межгодовая изменчивость ТПМ

Рассчитанная нами межгодовая изменчивость средних минимальных ТПМ в период возможного действия прибрежного апвеллинга представлена на рис. 3. ТПМ в исследованный период варьировала от 8.5 до 11.5°C. Как правило, в четные годы отмечалось понижение ТПМ и последующее ее повышение в нечетные в исследованном районе. Исключением были 2010, 2019 и 2021 гг., когда эта тенденция нарушалась.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как известно, киты Минке не образуют больших скоплений и обычно представлены одиночными особями (Buckland et al., 1992), что согласуется и с данными наших наблюдений. Иногда они могут встречаться в скоплениях от 5 до 15 особей в районах с высокой плотностью корма (Шунтов, 2001; Robinson et al., 2007).

Поведение китов Минке определяется особенностью их питания преимущественно в поверхностном горизонте (Lynas, Sylvestre, 1988; Hoelzel et al., 1989; Curnier, 2005; Kuger et al., 2005; Robinson, Tetley, 2007). Поскольку мы, как правило, наблюдали одиночных животных (96%), выполнявших по 2–3 вдоха/мин за одно выныривание, то можно предположить, что в момент наблюдений малые полосатики кормились в поверхностном горизонте. Кроме того, в районах проведения работ средняя глубина составляла 26 м (диапазон 20–52 м), что также позволяет говорить о преобладании этого типа кормового поведения китов в прибрежных водах северо-восточного Сахалина.

В рационе малого полосатика преобладают эвфаузииды, сайра, анчоус, минтай, песчанка и головоногие моллюски, доля которых в питании китов может изменяться в зависимости от района обитания (Шунтов, 2016). Как правило, в северо-западной Пацифике кит Минке питается скоплениями отдельных видов роящегося зоопланктона и стайных рыб (Шунтов, 2016; Tamura, Fujise, 2002; Song, Zhang, 2014). Высокая доступность концентрированной добычи для кормящихся китов может быть обеспечена геоморфологическими структурами, например наклоном шельфа (Smith et al., 1986).

Распределение усатых китов тесно связано и с гидрографическими условиями: со смещением, апвеллингом и фронтогенезом (Omura, Nemoto, 1955; Lee et al., 2017). Например, прибрежные апвеллинги, выносящие на поверхность биогенные вещества, способствуют увеличению биомассы фитопланктона и тем самым в наибольшей степени благоприятные условия для морских млекопитающих, которые потребляют плотную агрегиро-

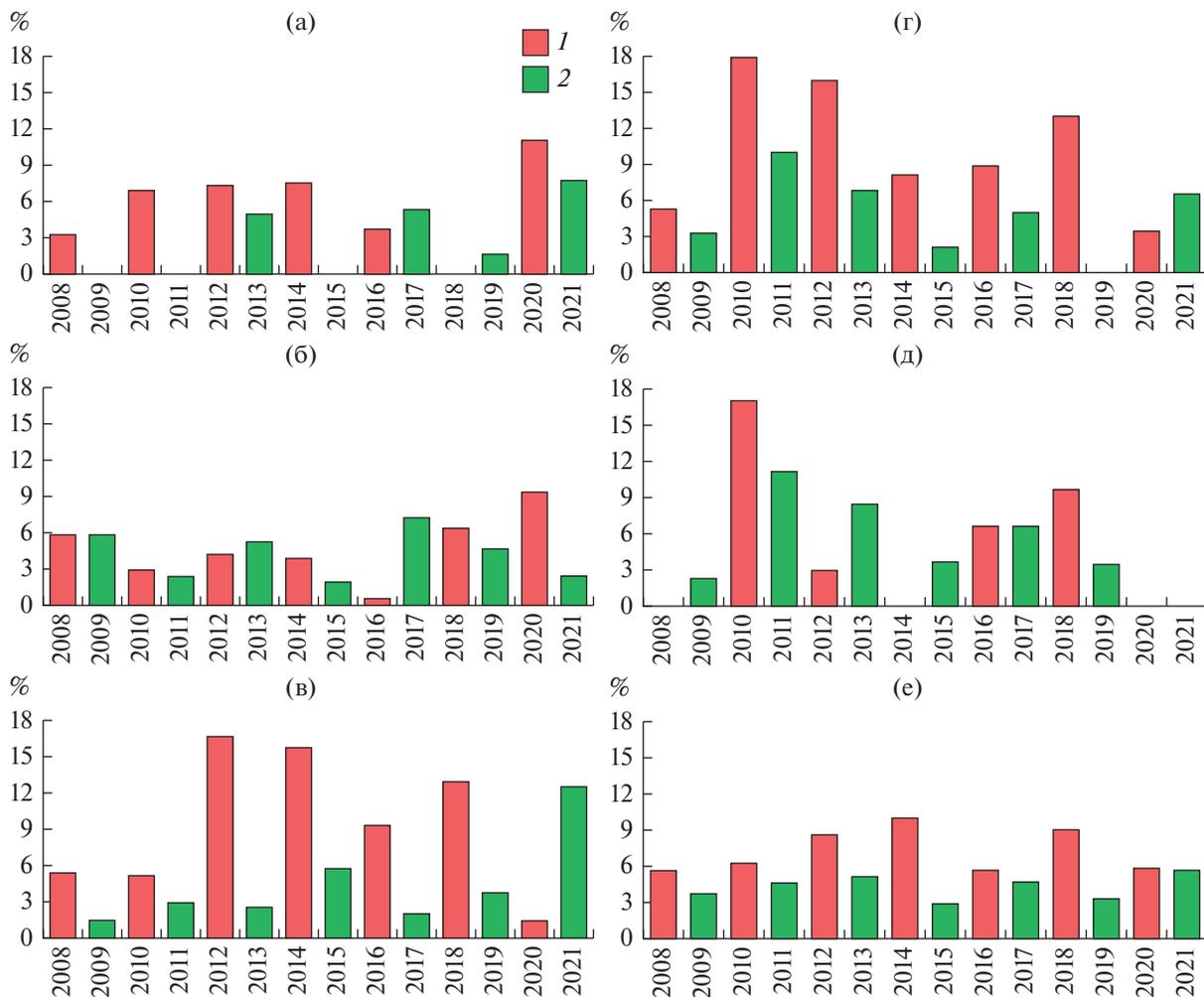


Рис. 2. Межгодовая изменчивость частоты встречаемости (%) малых полосатиков у северо-восточного побережья о-ва Сахалин: по месяцам (а–д – июнь–октябрь) и средняя за год (е). 1 – четные, 2 – нечетные годы.

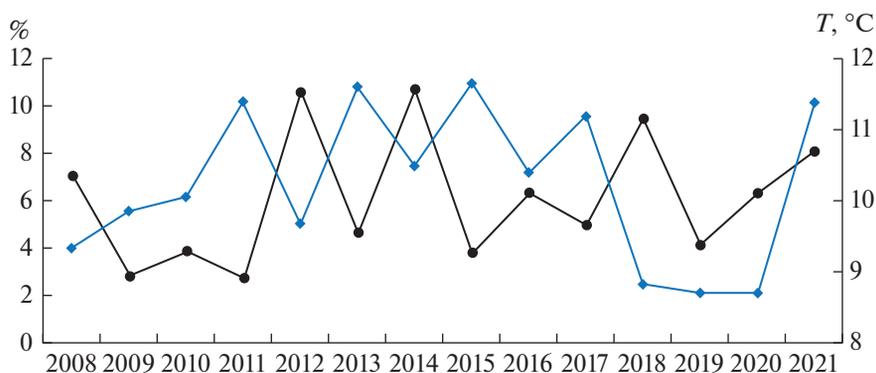


Рис. 3. Межгодовая изменчивость средней минимальной температуры поверхности моря ($T, ^\circ\text{C}$) (синяя линия) и частоты встречаемости (%) кита Минке (черная линия) в период апвеллинга (июль–первая декада сентября 2008–2021 гг.).

ванную добычу (Smith et al., 1986; Park et al., 2009; Lee et al., 2017).

Известно также, что у восточного побережья о-ва Сахалин в летний период наблюдается ветровой апвеллинг, который связан с устойчивыми ветрами южного и юго-восточного направлений,

характерными для периода летнего муссона. Существование апвеллинга у восточного побережья Сахалина подтверждено данными гидрологических и гидрохимических измерений (Гидрометеорология..., 1988; Грузевич и др., 1996; Рутенко и др., 2009), а также инструментальными наблю-

дениями за течениями (Попудрибко и др., 1998; Жабин, Дмитриева, 2016).

Апвеллинг в исследованном районе наблюдается обычно в конце июля—первой декаде сентября, когда выход холодных вод у побережья хорошо заметен. Наиболее отчетливо он выражен в узкой прибрежной полосе шириной 10–20 км. Термические контрасты между холодными водами апвеллинга и прогретыми водами шельфовой зоны могут достигать 5°C. С одной стороны, апвеллинг отрицательно влияет на региональный климат, вызывая туманы и пониженные значения температуры воды у побережья. С другой стороны, при этом создаются условия для высокой биологической продуктивности сахалинского шельфа (Грузевич и др., 1996; Жабин, Дмитриева, 2016).

Анализ спутниковых данных о распределении температуры поверхности моря показал, что у восточного побережья о-ва Сахалин формируются две основные устойчивые зоны апвеллинга. Одна зона расположена у северо-восточного побережья острова, а другая — в центральной части шельфа. Межгодовая изменчивость апвеллинга определяется в основном состоянием охотского антициклона как главного регионального центра действия атмосферы, формирующего ветровой режим Охотского моря. В годы с хорошо развитым охотским антициклоном наблюдалась тенденция к усилению апвеллинга у восточного Сахалина, а в годы со слабовыраженным охотским антициклоном его интенсивность заметно понижалась (Жабин, Дмитриева, 2016). Кроме того, важным фактором интенсивности прибрежного апвеллинга у северо-восточного побережья Сахалина является термохалинная стратификация, формирующаяся, в частности, за счет адвекции теплых и малосоленых вод с севера (Фершалов и др., 2022). Рассчитанная этими авторами интенсивность апвеллинга в августе 2008–2017 гг. с учетом вышеприведенного фактора, показала высокую корреляцию этого параметра с концентрацией хлорофилла a ($r = 0.81$), тенденция межгодовой изменчивости которой согласовалась с изменением рассчитанной нами межгодовой изменчивости ТПМ.

К сожалению, мы не располагаем сведениями о межгодовой изменчивости интенсивности апвеллинга за весь период наших работ. Однако проведенный нами анализ спутниковых данных ТПМ (<https://www.data.jma.go.jp>) в июле—первой декаде сентября выявил тенденцию ее понижения в четные годы и повышения в нечетные. Эти сведения позволяют предположить, что изменчивость интенсивности апвеллинга имела ту же направленность. Данные о частоте встречаемости китов в разные годы также в той или иной степени согласуются с вышеприведенными результатами за этот период (рис. 3). Исключение составили 2018–2020 гг., которые отличались минимальными значениями ТПМ во все декады наблюдений. На фоне постоянно пониженных температур практически невозможно выявить

проявление действия апвеллинга в эти годы по данным ТПМ (рис. 3).

Повышенная встречаемость малых полосатиков в летние месяцы, вероятно, также связана с сезонностью гидрологических характеристик. Они в большей степени могут определять качественный и количественный состав потенциальных кормовых объектов кита в нагульном районе, прежде всего песчанки *Ammodytes hexapterus* Pallas, 1814, которая наряду с эвфаузидами является одним из основных кормов для кита Минке на юге Охотского моря (Шунтов, 2016; Tamura, Fujise, 2002). Эвфаузидами играют второстепенную роль в сообществах зоопланктона прибрежных вод северо-восточного Сахалина (Пискунов, 2005; Касьян, 2018). Тихоокеанская песчанка, напротив, один из самых многочисленных кормовых видов рыб в северной части Тихого океана (Gladics et al., 2015; Greene et al., 2015), ключевая добыча для высших хищников в северных морских экосистемах (Falardeau et al., 2017). Биомасса песчанки в прибрежных водах северо-восточного Сахалина оценивается в 247.2 тыс. т (17% от общей биомассы рыб) (Шунтов, Темных, 2018). Максимальная биомасса этого вида в исследованном районе отмечена в 2014 г. (Blanchard et al., 2019).

У северо-восточного побережья о-ва Сахалин максимальные концентрации молоди и взрослой песчанки сосредоточены недалеко от зал. Пилтун, хотя в целом зоной обитания данного вида является вся прибрежная полоса от мыса Елизаветы (самой северной оконечности острова) на юг примерно до 51° с.ш. Летом и осенью повышенная численность этих рыб может наблюдаться в районе зал. Набиль (Ким, Ким, 2012).

Глубина и температура водной среды, которые определяют характер пространственного распределения взрослой песчанки, в отдельные летние месяцы существенно различаются. В июне наибольшая концентрация рыб наблюдается на максимальном удалении от побережья на глубинах более 50 м, где температура воды очень низкая и не превышает плюс 0.05°C. В июле—августе рыбы начинают перемещаться в прибрежную полосу. На это указывает характер батиметрического распределения, когда в зоне от 70- до 30-метровой изобаты их плотность постепенно повышается, при этом наблюдается ее большая межгодовая изменчивость (Ким, Ким, 2012). Резюмируя вышеприведенные факты, можно предположить, что тихоокеанская песчанка, вероятно, может быть основным кормовым объектом китов Минке в прибрежных водах северо-восточной части Сахалина и в значительной мере определять его численность.

К сожалению, в настоящее время мы не располагаем фактическими данными по межгодовой изменчивости кормовых объектов кита Минке и о влиянии апвеллинга на формирование их биомассы в исследованном районе. Для объяснения выявленных особенностей межгодовой изменчи-

ности численности малого полосатика в прибрежных водах северо-восточного Сахалина требуются дополнительные исследования. Однако данные об изменении интенсивности апвеллинга (Жабин, Дмитриева, 2016; Шевченко, Частиков, 2019) и концентрации хлорофилла *a* (Фершалов и др., 2022), а также данные о ТПМ позволяют нам предположить, что апвеллинг оказывает большое влияние на численность китов этого вида в нагульный период в прибрежных водах северо-восточного Сахалина.

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

Данные визуальных наблюдений и регистраций встреч с китом Минке у северо-восточного побережья о-ва Сахалин использованы с разрешения ООО “Сахалинская Энергия”, за что авторы выражают признательность Обществу. Авторы искренне благодарят всех наблюдателей за морскими млекопитающими, участвовавших в программе, и экипажи судов за всестороннюю поддержку и помощь. Отдельную благодарность авторы выражают сотрудникам Тихоокеанского филиала ВНИРО (ТИНРО) А.А. Никитину и Е.О. Басюку за любезно предоставленные данные по ТПМ в исследованном районе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беликов С.Е., Бурканов В.Н., Варенцов М.И. и др. Морские млекопитающие Российской Арктики и Дальнего Востока: Атлас. М.: ООО “Арктический научный центр”. 2017. 311 с.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей. Гидрометеорологические условия. Охотское море. СПб.: Гидрометеоздат. 1988. Т. 9. Вып. 1. 343 с.
- Грузевич А.К., Аржанова Н.В., Сапожников В.В. Гидрохимические процессы в системе сопряженных мезомасштабных вихрей на шельфе Сахалина // Океанология. 1996. Т. 36. № 5. С. 719–726.
- Жабин И.А., Дмитриева Е.В. Сезонная и межгодовая изменчивость ветрового апвеллинга у восточного побережья о-ва Сахалин по данным скатерометра *Seawinds* спутника *Quikscat 2016* // Исслед. Земли из космоса. 2016. № 1–2. С. 105–115.
- Касьян В.В. Видовой состав и распределение зоопланктона на северо-восточном шельфе острова Сахалин (Охотское море) // Океанология. 2018. Т. 58. № 2. С. 222–229.
- Ким С.Т., Ким А.Ч. Пространственное распределение и некоторые стороны биологии северной тихоокеанской песчанки *Ammodytes hexapterus* Pallas в водах о. Сахалин и Курильских островов по данным 1980–2010-х гг. // Изв. ТИНРО. 2012. Т. 171. С. 69–84.
- Пискунов И.Б. Видовой состав и некоторые особенности зоопланктона северо-восточного шельфа Сахалина в летний период 1986–2001 гг. // Изв. ТИНРО. 2005. Т. 140. С. 196–202.
- Попудричко К.К., Путов В.Ф., Шевченко Г.В. Оценка характеристик морских течений на Пильтун-Астохской нефтегазоносной площади (северо-восточный шельф о. Сахалин) // Метеорология и гидрология. 1998. № 4. С. 82–95.
- Рутенко А.Н., Храпченков Ф.Ф., Соснин В.А. Прибрежный апвеллинг на шельфе о. Сахалин // Метеорология и гидрология. 2009. № 2. С. 44–53.
- Фершалов М.Ю., Степанов Д.В., Штрайхерт Е.А. и др. Влияние термохалинной стратификации на развитие прибрежного апвеллинга на северо-восточном шельфе Сахалина // Метеорология и гидрология. 2022. № 9. С. 20–31.
- Шевченко Г.В., Частиков В.Н. Сезонная изменчивость гидрологических характеристик на северо-восточном шельфе о. Сахалин // Океанол. исслед. 2019. Т. 47. № 3. С. 246–263.
- Шунтов В.П. Новые данные о сезонном распределении и миграциях китов и дельфинов в Охотском море // Биол. моря. 2001. Т. 27. № 4. С. 242–247.
- Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России. Владивосток: ТИНРО-Центр. 2016. Т. 2. 604 с.
- Шунтов В.П., Иванов О.А. Морские млекопитающие в макрокосмосах дальневосточных морей и сопредельных вод Северной Пацифики // Изв. ТИНРО. 2015. Т. 181. № 2. С. 57–76.
- Шунтов В.П., Темных О.С. Среднегодовалая биомасса и доминирующие виды рыб в донных и придонных биотопах Охотского моря. Сообщ. 1. Состав и количественное соотношение видов на шельфе разных районов моря // Изв. ТИНРО. 2018. Т. 193. С. 3–19.
<https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-193-3-19>
- Blanchard A.L., Demchenko N.L., Aerts L.A.M. et al. Prey biomass dynamics in gray whale feeding areas adjacent to northeastern Sakhalin (the Sea of Okhotsk), Russia, 2001–2015 // Mar. Environ. Res. 2019. V. 145. P. 123–136.
<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.02.008>
- Bolaños-Jiménez J., Morteo E., Bouveret L. et al. On the spatial-temporal distribution of the minke whales (*Balaenoptera acutorostrata* and *B. bonaerensis*) in the Wider Caribbean Region and adjacent western tropical North Atlantic. International Whaling Commission. 2021. paper SC/68C/NH/01.
- Buckland S.T., Cattanach K.L., Miyashita T. Minke whale abundance in the northwest Pacific and the Okhotsk Sea, estimated from 1989 and 1990 sighting surveys. International Whaling Commission. 1992. P. 387–392.
- Cooke J.G., Zerbini A.N., Taylor B. *Balaenoptera acutorostrata*. IUCN Red List Threat. Species. 2018. e.T2480A50350661. Available at <https://www.iucnredlist.org/>. Accessed 11.05.2022.
- Curnier M. The ventilation characteristics of different behaviours in minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*) of the St. Lawrence Estuary, Québec, Canada. MSc thesis. Bangor: University of Wales. 2005. 81 p.
- Durbach I.N., Harris C.M., Martin C. et al. Changes in the movement and calling behavior of minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*) in response to navy training // Front. Mar. Sci. 2021. V. 8. art. ID 660122.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2021.660122>
- Falardeau M., Bouchard C., Robert D., Fortier L. First records of Pacific sand lance (*Ammodytes hexapterus*) in

- the Canadian Arctic Archipelago // *Polar Biol.* 2017. V. 40. № 11. P. 2291–2296.
<https://doi.org/10.1007/s00300-017-2141-0>
- Gladics A.J., Suryan R.M., Parrish J.K. et al.* Environmental drivers and reproductive consequences of variation in the diet of a marine predator. 2015 // *J. Mar. Syst.* 2015. V. 146. P. 72–81.
<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2014.06.015>
- Greene C., Kuehne L., Rice C. et al.* Forty years of change in forage fish and jellyfish abundance across greater Puget Sound, Washington (USA): anthropogenic and climate associations // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2015. V. 525. P. 153–170.
<https://doi.org/10.3354/meps11251>
- Hoelzel A.R., Dorsey E.M., Stern J.S.* The foraging specializations of individual minke whales // *Anim. Behav.* 1989. V. 38. P. 786–794.
[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(89\)80111-3](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(89)80111-3)
- Japan Meteorological Agency.* Available at https://www.data.jma.go.jp/gmd/goos/data/pub/JMA-product/him_sst_pac_D/. Accessed 10.03.2022.
- Kuker K.J., Thomson J.A., Tschertner U.* Novel feeding tactics of minke whales, *Balaenoptera acutorostrata*, in the Saguenay – St. Lawrence National Marine Park // *Canadian Field Naturalist.* 2005. V. 119. P. 214–218.
- Lee D., An Y.R., Park K.J. et al.* Spatial distribution of common Minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*) as an indication of a biological hotspot in the East Sea // *Deep Sea Res. Part II: Topical Studies in Oceanography.* 2017. V. 143. P. 91–99.
- Lynas E.M., Sylvestre J.P.* Feeding techniques and foraging strategies of Minke Whales (*Balaenoptera acutorostrata*) in the St Lawrence River Estuary // *Aquat. Mamm.* 1988. V. 14. P. 21–32.
- Murase H., Tamura T., Kiwada H. et al.* Prey selection of common minke (*Balaenoptera acutorostrata*) and Bryde's (*Balaenoptera edeni*) whales in the western North Pacific in 2000 and 2001 // *Fisheries oceanography.* 2007. V. 16. № 2. P. 186–201.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2419.2006.00426.x>
- Murase H., Nagashima H., Yonezaki S. et al.* Application of a generalized additive model (GAM) to reveal relationships between environmental factors and distributions of pelagic fish and krill: a case study in Sendai Bay, Japan // *ICES J. Mar. Sci.* 2009. № 66. P. 1417–1424.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsp105>
- Omura H., Nemoto T.* Sei whales in the adjacent waters of Japan III. Relation between movement and water temperature of the sea // *Sci. Rep. Whales Res. Inst., Tokyo.* 1955. P. 79–87.
- Park K.J., An Y.R., Kim Z.G. et al.* Abundance Estimates of the Minke Whale, *Balaenoptera acutorostrata*, in the East Sea, Korea // *Kor. J. Fish. Aquat. Sci.* 2009. V. 42. № 6. P. 642–649.
<https://doi.org/10.5657/kfas.2009.42.6.642>
- Rice D.W.* Marine mammals of the world: systematics and distribution. Special Publication. No. 4. The Society for Marine Mammalogy. Lawrence: Allen Press. 1998. 234 p.
- Robinson K.P., Stevick P.T., MacLeod C.D.* An integrated approach to non-lethal research on minke whales in European waters, Proceedings of a workshop held at the 21st Annual Meeting of the European Cetacean Society in Donostia-San Sebastián, Spain, April 22, 2007 // *ECS Spec. Publ. Ser.* 2007. № 47. 46 p.
- Robinson K.P., Tetley M.J.* Behavioural observations of foraging minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*) in the outer Moray Firth, north-east Scotland // *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 2007. V. 87. № 1. P. 85–86.
<https://doi.org/10.1017/S0025315407054161>
- Smith R.C., Dustan P., Au D. et al.* Distribution of cetaceans and sea-surface chlorophyll concentrations in the California Current // *Mar. Biol.* 1986. № 91. P. 385–402.
- Song K.J., Zhang C.I.* Stomach contents of by caught minke whales (*Balaenoptera acutorostrata*) in Korean waters // *Mar. Biol. Resh.* 2014. V. 10. № 4. P. 400–406.
<https://doi.org/10.1080/17451000.2013.814787>
- Tamura T., Fujise T.* Geographical and seasonal changes of the prey species of minke whale in the Northwestern Pacific // *ICES J. Mar. Sc.* 2002. V. 59. № 3. P. 516–528.
<https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.119>
- World Register of Marine Species (WoRMS).*
<http://www.marinespecies.org>. Accessed 11.05.2022.

Frequency of Occurrence of the North Pacific Minke Whale *Balaenoptera acutorostrata scammoni* Deméré, 1986 off the North-Eastern Coast of Sakhalin Island in 2008–2021

E. B. Lebedev^a and V. Ya. Kavun^a

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

The seasonal and interannual variability in the frequency of occurrence of the North Pacific common minke whale (Minke whale) *Balaenoptera acutorostrata scammoni* Deméré, 1986 off the north-eastern coast of Sakhalin Island (the Sea of Okhotsk) in 2008–2021 was studied. It has been shown that the occurrence of whales of this species in the study area has significant seasonal and interannual variability. The average frequency of occurrence in even years of observations was 1.6 times higher than in odd years and amounted to 7.1 and 4.4%, respectively. It has been suggested that the frequency of occurrence of minke whale in the study area is determined by the intensity of coastal wind upwelling off the eastern coast of Sakhalin Island.

Keywords: common minke whale, *Balaenoptera acutorostrata scammoni*, seasonal and interannual frequency of occurrence, north-eastern Sakhalin, the Sea of Okhotsk, upwelling

УДК 599.539;591.111

МОРФОЛОГИЯ КЛЕТОК КРОВИ БЕЛУХИ *DELPHINAPTERUS LEUCAS* (PALLAS, 1776)

© 2023 г. П. В. Мищенко^{1, 2, *}, В. А. Ячмень^{1, 2}, Е. Н. Андрианова², П. Г. Захаренко²

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

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

Поступила в редакцию 13.01.2023 г.

После доработки 30.03.2023 г.

Принята к публикации 30.03.2023 г.

Клинический анализ крови, наряду с цитоморфологическим исследованием, является важным диагностическим инструментом для оценки физиологического состояния животных. Цитоморфологические особенности клеток крови описаны для наземных млекопитающих, на их основе созданы хорошо иллюстрированные ветеринарные атласы, в которых отображены нормальные и патологические формы клеток крови животных. Однако для морских млекопитающих такая информация фактически отсутствует. Поэтому в данной статье мы приводим результаты изучения морфологии клеток крови белухи *Delphinapterus leucas* (Pallas, 1776), полученные путем суправитальной окраски препаратов мазков крови бриллиантовым крезиловым синим, метиленовым синим и стандартным методом по Романовскому–Гимзе. В работе представлены все основные типы клеток крови, типичные для млекопитающих. Описаны не только эритроциты, сегментоядерные нейтрофилы, эозинофилы, моноциты, лимфоциты, палочкоядерные нейтрофилы, но и редко встречающиеся базофилы.

Ключевые слова: белуха, *Delphinapterus leucas*, цитоморфология, клетки крови, лейкоциты, эритроциты, тромбоциты

DOI: 10.31857/S0134347523040083, **EDN:** UMRBVB

Клинический анализ крови морских млекопитающих, в частности белух, широко распространен в гематологии (Geraci et al., 1968; Cornell et al., 1988; St. Aubin, Geraci, 1989; St. Aubin, Dierauf, 2001; Tryland et al., 2006; Norman et al., 2012, 2013; Chou et al., 2019; Lauderdale et al., 2021). Гематологические показатели характеризуют функциональное состояние китообразных, что дает возможность установить индивидуальные значения для каждого животного, содержащегося в условиях океанариума или дельфинария (Cornell et al., 1988; Norman et al., 2012, 2013; Lauderdale et al., 2021). Большая часть исследований крови проводится путем анализа клинических и биохимических данных, полученных аппаратным путем, изучение же морфологии клеток крови играет чаще вспомогательную роль (Кавцевич, 2011).

Цитология представляет собой микроскопическое исследование морфологии клеток организма и является легкодоступным диагностическим инструментом, несущим ценную информацию о здоровье и состоянии органов (Sweeney et al., 1999). Как и большинство диких животных, китообразные часто маскируют ранние клинические признаки заболевания. Однако патологиче-

ские процессы в организме вызывают цитологические аномалии, которые можно обнаружить до проявления первых признаков болезни. Регулярный цитоморфологический мониторинг крови позволит своевременно оценивать состояние здоровья китообразных (Кавцевич, 2011).

Образ жизни китообразных неразрывно связан с водной средой обитания, благодаря чему они получили ряд адаптаций, среди которых способность к длительной задержке дыхания и глубоководному погружению (Pabst et al., 1999; Wartzok, Ketten, 1999). Эти и другие адаптации отразились на терморегуляции, кровяной и иммунной системах китообразных. Морфологические характеристики некоторых клеток крови также имеют особенности по сравнению с таковыми наземных млекопитающих (Кавцевич, 2011).

Цитоморфология – важная часть исследования, которая совместно с аппаратным и биохимическим анализом крови поможет спрогнозировать состояние организма животных. Существуют ветеринарные гематологические атласы (Риган и др., 2014; Harvey, 2012), по которым специалисты изучают цитологию клеток крови наземных млеко-

питающих, но таких атласов для морских млекопитающих не существует.

Имеются лишь единичные исследования по изучению морфологии клеток крови: с помощью электронного микроскопа исследовали клетки крови белухи *Delphinapterus leucas* (Pallas, 1776) (Williams et al., 1991) и ирвадийского дельфина *Orcaella brevirostris* (Owen in Gray, 1866) (Somporn et al., 2010). В то же время работы, посвященные морфологии и размерам клеток крови белух с применением стандартного цитологического метода окрашивания по Романовскому–Гимзе, в литературе малочисленны (Stacy, Nollens, 2022), до сих пор нет данных о наличии и численности базофилов в циркулирующем пуле лейкоцитов китообразных (Cornell et al., 1988; Bossart, 1995; Dierauf, Gulland, 2001; Gulland et al., 2018).

Цель настоящей работы – изучить и описать морфологию клеток крови белухи *D. leucas*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование мазков периферической крови было проведено на восьми белухах *Delphinapterus leucas* (Monodontidae). После отлова, в возрасте 2–3 лет, животные поступали в НОК “Приморский океанариум” – филиал ННЦМБ ДВО РАН, в 2010–2012 гг. Возраст белух на момент начала исследования (2019 г.) составлял: 2 самца – 11 лет, 3 самки – 10 лет, 1 самец – 10 лет, 2 самки – 9 лет. Определение возраста белух проводили специалисты по отлову морских млекопитающих, ориентируясь на размеры и окрас особей. В статье представлены данные по препаратам крови белух, полученные в ходе ежемесячной диспансеризации с 2019 по 2022 гг.

Ветеринарные врачи проводили отбор крови у восьми половозрелых особей клинически здоровых белух. Образцы крови собирали при помощи катетеров-бабочек (0.80 × 19 мм, 21G) и шприцев на 10 мл в пробирки с ЭДТА из вены хвостового плавника и передавали в клиническую лабораторию Приморского океанариума для последующего анализа.

Для описания морфологии эритроцитов и лейкоцитов были изготовлены мазки крови на предметных стеклах по стандартному протоколу. Полученные мазки фиксировали раствором по Май-Грюнвальду (“БиоВитрум”, Россия) и окрашивали красителем по Романовскому–Гимзе (“МиниМед”, Россия). Для описания морфологии ретикулоцитов проводили суправитальную окраску эритроцитов бриллиантовым крезиловым синим (НПФ “АБРИС+”, Россия) с последующим изготовлением мазка на предметном стекле и высушиванием. Для описания базофилов было проведено окрашивание препаратов метиленовым синим (НПФ “АБРИС+”, Россия). Для идентификации окра-

шенных клеток оценивали цвет цитоплазмы, внешний вид и структуру ядра, размер, цвет и количество гранул в клетках крови.

Готовые препараты изучали под микроскопом Axio Scope.A1 с использованием цифровой камеры AxioCam 105 Color (Carl Zeiss, Германия) и программы ZEN 2.3. Исследование морфологии клеток осуществляли при увеличении объектива 100x с масляной смесью Immersol 518N (Carl Zeiss, Германия). Диаметр клетки в программе ZEN 2.3 измеряли с помощью инструмента Length вручную на готовом изображении. Предварительно была произведена калибровка измерительной линейки в программе ZEN 2.3 с помощью объект-микрометра. Всего было исследовано 308 препаратов крови белух. Для микрофотографий и измерений выбирали свободнолежащие клетки округлой формы с четкими границами. Было измерено по 250 клеток наиболее многочисленных типов (эритроциты, сегментоядерные нейтрофилы, моноциты, лимфоциты, эозинофилы, тромбоциты), 60 клеток метарубрицитов (нормобластов), по 100 клеток ретикулоцитов и палочкоядерных нейтрофилов и 48 клеток базофилов.

Обработку полученных результатов проводили при помощи пакетов программ GraphPad Prism 4.0, Excel. Результаты измерений диаметра клеток каждого типа представлены как среднее значение ± стандартное отклонение.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В периферической крови *Delphinapterus leucas* встречаются все типичные для млекопитающих клетки крови: эритроциты, тромбоциты, нейтрофилы, эозинофилы, базофилы, моноциты и лимфоциты (рис. 1).

Результаты измерений клеток крови белух, а также клеток крови некоторых морских и наземных млекопитающих представлены в табл. 1.

Незрелые клетки крови и включения

Помимо зрелых форменных элементов мы обнаружили ювенильные формы: метарубрициты (нормобласты), ретикулоциты, палочкоядерные нейтрофилы. Также в небольшом количестве присутствовали эритроциты с фрагментами ядерного материала – тельцами Хауэлла–Жолли (рис. 1).

Эритроциты

Эритроциты в периферической крови белух представлены зрелыми и незрелыми формами. Незрелые формы эритроцитов – это метарубрициты и ретикулоциты (рис. 1a2, 1a3). Метарубрициты (9.9 ± 0.8 мкм) – ядродержащие клетки, с круглым ядром и сильно конденсированным хроматином. Ядро располагается в центре или может

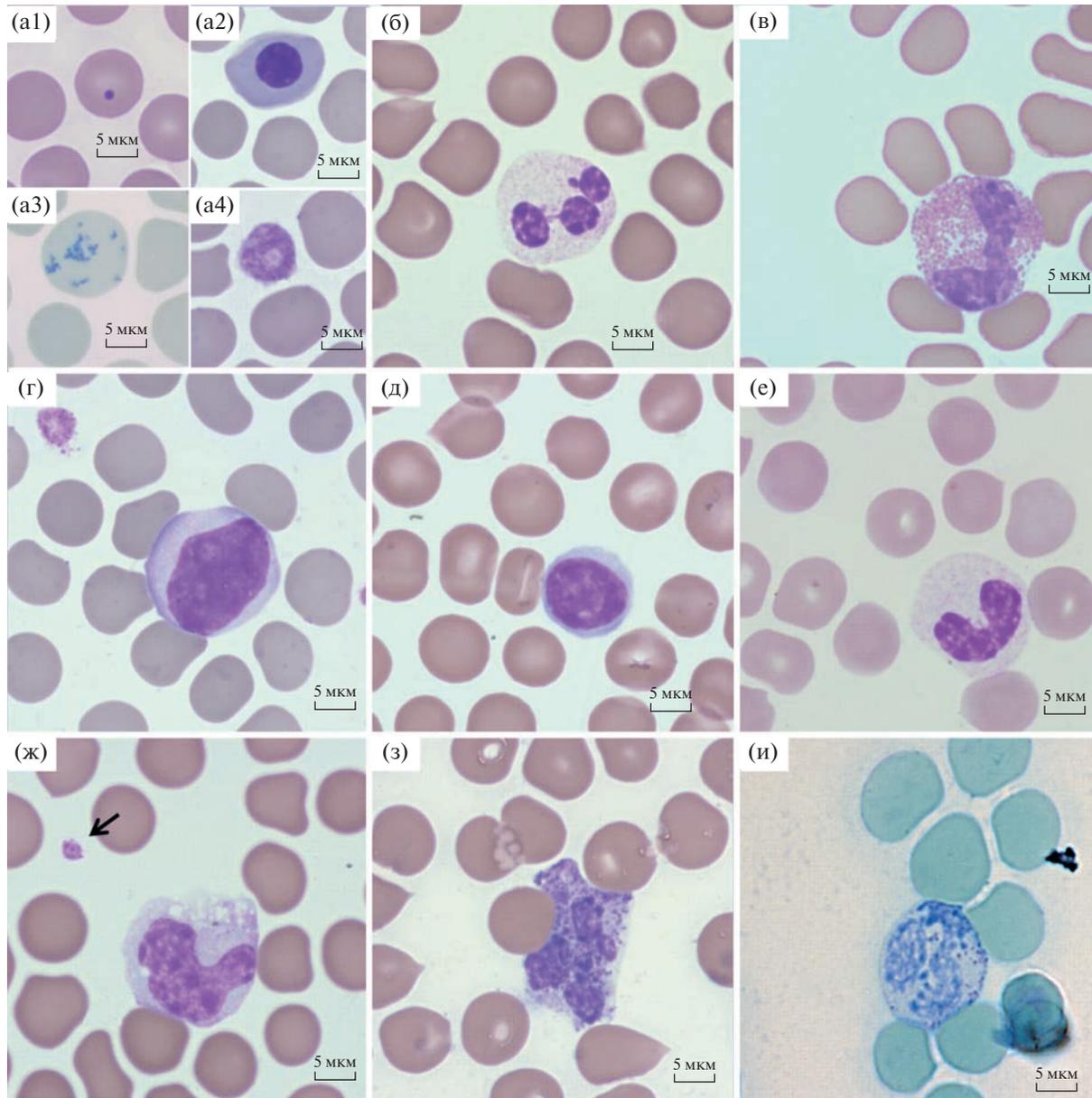


Рис. 1. Форменные элементы периферической крови белух *Delphinapterus leucas*: (a1) – эритроцит с тельцем Хауэлла–Жолли; (a2) – метарубрицит (нормобласт); (a3) – ретикулоцит; (a4) – макротромбоцит; (б) – сегментоядерный нейтрофил; (в) – эозинофил; (г) – большой лимфоцит; (д) – малый лимфоцит; (е) – палочкоядерный нейтрофил; (ж) – моноцит (стрелкой указан тромбоцит); (з) – базофил; (и) – базофил с синими базофильными гранулами. Ув. об. ×100. a1, a2, a4, б–з – окрашивание по Романовскому–Гимзе; а3 – окрашивание бриллиантовым крезильвым синим; и – окрашивание метиленовым синим.

быть смещено к периферии. В зависимости от стадии зрелости цвет цитоплазмы варьирует от голубого до красно-голубого (рис. 1a2). Ретикулоциты (10.3 ± 0.8 мкм) – это ювенильная форма эритроцитов, характеризующаяся наличием в цитоплазме ретикулула, который окрашивается бриллиантовым крезильвым синим в темно-синий цвет (рис. 1a3). Ретикулоциты представляют собой эритроидные клетки периферической крови, находящиеся в дискретной предпоследней фазе созревания. Ядро удаляется обычно до того, как

эритроциты попадают в периферическую кровь. Размер зрелых эритроцитов – 8.6 ± 0.7 мкм. Они представляют собой клетки дисковидной двояковогнутой формы. В популяции эритроцитов часто присутствует анизоцитоз, а центральная зона просветления не всегда выражена (рис. 1a–1и).

Тромбоциты

Тромбоциты – это безъядерные элементы крови с мелкими включениями и гранулами. Размеры

Таблица 1. Диаметр клеток (мкм) в мазках периферической крови морских и наземных млекопитающих

Тип клеток	Белуха (наши данные)	Белуха (Quay, 1954)	Иравадийский дельфин (Somprogn et al., 2010)	Северный олень (Henkel et al., 1999)	Макака (Sakulwira et al., 2008)	Человек (Луговская, Почтарь, 2011)
Метарубрициты (нормобласты)	9.9 ± 0.8	—	—	—	—	8–12
Ретикулоциты	10.3 ± 0.8	—	—	—	—	7.7–8.5
Эритроциты	8.6 ± 0.7	9.0	6–7	—	7.0 ± 0.5	7.2–7.5
Нейтрофилы	14.1 ± 1.1	17.0	10–12	18–25	12.0 ± 1.3	10–16
Эозинофилы	14.0 ± 1.2	14.5	8–10	25–30	12.0 ± 1.3	10–12
Базофилы	13.0 ± 1.9	17.0	—	18–30	11.5 ± 1.5	10–15
Моноциты	15.0 ± 2.2	13.1	14–16	25	14.0 ± 1.5	14–20
Лимфоциты	10.8 ± 1.3	8.2	8–10	15–35	11.0 ± 1.5	7–12
Тромбоциты	3.5 ± 1.7	—	1–2	—	2.5 ± 1.0	2–4

Примечание. Данные измерений указаны как среднее значение ± стандартное отклонение, “—” — нет данных.

тромбоцитов варьируют и составляют 3.5 ± 1.7 мкм (рис. 1а4, 1ж). Большой разброс в размерах тромбоцитов связан с тем, что в крови белух встречаются макротромбоциты (рис. 1а4).

Гранулоциты

Нейтрофилы. В окрашенных по Романовскому–Гимзе мазках крови белух нейтрофилы — наиболее многочисленный тип лейкоцитов, который составляет 44–84%. Это округлые клетки размером 14.1 ± 1.1 мкм с мелкими гранулярными включениями розового цвета в светло-розовой цитоплазме и небольшим базофильным ядром неправильной формы. В зависимости от формы ядра эта популяция клеток делится на две группы: палочкоядерные и сегментоядерные нейтрофилы. По нашим данным, палочкоядерные нейтрофилы в крови клинически здоровых белух встречаются в количестве 1–6%. Это молодые клетки с несегментированным ядром палочковидной формы (рис. 1е). Количество сегментоядерных нейтрофилов в крови белух составляет 43–78%. Ядра этих клеток разнообразны по форме и имеют разную степень сегментации в зависимости от зрелости: чем старше клетка, тем большее количество сегментов имеет ее ядро (рис. 1б). Отдельные сегменты ядра последовательно соединены друг с другом нитями хроматина. Количество сегментов у ядер нейтрофилов составляло от 3 до 7.

Эозинофилы. Количество эозинофилов в крови *D. leucas* — 1–17%. Размер клеток сходен с размером нейтрофилов и составляет 14.0 ± 1.2 мкм. Цитоплазма эозинофилов окрашена в светло-голубой цвет и содержит множество крупных, округлой формы красноватых зерен разного размера (рис. 1в). Ядра эозинофилов похожи на ядра нейтрофилов, но, как правило, имеют меньшее количество сегментов (2–4).

Базофилы. Количество базофилов в периферической крови белух крайне мало и составляет 0–1%. Более того, современные приборы крайне редко обнаруживают данный тип клеток. Светло-голубая цитоплазма содержит небольшое количество базофильных гранул сине-фиолетового цвета разного размера: от крупных до пылевидных (рис. 1з, 1и). Слабо сегментированное ядро имеет, как правило, не более трех частей, при этом хроматин менее конденсирован, чем в ядрах нейтрофилов, и имеет зоны просветления. Размер базофилов — 13.0 ± 1.9 мкм. Для выявления базофильных гранул была проведена дополнительная окраска метиленовым синим, поскольку он способен соединяться с гепарином (Григорьев, Коржевский, 2021), содержащимся в этом типе клеток. Таким образом нами были обнаружены базофильные клетки с разнородными базофильными гранулами и двухлопастным ядром (рис. 1и).

Агранулоциты

Моноциты. Количество моноцитов в крови белух — 3–14%. Моноциты весьма разнообразны по размерам, форме и цитоплазматическому содержанию. Размер моноцитов варьирует и составляет 15.0 ± 2.2 мкм. Цитоплазма серо-голубого цвета часто содержит вакуоли. Базофильное ядро обычно бобовидное или неправильной формы, образующей лопасти. Хроматин слабоконцентрированный, кружевной, с небольшим количеством зон конденсации (рис. 1ж).

Лимфоциты. Количество лимфоцитов среди общего числа лейкоцитов — 7–42%. Клетки этого типа обычно имеют округлую форму и разнообразны по размеру (10.8 ± 1.3 мкм). Были обнаружены как большие (рис. 1г), так и малые лимфоциты (рис. 1д). Светло-серая цитоплазма образует тонкое кольцо вокруг крупного ядра, изредка со-

держит розовые включения. Ядро интенсивной пурпурно-синей окраски, хроматин тяжистый, сгруппированный.

ОБСУЖДЕНИЕ

В окрашенных по Романовскому–Гимзе мазках периферической крови белухи *Delphinapterus leucas* выявлены все типичные для млекопитающих клетки крови – эритроциты, лейкоциты и тромбоциты. Все виды клеток крови белухи морфологически сходны с таковыми млекопитающих. Однако существует вариация в размерах этих клеток у разных видов (табл. 1) (Quay, 1954; Sakulwira et al., 2008; Somporn et al., 2010). Несмотря на растущее количество исследований по морским млекопитающим, данные по морфологическим параметрам клеток крови этих животных в литературе немногочисленны.

Полученные нами результаты распределения лейкоцитов в периферической крови белух сходны с таковыми наземных млекопитающих, что согласуется с опубликованными ранее данными (Williams et al., 1991). Морфологические признаки зрелых эритроцитов большинства млекопитающих сходны: у них отсутствует ядро, клетки имеют форму двояковогнутого диска и красноватый цвет при окрашивании стандартными цитологическими красителями препаратов периферической крови (Риган и др., 2014). Различия этих клеток у разных видов животных заключаются в размерах, форме, включениях ядерного материала и интенсивности просветления центральной зоны.

Эритроциты белух сходны с таковыми других млекопитающих, однако, как показали результаты нашего исследования, средние размеры эритроцитов у белух несколько крупнее, чем у дельфинов, человека и некоторых наземных млекопитающих (Луговская, Почтарь, 2011; Sakulwira et al., 2008; Somporn et al., 2010). Зона просветления в эритроцитах белух присутствует не всегда, в то время как у собак она выражена наиболее явно, а у кошек, лошадей и жвачных животных – намного слабее (Риган и др., 2014). Нами было отмечено, что у белух, как у многих представителей крупного рогатого скота (Harvey, 2012), в крови в норме наблюдается небольшой анизоцитоз (присутствие эритроцитов различного диаметра). Помимо этого, в зрелых эритроцитах клинически здоровых белух нами были обнаружены тельца Хауэлла–Жолли. Они представляют собой фиолетовые округлые включения – остатки ядерного материала. У человека наличие таких телец обычно сопряжено с патологией селезенки и некоторыми видами анемий, в то время как у кошек и лошадей это является вариантом нормы (Harvey, 2012; Lynch, 1990). Сообщается, что у морских млекопитающих встречаются тельца Хауэлла–Жолли в количестве 1–5% в нормальных эритро-

цитах, но не ясно, у каких видов животных они были обнаружены (Weiss, Wardrop, 2010).

Также в крови белух были определены эритроидные клетки на разных этапах созревания – метарубрициты и ретикулоциты. Ретикулоциты представляют собой эритроидные клетки периферической крови с остаточной РНК, которая обычно денатурирует: у собак спустя 24 ч, у кошек до 10 сут; у лошадей в норме они никогда не выходят в кровоток (Bessman, 1990; Meyer, Harvey, 2004). Появление значительного количества метарубрицитов в периферической крови у большинства наземных млекопитающих говорит о патологическом процессе: регенераторной анемии, поражении костного мозга, отравлении тяжелыми металлами, наличии острой воспалительной реакции (Meyer, Harvey, 2004), в то время как мы обнаруживали их в небольшом количестве у клинически здоровых животных. Таким образом, очевидно, что для наземных животных появление незрелых форм клеток ассоциировано с патологическими процессами в организме, а для белух это, по-видимому, является нормой, поскольку они встречались у особей без признаков каких-либо заболеваний.

В периферической крови белух встречаются крупные тромбоциты размером до 8–10 мкм – макротромбоциты. Нормальный размер тромбоцитов человека 1.5–3 мкм (Robieg, 2020). Клетки с размерами 3–7 мкм являются макротромбоцитами, а от 7 до 20 мкм – гигантскими тромбоцитами, и в здоровом организме таких клеток менее 5% (Palmer et al., 2015). Следует отметить, что размер тромбоцитов имеет важное диагностическое значение, поскольку наличие анизоцитоза тромбоцитов может быть ассоциировано с разными патологическими процессами в организме (Palmer et al., 2015). Серым тюленям также свойственно наличие крупных тромбоцитов (Кавцевич, 2011). Присутствие тромбоцитов разного диаметра может быть связано с адаптацией к водному образу жизни животных. Также морские млекопитающие могут компенсировать относительно низкое общее количество тромбоцитов, содержание которых у белух составляет $67 \pm 19 \times 10^9/\text{л}$, что ниже, чем у наземных млекопитающих: у собаки $160\text{--}550 \times 10^9/\text{л}$, кошки $160\text{--}630 \times 10^9/\text{л}$, лошади $80\text{--}400 \times 10^9/\text{л}$ (Бурмистров, 2014).

Из всех лейкоцитов нейтрофилы – наиболее многочисленный тип клеток. Преобладание нейтрофилов в лейкоцитарной формуле типично как для наземных, так и для морских млекопитающих (Кавцевич, 2011). Сегментоядерные нейтрофилы имеют сходную морфологию с такими клетками других млекопитающих. Однако данные о наличии палочковидных нейтрофилов у морских млекопитающих неоднозначны. Этот незрелый тип нейтрофилов в периферической крови обычно

появляется в ответ на острые инфекционные или воспалительные состояния (Dierauf, Gulland, 2001). В нашем исследовании таких клеток было обнаружено от 1 до 6%, хотя у здоровых особей в норме их бывает до 11% от всех лейкоцитов (Gerasi et al., 1968; MacNeil, 1975; Williams et al., 1991). В тоже время другие источники не представляют данных по этому типу клеток (Cornell et al., 1988; Norman et al., 2012; Romanov et al., 2016).

Неоднозначны и сведения о наличии в периферической крови белух базофильных гранулоцитов. У китообразных они не выявляются либо обнаруживаются крайне редко (Cornell et al., 1988; Bossart, 1995; Dierauf, Gulland, 2001; Gulland et al., 2018). Было показано, что в периферической крови ластоногих встречается 0–2% базофилов (Кавцевич, 2011). В работе Вильямса с соавторами (Williams et al., 1991) представлены фотографии данного типа клеток, полученные при помощи электронной микроскопии. У ирвадийского дельфина было найдено малое количество базофилов (Somporn et al., 2010). Мы обнаружили этот немногочисленный тип клеток в крови белух на препаратах, окрашенных по Романовскому–Гимзе и метиленовым синим. Базофилы белух отличаются от базофилов наземных млекопитающих меньшим количеством базофильных гранул разного размера. Базофильные нейтрофилы редко встречаются в крови дельфинов (Satyaningtijas et al., 2020). Возможно, наличие такого малого количества базофильных гранулоцитов у морских млекопитающих связано с адаптацией к водной среде, где встреча с аллергическими агентами или возникновение воспалительных реакций, в которых участвует этот тип клеток, крайне мала. Более того, среда может способствовать адаптации разных систем организма к условиям обитания. Так, например, у северных оленей было обнаружено 2 типа базофилов. Первый тип содержал различное количество крупных прозрачных вакуолей, интенсивно базофильных гранул в цитоплазме. Второй тип был сходен с таковыми других жвачных животных и характеризовался многочисленными бледными или темными базофильными гранулами в цитоплазме (Henkel et al., 1999).

Моноциты белух разнообразны по форме, размерам и внутреннему содержанию цитоплазмы, форме ядра, но при этом морфологически идентичны таковым у наземных млекопитающих. Схожие характеристики этого вида клеток для морских млекопитающих были описаны ранее (Somporn et al., 2010; Кавцевич, 2011; Satyaningtijas et al., 2020).

Лимфоциты не имеют значительных отличий по сравнению с другими видами животных. Как и у наземных, у морских млекопитающих существует некоторая разница в размерах этих клеток, вариация в форме ядра и цитоплазматическом со-

отношении (Somporn et al., 2010; Кавцевич, 2011; Satyaningtijas et al., 2020).

Исследование мазков периферической крови, окрашенных стандартным красителем по Романовскому–Гимзе, является важным инструментом для ранней диагностики различных заболеваний, анемий и патологических процессов, которые могут развиваться у белух. Проведение комплексных исследований каждой особи, включающих как клинический и биохимический анализы крови, так и тщательное морфологическое исследование клеток крови, будет способствовать пониманию текущего физиологического состояния животных.

Сопоставление между собой результатов морфологического исследования мазков периферической крови белух поможет создать исходную базу данных и отслеживать динамику изменений. Результаты проделанной работы предоставляют исходные данные для использования в мониторинге здоровья и диагностике состояния организма морских млекопитающих.

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. Экспериментальное исследование, представленное в данной статье, было проведено с одобрения Комиссии по биоэтической этике ННЦМБ ДВО РАН от 8 декабря 2022 г.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена на базе ЦКП “Приморский океанариум”, ННЦМБ ДВО РАН (Владивосток).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурмистров Е.Н. Шанс био: лабораторная диагностика. М.: Шанс-Био. 2014. 190 с.
- Григорьев И.П., Коржевский Д.Э. Современные технологии визуализации тучных клеток для биологии и медицины (обзор) // Современ. технол. мед. 2021. Т. 13. № 4. С. 93–109.
- Кавцевич Н.Н. Морфологические и цитохимические особенности клеток крови морских млекопитающих в связи с адаптацией к среде обитания // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск. 2011. 39 с.
- Луговская С.А., Почтарь М.Е. Гематологический атлас. 3-е изд., доп. М.: Кафедра КЛД. 2011. 368 с.
- Риган В., Сандерс Т., Деникола Д. Атлас по ветеринарной гематологии. М.: Аквариум. 2014. 136 с.

- Bessman D.J. Reticulocytes // Clinical methods: the history, physical, and laboratory examinations. Boston: Butterworths. 1990. 3rd ed. Ch. 156. 1118 p.
- Bossart G.D. Immunocytes of the Atlantic bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) and West Indian manatee (*Trichechus manatus latirostris*): morphologic characterizations and correlations between healthy and disease states under free-ranging and captive conditions // Doctoral Dissertation, Florida International University Miami. Florida. 1995. 183 p. <https://doi.org/10.25148/ETD.FI14051802>
- Choy E.S., Campbell K.L., Berenbrink M. et al. Body condition impacts blood and muscle oxygen storage capacity of free-living beluga whales (*Delphinapterus leucas*) // J. Exp. Biol. 2019. V. 222. jeb191916.
- Cornell L.H., Duffield D.S., Joseph B.E. et al. Hematology and serum chemistry values in the beluga (*Delphinapterus leucas*) // J. Wildl. Dis. 1988. V. 24. P. 220–224.
- CRC Handbook of Marine Mammal Medicine. 2nd ed. Die-rauf L.A., Gulland F., Eds. Boca Raton: CRC Press. 2001.
- CRC Handbook of Marine Mammal Medicine. 3rd ed. Gulland F., Dierauf L.A., Whitman K.L., Eds. Boca Raton: CRC Press. 2018.
- Geraci J.R., Medway W., Fink H. et al. Studies on the hematology of the beluga whale *Delphinapterus leucas* (Pallas) // Proceedings of the second symposium on diseases and husbandry of aquatic mammals. Boca Raton: Florida. Florida Atlantic Univ. press. 1968. P. 63–74.
- Harvey J.W. Veterinary hematology: a diagnostic guide and color atlas. St. Louis: Saunders/Elsevier. 2012. 384 p.
- Henkel K.A., Swenson C.L., Richardson B. et al. Morphology, Cytochemical Staining and Ultrastructural Characteristics of Reindeer (*Rangifer tarandus*) Leukocytes // Veterinary Clinical Pathol. 1999. V. 28. № 1. P. 8–15.
- Lauderdale L.K., Walsh M.T., Mitchell K.A. et al. Health reference intervals and values for common bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*), Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*), Pacific white-sided dolphins (*Lagenorhynchus obliquidens*), and beluga whales (*Delphinapterus leucas*) // PLoS One. 2021. V. 16. № 8. P. e0250332.
- Lynch E.C. Peripheral blood smear, in Clinical Methods: the History, Physical, and Laboratory Examinations. 3rd Ed. Chapter 155. Boston: Butterworths. 1990.
- MacNeil A.C. Blood values for some captive cetaceans // Canadian Veterinary J. 1975. V. 16. P. 187–193.
- Meyer D.J., Harvey J.W. Veterinary laboratory medicine. Interpretation and diagnosis. St. Louis: Saunders. 2004. 3rd ed. p. 368.
- Norman S.A., Beckett L.A., Miller W.A. et al. Variation in hematologic and serum biochemical values of belugas (*Delphinapterus leucas*) under managed care // J. Zoo Wildl. Med. 2013. V. 44. № 2. P. 376–388.
- Norman S.A., Goertz C.E., Burek K.A. et al. Seasonal hematology and serum chemistry of wild beluga whales (*Delphinapterus leucas*) in Bristol Bay, Alaska // J. Wildl. Dis. 2012. V. 48. P. 21–32.
- Pabst D.A., Rommel S.A., McLellen W.A. The functional morphology of marine mammals, in Biology of Marine Mammals. Washington: Smithsonian Institution Press. 1999. P. 15–72.
- Palmer L., Briggs C., McFadden S. et al. ICSH recommendations for the standardization of nomenclature and grading of peripheral blood cell morphological features // Int. J. Lab. Hem. 2015. V. 37. P. 287–303.
- Quay W.B. The blood cells of Cetacea with particular reference to the beluga (*Delphinapterus leucas* Pallas, 1776) // Saugtierkundliche Mitteil. 1954. V. 2. P. 49–54.
- Robier C. Platelet morphology // J. Lab. Med. 2020. V. 44. № 5. P. 231–239.
- Romanov V.V., Shpak O.V., Naydenko S.V. et al. Hematology, plasma chemistry, and hormonal status as health indices in newly captured beluga whales (*Delphinapterus leucas*). International association for aquatic animal medicine 47th annual IAAAM meeting and conference (Virginia, 2016). Virginia Beach. 2016.
- Sakulwira K., Pothiwong W., Prachammuang P. et al. Ultrastructures of red blood cells, white blood cells and platelets in four species of macaques in Thailand // Thai J. Vet. Med. 2008. V. 38. № 3. P. 19–25.
- Satyaningtijas A.S., Indrawati A., Syarafina R.F. et al. Erythrocytes and leukocytes profiles of bottlenose dolphins (*Tursiops aduncus*) at conservation site // Biodiversitas. 2020. V. 21. № 7. P. 3359–3363.
- Somporn L., Wangnaitam S., Sutanonpaiboon J. et al. Morphological, cytochemical and ultrastructural studies of blood cells in Irrawaddy river dolphin (*Orcaella brevirostris*): a case study // The Thai Vet. Med. 2010. V. 40. № 3. P. 331–335.
- Stacy N.I., Nollens H.H. Hematology of Marine Mammals // Schalm's Veterinary Hematology. New York: John Wiley & Sons, Inc. 2022. 7th ed. Ch. 122. P. 1104–1113.
- St. Aubin D.J., Geraci J.R. Adaptive changes in hematologic and plasma chemical constituents in captive beluga whales, *Delphinapterus leucas* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1989. V. 46. № 5. P. 796–803.
- St. Aubin D.J., Dierauf L.A. Stress and Marine Mammals // CRC Handbook of marine mammal medicine. Boca Raton: CRC Press. 2001. 2nd ed. P. 253–269.
- Sweeney J.C., Reddy M.L., Lipscomb T.P. et al. Handbook of cetacean cytology. San Diego: Dolphin Quest, Inc. 1999. 1st ed. P. 41.
- Tryland M., Thoresen S.I., Kovacs K.M. et al. Serum chemistry of free-ranging white whales (*Delphinapterus leucas*) in Svalbard // Vet. Clin. Pathol. 2006. V. 35. P. 199–203.
- Wartzok D., Ketten D.R. Marine mammal sensory systems // Biology of marine mammals. Washington: Smithsonian Institution Press. 1999. P. 117–175.
- Weiss D.J., K. Wardrop J. Schalm's Veterinary Hematology. New York: John Wiley & Sons. 2010. 6th ed. P. 1232.
- Williams C.R. III, Chapman G.B., Blake A.S. Ultrastructural study of the blood cells of the beluga whale, *Delphinapterus leucas* // J. Morphol. 1991. V. 209. № 1. P. 97–110.

Blood Cell Morphology of the Beluga Whale *Delphinapterus leucas* (Pallas, 1776)**P. V. Mischenko^{a, b}, V. A. Yachmen^{a, b}, E. N. Andrianova^b, and P. G. Zakharenko^b**^a*Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041 Russia*^b*“Primorsky Aquarium”, Branch of NSCMB FEB RAS, Vladivostok, 690922 Russia*

Clinical blood analysis, combined with cytomorphological examination is an important diagnostic tool for assessing the physiological state of animals. The cytomorphological features of blood cells have been described for terrestrial mammals, and well-illustrated veterinary atlases have been created, in which normal and pathological forms of animal blood cells are displayed. However, such information is virtually non-existent for marine mammals. In this article, we present the results of a study of the morphology of the blood cells of the beluga (also known as white) whale *Delphinapterus leucas*, obtained by supravital staining of blood smear preparations with brilliant cresyl blue, methylene blue, and utilizing the standard Romanowsky–Giemsa staining technique. We describe the main types of blood cells of marine mammals: erythrocytes, segmented neutrophils, eosinophils, monocytes, lymphocytes, band neutrophils, as well as rare basophils.

Keywords: white whale, *Delphinapterus leucas*, cytomorphology, blood cells, leukocytes, basophils, erythrocytes, platelets

УДК 597.585.1

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РОГАТКОВЫХ РЫБ (COTTIDAE) У МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ЯПОНСКОГО МОРЯ ОТ МЫСА ПОВОРОТНЫЙ ДО МЫСА МАПАЦА В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

© 2023 г. В. В. Панченко¹, *, А. Н. Вдовин²

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

²Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО), Владивосток, 690091 Россия

*e-mail: vlad-panch@yandex.ru

Поступила в редакцию 03.03.2023 г.

После доработки 30.03.2023 г.

Принята к публикации 30.03.2023 г.

Выявлено, что в таксоцене рогатковых рыб (семейство Cottidae) в акватории от мыса Поворотный до мыса Мапаца глубже 20 м абсолютно доминирует *Gymnocanthus detrisus*. Доминирующими являются также *Myoxocephalus polyacanthocephalus*, *Gymnocanthus herzensteini*, *Enophrys diceraus* и *Triglops pingelii*. Субдоминантные виды — *Triglops szepticus*, *Icelus cataphractus*, *Hemilepidotus gilberti*, *Myoxocephalus brandtii*, *Myoxocephalus jaok*, *Taurocottus bergii* и *Gymnocanthus pistilliger*. Вклад остальных рыб незначителен. В южных районах — в акватории от мыса Поворотный до зал. Ольги и от зал. Ольги до мыса Белкина — рогатковые тяготеют к большим глубинам, чем севернее — между мысом Белкина и мысом Золотой и в особенности между мысом Золотой и мысом Мапаца, что обусловлено разницей режима вод. Наибольшие плотности рогатковых рыб в целом характерны для южного района, наименьшие — для северного. Однако некоторые виды предпочитают северные области. Минимальные глубины обитания у различных видов варьируют от менее 20 до 82 м, максимальные — от 80 до 530 м. В связи с большим видовым разнообразием скопления рогатковых наблюдаются в широком батиметрическом диапазоне от 20 до 300 м с пиковыми значениями на глубинах 150–200 м. Обитают рогатковые летом при температуре более 0.4°C. Стенотермность видов возрастает с увеличением глубоководности.

Ключевые слова: Японское море, распределение, плотность, температура, *Enophrys diceraus*, *Gymnocanthus detrisus*, *G. herzensteini*, *G. pistilliger*, *Hemilepidotus gilberti*, *Icelus cataphractus*, *Myoxocephalus brandtii*, *M. jaok*, *M. polyacanthocephalus*, *Taurocottus bergii*, *Triglops pingelii*, *T. szepticus*

DOI: 10.31857/S0134347523040095, EDN: UQUBXU

Бычки семейства Cottidae (рогатковые рыбы) широко распространены в северо-западной части Тихого океана (Линдберг, Красюкова, 1987; Новиков и др., 2002; Парин и др., 2014; Mecklenburg et al., 2002; Nakabo, 2002; Choi et al., 2003). Эта группа рыб занимает в дальневосточных морях одно из лидирующих мест по биомассе и численности (Токранов, 1981; Борец, 1997). В северо-западной части Японского моря рогатковые доминируют наряду с терпуговыми, камбаловыми и тресковыми (Дударев и др., 1998; Вдовин и др., 2004; Соломатов, 2004; Калчугин и др., 2016; Кравченко, Измятинский, 2019). Многие представители этого семейства относятся к промысловым видам, однако российскими рыбаками используются слабо. Между тем все они пригодны для промышленной переработки (Диденко и др., 1983; Калиниченко и др., 2007). Одним из сдер-

живающих факторов вылова рогатковых рыб является недостаточная изученность их обилия и соотношения видов в различных районах промысла.

Наиболее удачным для изучения структуры ихтиоценов является летний период, поскольку в это время интенсивных миграций, как правило, не происходит (Борец, 1997). В водах Японского моря общая картина распределения рогатковых рыб в этот сезон приведена только для зал. Петра Великого (Панченко, Зуенко, 2009), хотя ранее рассматривалось распределение отдельных видов не только в заливе, но и на других участках российской акватории Японского моря (Панченко и др., 2011, 2015, 2020, 2022, 2023а, 2023б; Панченко, Соломатов, 2014; Панченко, Пушина, 2018, 2019; Пушина и др., 2021; Панченко, Вдовин, 2022).

Цель работы — анализ основных закономерностей распределения рогатковых рыб семейства Cottidae в летний период в материковой акватории Японского моря севернее зал. Петра Великого, включая юго-западную часть Татарского пролива.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Несмотря на регулярно проводимые ТИНРО учетные донные траловые съемки материкового побережья Японского моря, сроки их выполнения севернее зал. Петра Великого большей частью приурочены к весеннему или осеннему периодам. На участке между мысом Поворотный и мысом Мапаца (рис. 1) последние летние съемки проведены в 2005 и 2007 гг. Ловы вели в конце июня—начале августа на РКМРТ “Бухоро” в светлое время суток на глубинах 20–650 м донным тралом с длиной верхней подборы 27.1 м, горизонтальным раскрытием 16 м, ячеей в кутце 10 мм со скоростью от 2.3 до 3.0 (в основном 2.5–2.8) узлов. Траления выполняли вдоль изобат, по возможности на участках с ровным рельефом. Плановое время лова (от касания тралом грунта до начала выборки) составляло 20–30 мин. В 2005 г. проведено 153 учетных траления, температурный фон определялся в 145 случаях. В 2007 г. все 174 траления сопровождали измерением температуры воды с помощью океанологического зонда SBE 19plus (Sea-Bird Electronics, США). Всего в двух съемках промерено 17352 особи семейства Cottidae. Измерялась длина по Смитту (FL) — расстояние от вершины рыла до конца средних лучей хвостового плавника.

При сравнении межгодовых оценок использовали выполненные в рейсах расчеты запасов по методу площадей (Аксютин, 1968). В случаях, когда рыбы значительно различаются по размерам и, соответственно, средней массе, что в полной мере относится и к рогатковым, обилие и значимость отдельных видов в донных сообществах лучше отражает биомасса (Борец, 1997), поэтому в работе приведены расчеты биомассы по формуле:

$$N = cQ/qk,$$

где N — биомасса (кг), c — средний улов на час траления (кг), Q — площадь обследованной акватории (км²), q — средняя площадь траления (км²), k — коэффициент уловистости рыб. При среднем весе в улове бычков определенного вида свыше 100 г коэффициент уловистости принимался равным 0.5, при 30–100 г — 0.4, при менее 30 г — 0.3 (Измятинский, 2005).

Плотность рыб рассчитывали по формуле:

$$P = C/S,$$

где P — плотность (удельная биомасса) (кг/км²), C — улов (кг), S — площадь траления (км²). Так

как при описании плотностей мы стремились отобразить структуру уловов трала, коэффициентов уловистости здесь не применяли.

Частоту встречаемости (встречаемость) определяли как отношение количества результативных для рассматриваемого вида тралений к их общему числу в определенном интервале и выражали в процентах.

Видовую структуру таксоцено анализировали по ранговой кривой (Суханов, Иванов, 2009). Обилие вида выражали относительными оценками биомассы (доля вида в %). Обычно подобные закономерности описывают для сообществ, но это приемлемо и для отдельных таксонов. Из-за сложности не только описания сообщества, но даже и выделения его как самостоятельной системы, внимание исследователей все чаще переключается на изучение корректно выделенных фрагментов (Васильев и др., 2010).

При сравнении рыбного населения на основании анализа уловов и литературных данных исследуемую акваторию разбили на районы. Многие авторы по различным признакам выделяют три района севернее зал. Петра Великого: от мыса Поворотный до зал. Ольги (район 1), от зал. Ольги до мыса Белкина (2) и от мыса Белкина до мыса Золотой (3) (Дударев и др., 1998; Викторовская, Матвеев, 2000; Гусарова и др., 2000; Шедько, 2001; Вдовин и др., 2004; Соломатов, 2004). Основанием для разделения служат различия в морфобиологических признаках японской ламинарии (Гусарова и др., 2000), особенности репродуктивного цикла морских ежей (Викторовская, Матвеев, 2000), распределение ряда эвригалинных рыб прибрежно-эстуарного комплекса (Шедько, 2001), состав и структура донных ихтиоценов (Дударев и др., 1998), особенности гидрологического режима (Зуенко, 2008). Деление на указанные три района было принято и нами, а в качестве четвертого района рассмотрена прилегающая с севера акватория Хабаровского края от мыса Золотой до мыса Мапаца (рис. 1). Этот район по режиму вод существенно отличается от прилегающего района 3 (Зуенко, 2008). Анализ пространственного распределения бычков выполнен с использованием программного пакета Surfer (Golden Software, США). Распределение строилось по фактическим данным тралений обеих съемок.

РЕЗУЛЬТАТЫ

При проведении съемки в 2005 г. было отмечено 20 видов семейства Cottidae, в 2007 г. — 22, в целом — 23 вида. Суммарная учтенная биомасса рогатковых различалась на 10 тыс. т: в 2005 г. учтено 29.6 тыс. т, в 2007 г. — 39.6 тыс. т.

Распределение оценок обилия этих видов в виде ранговых кривых имело сходный характер для

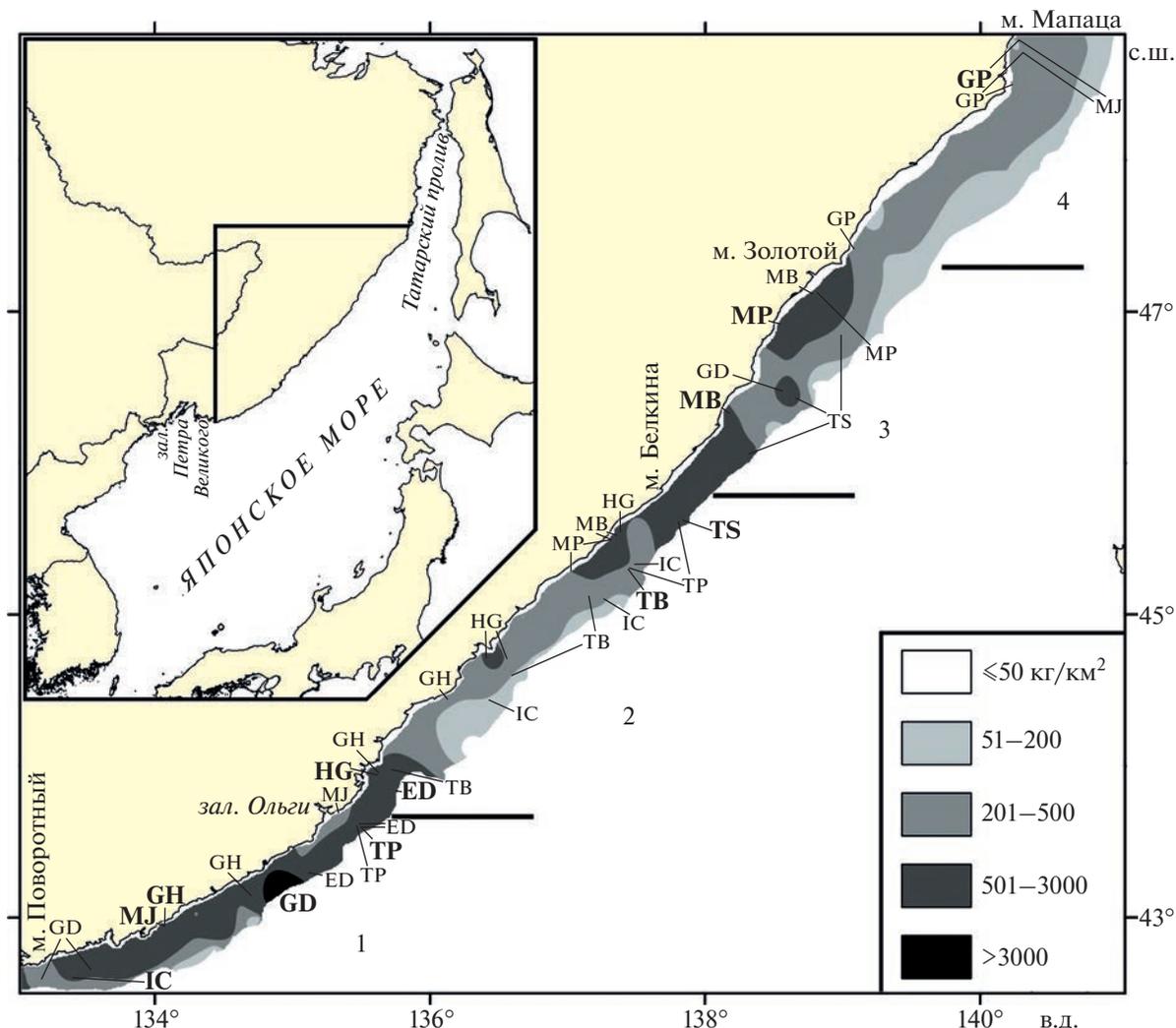


Рис. 1. Пространственное распределение (кг/км²) рогатковых рыб (Cottidae) в летний период по данным траловых съемок 2005 и 2007 гг. в центральной части материковой акватории Японского моря. Условные обозначения: 1–4 – выделенные районы. Латинскими прописными буквами отмечены места четырех наибольших по биомассе уловов каждого из массовых видов: ED – *Enophrys dicerca*, GD – *Gymnocanthus detrisus*, GH – *Gymnocanthus herzensteini*, GP – *Gymnocanthus pistilliger*, HG – *Hemilepidotus gilberti*, IC – *Icelus cataphractus*, MB – *Myoxocephalus brandtii*, MJ – *Myoxocephalus jaok*, MP – *Myoxocephalus polyacanthocephalus*, TB – *Taurocottus bergii*, TP – *Triglops pingelii*, TS – *Triglops scepticus*. Жирным шрифтом показаны места наибольших уловов видов, без выделения жирным шрифтом – три следующих по величине уловов.

обеих съемок (рис. 2). Последовательность убывания обилия повторялось для широколобого шлемоносца *Gymnocanthus detrisus*, многоиглого керчака *Myoxocephalus polyacanthocephalus*, дальневосточного шлемоносца *Gymnocanthus herzensteini* и двурогого бычка *Enophrys dicerca*. Далее строгая последовательность нарушалась, но по степени доминирования убывание обилия оставалось сходным. Нами выделено пять классов обилия: 1) абсолютно доминирующий вид – *G. detrisus*, доля которого колебалась в двух съемках от 31.5 до 51.4%, а по усредненным данным составила 42.9%; 2) четыре доминирующих вида – *M. polyacanthocephalus*, *G. herzensteini*, *E. dicerca*,

остроносый триглопс *Triglops pingelii*, доля каждого по усредненным данным двух съемок варьировала от 6.7 до 15.1%, в сумме – 38.9%; 3) семь субдоминирующих видов – большеглазый триглопс *Triglops scepticus*, колючий ицел *Icelus cataphractus*, пестрый лучешуйник *Hemilepidotus gilberti*, снежный керчак *Myoxocephalus brandtii*, керчак-яок *M. jaok*, длинношипый бычок Берга *Taurocottus bergii*, нитчатый шлемоносец *Gymnocanthus pistilliger* – от 1.1 до 3.9%, в сумме – 16.8%; 4) пять малочисленных фоновых видов всегда присутствующих в съемках – триглопс Джордана *Triglops jordani*, красный бычок *Alcichthys elongatus*, чешуйчатый ицел *Icelus rastrinoides*, ицел Гильберта

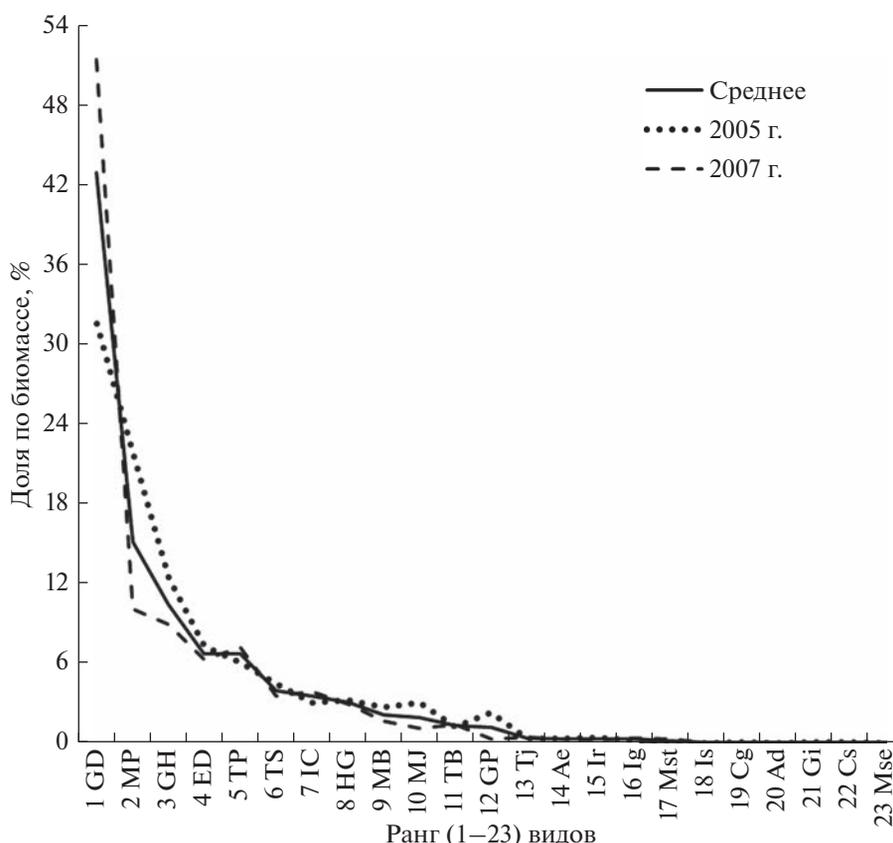


Рис. 2. Ранжирование рогатковых рыб (Cottidae) по данным траловых уловов в центральной части материковой акватории Японского моря. Условные обозначения массовых видов, как на рис. 1; обозначения малочисленных и редких видов: Tj – *Triglops jordani*, Ae – *Alcichthys elongatus*, Ir – *Icelus rastrinoides*, Ig – *I. gilberti*, Mst – *Myoxocephalus stelleri*, Is – *I. stenosomus*, Cg – *Cottiusculus gonez*, Ad – *Artediellus dydymovi*, Gi – *Gymnocanthus intermedius*, Cs – *Cottiusculus schmidti*, Mse – *Microcottus sellaris*.

Icelus gilberti, мраморный керчак *Myoxocephalus stelleri* – от 0.1 до 0.4%, в сумме – 1.3%; 5) шесть видов, отнесенных нами к редким (в сумме – менее 0.1%): два из них – бычок-гонец *Cottiusculus gonez*, промежуточный шлемоносец *Gymnocanthus intermedius* – встречаются эпизодически в обеих съемках, четыре – тонкохвостый ишел *Icelus stenosomus*, крючкорог Дыдымова *Artediellus dydymovi*, бычок Шмидта *Cottiusculus schmidti*, седловидный бычок *Microcottus sellaris* – в одной.

Среди видов, отнесенных к малочисленным и редким, *M. sellaris* обнаружен на глубинах менее 30 м, *G. intermedius* – на 25–30 м, *M. stelleri* – близ 20-метровой изобаты. В более глубоких слоях отмечены *A. dydymovi*, *C. gonez*, *C. schmidti*, *I. stenosomus*, *A. elongatus*, *T. jordani*, *I. gilberti*, *I. rastrinoides*. Размеры *A. dydymovi* не превысили 8 см, *M. sellaris*, *C. gonez* и *C. schmidti* – 9, *I. stenosomus* – 12, *I. rastrinoides* – 16, *I. gilberti* – 19, *T. jordani* – 20, *G. intermedius* – 23, *A. elongatus* – 45, *M. stelleri* – 53 см.

Максимальные размеры 12 доминирующих и субдоминантных (или массовых) видов изменялись в пределах от 23 до 72 см (табл. 1). Мини-

мальные глубины обнаружения девяти из них соответствовали минимальной глубине исследований (20 м) или были незначительно больше (21–25 м). У *I. cataphractus* наименьшая глубина поимки составила 34 м, у *T. pingelii* – 58 м, у *T. scepticus* – 82 м. Максимальные глубины обнаружения видов варьировали от 80 до 530 м.

Распределение рыб по акватории существенно различалось. В целом наибольший запас рогатковых был сосредоточен в южном районе 1, где в основном и наблюдались самые высокие концентрации с выраженным пятном наибольшей плотности выше 43° с.ш. (рис. 1). В значительной степени это обеспечивалось предпочтениями абсолютно доминирующего *G. detritus*, однако и для многих других видов в этом районе были характерны высокие, в том числе и наибольшие уловы. В северном районе 4 общая плотность рогатковых рыб была наименьшей. Высокие уловы отмечались здесь только для *G. pistilliger* и *M. jaok*. В срединных районах 2 и 3 просматривалась мозаичность в распределении: участки повышенной плотности чередовались с участками ее пониже-

Таблица 1. Частота встречаемости (%) массовых видов рогатковых рыб (Cottidae) в летних съемках 2005 и 2007 гг. на различных глубинах в районах 1–4 и их максимальные из отмеченных в двух съемках размеры

Вид	Районы				Глубина (пределы), м	Длина, см
	1	2	3	4		
Широколобый шлемоносец <i>Gymnocanthus detrisus</i>	77	66	61	63	20–326	36
Многоиглый керчак <i>Myoxocephalus polyacanthocephalus</i>	44	46	64	58	20–220	72
Дальневосточный шлемоносец <i>Gymnocanthus herzensteini</i>	78	71	34	9	20–235	42
Двурогий бычок <i>Enophris diceraus</i>	38	49	43	39	20–316	33
Остроносый триглопс <i>Triglops pingelii</i>	37	63	71	52	58–411	23
Большеглазый триглопс <i>Triglops scepticus</i>	42	48	66	29	82–471	26
Колючий ицел <i>Icelus cataphractus</i>	66	51	49	54	34–530	29
Пестрый получешуйник <i>Hemilepidotus gilberti</i>	52	77	47	18	21–235	31
Снежный керчак <i>Myoxocephalus brandtii</i>	5	38	53	5	20–80	49
Керчак-яок <i>Myoxocephalus jaok</i>	24	15	0	21	25–211	63
Длинношипый бычок Берга <i>Taurocottus bergii</i>	35	61	51	32	21–247	28
Нитчатый шлемоносец <i>Gymnocanthus pistilliger</i>	9	40	48	58	20–84	27
Прочие Cottidae	52	68	64	46	20–460	
Все Cottidae	96	87	87	85	20–530	

ния. Основная область снижения плотности была характерна для участка между 44° и 45° с.ш. Максимальных уловов ни одного из видов рогатковых здесь не наблюдалось, в основном плотность рыб была меньшей, чем на соседних участках. Однако случались и значительные, на порядок больше, чем на соседних участках, уловы отдельных видов — *I. cataphractus*, *G. herzensteini*, *H. gilberti*, *T. bergii* (рис. 1).

У лидера по величине запасов — *G. detrisus* — основные концентрации наблюдались в южном районе (рис. 1, 3), но и с продвижением в срединную область исследованной акватории оставались высокими, заметно понижаясь лишь в северном районе. Между тем по частоте встречаемости вида южный район 1 лидировал не столь значительно, понижения же этого показателя севернее района 2 и вовсе не наблюдалось (табл. 1). Повсеместно *G. detrisus* концентрировался в интервале глубин 150–200 м. В районе 1 этот диапазон безраздельно лидировал над остальными, однако с продвижением на север доля рыб в смежных диапазонах, в особенности на глубинах 100–150 м, возрастала (рис. 3).

У другого представителя рода — *G. herzensteini* — прослеживалось ярко выраженное уменьшение уловов в направлении с юга на север (рис. 1, 3). Его высокие концентрации наблюдались, как правило, только в районе 1 и в меньшей степени в районе 2. Частота встречаемости *G. herzensteini* также была высокой только в этих районах, заметно уменьшаясь в районе 3, а в районе 4 он отмечен лишь эпизодически (табл. 1). В районе 1 наибольший показатель плотности был на глуби-

нах 20–50 м, уменьшаясь на глубинах 50–100 и 100–150 м (рис. 3). В остальных трех районах больших уловов на 20–50 м не наблюдалось. В районах 2 и 3 они были приурочены в основном к 50–100 м, а в районе 4 наибольший улов отмечен в диапазоне 100–150 м.

Для третьего представителя рода — *G. pistilliger* — напротив, было характерно увеличение уловов в северном направлении, с наибольшими значениями в районе 4 (рис. 1, 3). Частота встречаемости этого вида (табл. 1) также возрастала по направлению с юга на север. Обитал он на меньших глубинах, чем два предыдущих вида, в основном на глубинах до 50 м. В районе 1 глубины его обитания были наименьшими.

В северном районе 4 и южном районе 1 отмечались значительные уловы *M. jaok* (рис. 1, 3). На обширной центральной части исследованной акватории, между 45° с.ш. и 48° с.ш., этот вид отмечен не был. Частота встречаемости *M. jaok* (табл. 1) оказалась несколько выше в районе 1. В предпочитаемых районах 1 и 4 он присутствовал главным образом на глубинах до 50 м, а в районе 2 — и несколько глубже.

M. brandtii также обитал в основном на глубинах до 50 м, однако чаще встречался, напротив, в срединных районах 2 и 3 (рис. 1, 3). В обоих периферийных районах (1 и 4) были отмечены только единичные поимки. Больших скоплений этот вид не образовывал (рис. 3), хотя в районе 3 присутствовал в более чем половине ловов на глубинах его обитания (табл. 1).

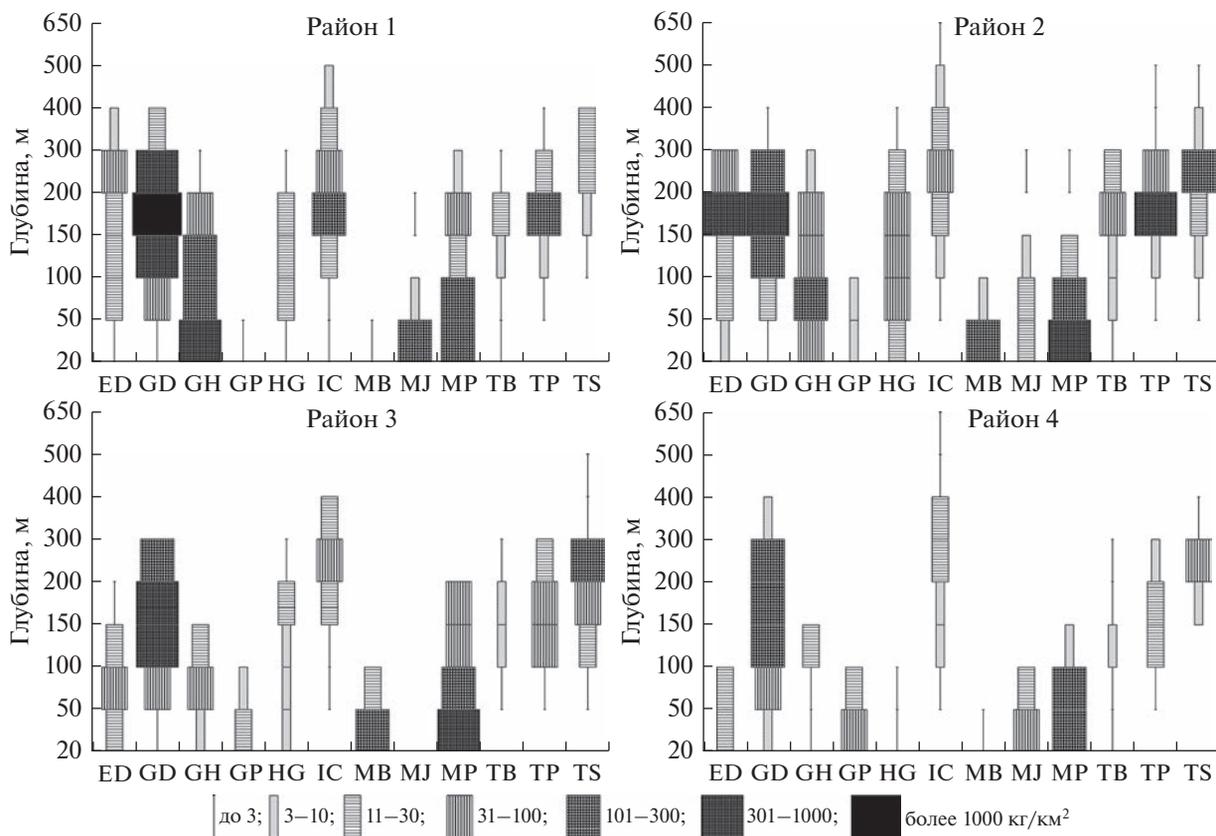


Рис. 3. Батиметрическое распределение (кг/км²) массовых видов рогатковых рыб (Cottidae) в летний период по осредненным данным съемок 2005 и 2007 гг. Условные обозначения видов, как на рис. 1.

Самый крупный из рогатковых *M. polyacanthocephalus* придерживался преимущественно диапазона глубин 20–50, а также 50–100 м. Его уловы возрастали в северном направлении. Хотя в районе 4 последовало их уменьшение (рис. 1, 3), частота встречаемости продолжала оставаться высокой (табл. 1).

E. diceraus концентрировался в основном вблизи зал. Ольги, на границе районов 1 и 2 (рис. 1), его средняя плотность оказалась наибольшей в районе 2 (рис. 3). По направлению на север прослеживалось уменьшение плотности скоплений. Однако частота встречаемости в разных районах столь резко, как средняя плотность, не различалась. Наиболее часто этот вид отмечен в районе 2, немногим реже – в районе 3. В районах 1 и 4 встречаемость его имела близкие значения (табл. 1). По вертикали *E. diceraus* имел одно из наиболее широких распространений (табл. 1). Предпочитаемые глубины в северном направлении заметно понижались: от 200–300 и 150–200 м в районах 1 и 2 до 20–50 и 50–100 м в районе 4. В этом же направлении уменьшались и глубины обитания.

H. gilberti концентрировался в районе 2, включая пограничные с районами 1 и 3 области (рис. 1). Соответственно, в районе 2 как плотность, так и

частота встречаемости оказались наибольшими, в районе 4 – наименьшими (рис. 3, табл. 1). В районах 1–3 прослеживалось некоторое увеличение предпочитаемых глубин в северном направлении. В целом же он предпочитал глубины 50–200 м (рис. 3). В районе 4 этот вид присутствовал в уловах лишь эпизодически (табл. 1) и глубже 76 м не встречался.

Основные уловы *T. bergii* были приурочены к району 2 и приграничной с ним области района 1 (рис. 1). Здесь наблюдались наибольшие плотность и частота встречаемости этого вида (рис. 3, табл. 1). Далее по частоте встречаемости следовал район 3, а по величине уловов на единицу площади – район 1. Наименьшие частота встречаемости и плотность отмечены в районе 4. В районах 1 и 2 основные концентрации *T. bergii* сосредоточены в диапазоне глубин 150–200 м (рис. 3). С продвижением на север предпочитаемые глубины уменьшались.

T. pingelii формировал скопления у границ районов 1 и 2 и районов 2 и 3 (рис. 1). В результате по частоте встречаемости вида лидировал район 3 (табл. 1), а средняя плотность была наиболее высокой в районе 2, за которым следовал район 1 (рис. 3). Наибольшие концентрации *T. pingelii* от-

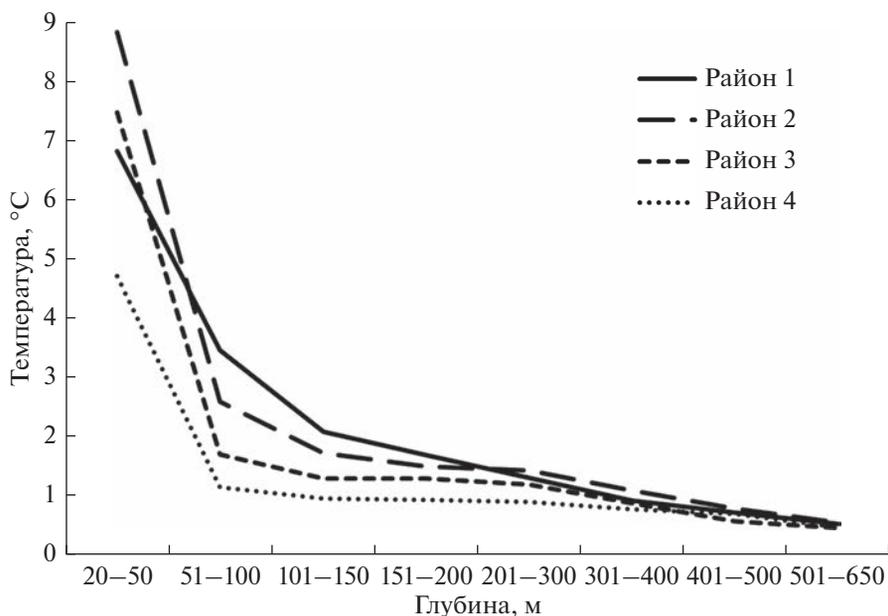


Рис. 4. Средняя температура (°C) придонного слоя воды в четырех районах центральной части материковой акватории Японского моря в летний период по усредненным данным съемок 2005 и 2007 гг.

мечены в диапазоне глубин 150–200 м. Далее по величине уловов в районах 1 и 2 следовали глубины 200–300 м, а в районах 3 и 4 — 100–150 м (рис. 3).

У *T. scepticus* было отмечено скопление у границы районов 2 и 3 (рис. 1). Однако, если *T. pingelii*, помимо этого, концентрировался южнее, то *T. scepticus*, напротив, севернее, в районе 3. С продвижением далее на север, в район 4, скоплений *T. scepticus* не отмечено (рис. 3). Встречаемость в районе 4 также оказалась наименьшей (табл. 1). Не столь часто, как в районах 2 и 3 и в меньших количествах этот вид отмечен в районе 1. Концентрировался он повсеместно в основном в диапазоне глубин 200–300 м (рис. 3).

У *I. cataphractus* значительные уловы формировались практически по всей исследованной акватории, хотя просматривалось их некоторое снижение в северном направлении (рис. 3). Частота встречаемости оказалась самой высокой в районе 1 (табл. 1). Пиковые значения плотности обнаружены на юге района 1 и в срединной области рассматриваемой акватории (рис. 1). Этот наиболее глубоководный представитель рогатковых рыб концентрировался большей частью в диапазонах 150–200, 200–300 и 300–400 м. Хотя, если в южном районе 1 средняя плотность *I. cataphractus* оказалась выше на 150–200 м, чем на 200–300 и 300–400 м, то в северном районе 4 она была, напротив, ниже (табл. 1).

Придонная температура воды на шельфе и в верхнем отделе склона в северных районах 3 и 4 была несколько ниже, чем в южных районах 2 и 1 (рис. 4). В целом на исследованных глубинах от 20

до 650 м температура варьировала от 0.2 до 14.1°C. Между тем температурные предпочтения рогатковых рыб во всех районах носили сходный характер.

В диапазоне 0.2–0.4°C их представителей отмечено не было (табл. 2). При температуре 0.4–0.6°C начинали встречаться глубоководные *I. cataphractus* и *T. scepticus*. Другой глубоководный представитель — *T. pingelii*, а также обитающий в широком батиметрическом диапазоне *G. detrisus*, довольно часто отмечались при повышении температуры до 0.6–0.8°C. Наряду с ними эпизодически присутствовали *G. herzensteini*, *H. gilberti*, *M. polyacanthocephalus* и *T. bergii*. В температурном диапазоне 11–14.1°C, т.е. в наиболее теплых для исследуемых глубин слоях воды, встречались *E. diceraus*, *G. herzensteini*, *G. pistilliger*, *H. gilberti*, *M. brandtii*, *M. jaok* и *M. polyacanthocephalus*. Максимальная температура обнаружения *G. detrisus* и *T. bergii* составила 10.5–11°C, *I. cataphractus* — немногим более 5°C, *T. scepticus* — немногим более 4°C, а *T. pingelii* — 2.5°C.

Более всего тяготеет к прогретым водам относительно мелководный *M. brandtii*, чаще отмечавшийся при 11–14.1°C (табл. 2). Два других представителя рода *Myoxocephalus* — *M. jaok* и *M. polyacanthocephalus* — также не избегали относительно высоких температур, однако демонстрировали сходную встречаемость и при более низких значениях, вплоть до 1.8–2.2°C. *G. pistilliger* придерживался в основном 3–11°C. *G. herzensteini* также довольно часто отмечался при такой температуре, однако в целом тяготеет к меньшим значениям.

Таблица 2. Частота встречаемости (%) массовых видов рогатковых рыб (Cottidae) при различных значениях придонной температуры (°C) в объединенных данных летних съемок 2005 и 2007 гг.

Температура, °C	Вид												n
	ED	GD	GH	GP	HG	IC	MB	MJ	MP	TB	TP	TS	
0.2–0.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
0.41–0.6	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	0	3	32
0.61–0.8	0	13	2	0	2	47	0	0	2	4	13	11	45
0.81–1.0	7	37	0	3	3	73	0	7	13	13	33	33	30
1.01–1.2	16	64	4	0	8	84	0	4	12	32	60	56	25
1.21–1.4	30	80	20	3	40	70	0	3	23	50	73	67	30
1.41–1.6	44	97	44	13	59	72	3	3	19	72	84	56	32
1.61–1.8	64	95	82	18	86	59	5	5	36	73	77	50	22
1.81–2.2	57	96	96	22	70	35	13	17	65	61	35	17	23
2.21–3.0	50	50	100	20	90	20	10	20	60	50	30	20	10
3.01–4.0	82	59	88	35	88	6	12	29	65	24	0	0	17
4.01–5.0	42	42	75	42	50	17	0	17	75	17	0	8	12
5.01–7.5	55	9	45	36	55	9	36	18	91	18	0	0	11
7.51–11.0	36	14	64	43	36	0	57	21	86	21	0	0	14
11.01–14.1	40	0	20	10	20	0	70	30	70	0	0	0	10

Примечание. Условные обозначения видов, как на рис. 1, n – количество измерений температуры.

При 1.6–4°C частота его встречаемости составляла свыше 80% с предпочтением температурного диапазона 2.2–3°C, где рыбы отмечены в каждом из тралений. У *G. detrisus* предпочитаемый диапазон был несколько уже: его частота встречаемости при 1–4°C составляла 50% и более, при этом в диапазоне 1.6–2.2°C он присутствовал почти во всех тралениях. Предпочтения температур свыше 1.2–1.4°C демонстрировали *E. diceraus* и *H. gilberti*. Для *T. bergii* высокая встречаемость наблюдалась при 1–3°C. Глубоководные *I. cataphractus*, *T. pingelii* и *T. scepticus* предпочитали наиболее низкие показатели – 0.8–1.8°C.

ОБСУЖДЕНИЕ

Суммарные оценки биомассы рогатковых рыб в двух съемках различались на 10 тыс. т. Причиной межгодовой изменчивости запасов является динамика численности. Однако жизненный цикл рогатковых довольно продолжительный, что предопределяет наличие большого ряда возрастных групп, входящих в нерестовую часть популяции, поэтому динамика их численности не должна быть сильно выражена. Различия оценок запасов в съемках во многом обусловлены субъективными причинами: на полноту учета влияют особенности межгодовой и сезонной динамики распределения, а также методические отличия учетных съемок, проявляющиеся несмотря на стремление максимально стандартизировать методику (Волвенко, 1998). Даже при работах в одном рейсе бы-

ло показано, что в серии тралений на одной станции одинаковых уловов не бывает, при этом чем меньше обилие вида, тем больше дисперсия величины уловов (Вдовин, 2013).

В двух съемках было отмечено лишь 23 вида семейства Cottidae, тогда как в литературе для исследуемого района указано 39 видов (Новиков и др., 2002). Отсутствие в наших съемках части видов объясняется тем, что из зоны облова выпали глубины менее 20 м, где обитает их основная масса, а также недоступностью сборов на сложных для траления скальных грунтах и малочисленностью некоторых видов.

Из встреченных 23 видов рогатковых рыб лишь 12 по величине уловов можно отнести к массовым. У невошедших в их число *M. sellaris*, *G. intermedius* и *M. stelleri* эпизодическое присутствие в уловах и только на глубинах не более 30 м связано, очевидно, с отсутствием сборов на глубинах менее 20 м. Редкие поимки более глубоководных *A. dydymovi*, *C. gonzalez*, *C. schmidtii* и *I. stenosomes* обусловлены тем, что они имеют небольшие, затрудняющие отлов размеры и редко встречаются в исследуемом районе (Соколовский и др., 2007). К редким указанные авторы причисляют также *I. gilberti* и *I. rastrinoides*, встречаемость которых в наших съемках была большей, но которые также не вносили существенного вклада в запасы. Следует заметить, что по литературным данным (Новиков и др., 2002), их максимальный размер составляет 11–12 см, тогда как нами отмечены особи

I. gilberti длиной до 19 см, а *I. rastrinoides* – до 16 см. *A. elongatus* и *T. jordani* также объективно не вошли в число лидеров, хотя на некоторых других участках северо-западной части Японского моря они довольно многочисленны (Панченко и др., 2011; Пушина и др., 2021).

Количество видов в выделенных классах до определенного момента равномерно возрастает: абсолютно доминирует *G. detrisus*, доминирующих видов четыре (*M. polyacanthocephalus*, *G. herzensteini*, *E. diceraus*, *T. pingelii*), субдоминирующих – семь (*T. scepticus*, *I. cataphractus*, *H. gilberti*, *M. brandtii*, *M. jaok*, *T. bergii*, *G. pistilliger*). Однако в следующем классе малочисленных фоновых видов их количество уменьшилось до пяти (*T. jordani*, *A. elongatus*, *I. rastrinoides*, *I. gilberti*, *M. stelleri*), после чего среди видов, отнесенных к редким, опять возросло до шести (*C. gonzalez*, *G. intermedius*, *I. stenosomus*, *A. dydymovi*, *C. schmidti*, *M. sellaris*). Увеличение количества видов рыб в классах от доминантов до субдоминантов отражает реальную тенденцию. Следующее же уменьшение их количества в классе малочисленных фоновых видов связано с особенностью сбора материала. При обследовании глубин менее 20 м этот класс увеличил бы число за счет мелководных видов. Сюда могли бы войти *M. sellaris*, *G. intermedius*, отнесенные нами к классу редких рыб. Каждый из них отмечен только в диапазоне глубин 20–30 м, но обитает и мельче (Новиков и др., 2002). Последний же класс должен быть самым многочисленным за счет редких видов, не отмеченных в съемках, но обитающих в районе. Описано множество примеров сообществ, подчиняющихся закону геометрического ряда. Иначе говоря, видовой список такого сообщества, упорядоченный по уменьшению видового обилия, образует убывающую геометрическую прогрессию (May, 1975; Wilson, Gitay, 1995; Суханов, Жуков, 2003). При такой структуре доля малочисленных видов будет тем больше, чем больше видовое богатство.

Заходят на глубины менее 20 м также доминантные *G. detrisus*, *M. polyacanthocephalus*, *G. herzensteini*, *E. diceraus* и субдоминантные *H. gilberti*, *M. brandtii*, *M. jaok*, *T. bergii*, *G. pistilliger* (Панченко, Зуенко, 2009; Панченко и др., 2016). Однако, как выше было показано, концентрируются эти виды глубже. Среди них имеются как те, кто обитает в это время только в верхней и средней частях шельфа, так и те, кто использует нижнюю его часть и заходит в верхний отдел материкового склона. Оставшиеся три массовых вида являются более глубоководными, не встречаясь у верхней границы тралений и в значительной степени проникая вниз по материковому склону: *T. pingelii* и *T. scepticus* – до глубин свыше 400 м, *I. cataphractus* – свыше 500 м (табл. 1). Последний вид способен летом опускаться и глубже (Панченко и др., 2016).

Плотности скоплений рогатковых рыб снижаются с юга на север (рис. 1). В целом наибольшие скопления наблюдаются в южном районе 1, наименьшие – в северном районе 4. Для центральных районов 2 и 3 характерна мозаичность в распределении бычков. Минимальные плотности рогатковых рыб отмечены между 44° и 45° с.ш. (рис. 1). Определяется это, прежде всего, структурой вод. Основной части описываемой акватории (от мыса Поворотного до мыса Белкина) присущ Приморский тип вертикальной структуры вод (зона Приморского течения) (Зуенко, 1998). Между 44° и 45° с.ш. Приморское течение расположено ближе всего к берегу, оно прижато водами Субарктического фронта, хотя расположение фронта и течения изменяются. Для вод Приморского течения и Субарктического фронта характерны более низкие температуры (Зуенко, 1998). При этом важны не абсолютные значения, а градиенты понижения от поверхности ко дну. В летний период средние по слою термоклина градиенты достигают 0.5–0.6°С/м (в квазигомогенном слое). В зоне соприкосновения Субарктического фронта с водными массами эти величины возрастают. Таким образом формируется неоднородное градиентное поле температурного фона. Очевидно, что нестабильность водного режима большей частью негативно влияет на распределение рыб. При этом, как нами было показано, между 44° и 45° с.ш., на фоне стабильно низких уловов периодически наблюдались и значительные, на порядок выше, чем на соседних участках, концентрации некоторых видов – *I. cataphractus*, *G. herzensteini*, *H. gilberti*, *T. bergii*. Возможно, повышенные уловы приходились на участки акватории, где влияние водных потоков фронта в это время было ослаблено.

В теплый период года для находящегося на юге материкового побережья российских вод Японского моря зал. Петра Великого и расположенной на севере кутовой части Татарского пролива характерен прибрежный летний тип вертикальной структуры вод (Зуенко, 1998). Оба этих района, в отличие от находящейся между ними исследованной акватории, имеют обширную мелководную шельфовую зону, но водный режим в них существенно различается. В зал. Петра Великого летом ощущается влияние южных субтропических вод. В кутовой части Татарского пролива в холодный период года формируется подповерхностный слой вод с пониженной температурой и соленостью. Низкая соленость здесь обусловлена интенсивностью материкового стока, по большей части р. Амур. Указанный подповерхностный слой вод опускается за счет зимней конвекции в придонные области и образует холодный подстилающий слой, полностью не исчезающий даже в летний период и распространяющийся вдоль материкового побережья далеко на юг. Заметно ослабевает влияние северного режима вод с при-

ближением к мысу Золотой (южная граница района 4), а с продвижением далее на юг, у мыса Белкина (южная граница района 3), в целом прекращается (Зуенко, 2008). Далее, как уже упоминалось, распространена зона Приморского течения.

Гидрологический режим районов в совокупности с особенностями орографии в значительной степени определяет закономерности распределения рыб. По рельефу дна выделяется северный район 4 наличием на мягких грунтах большого количества каменистых включений, чем в расположенных южнее районах. Это затрудняло проведение работ в районе 4 из-за более частых зацепов и порывов трала, однако вряд ли существенно влияло на распределение рыб. В общем же рассматриваемые нами четыре района с точки зрения рельефа дна более сходны между собой, чем с примыкающим с юга зал. Петра Великого и с севера кутовой частью Татарского пролива (Зуенко, 2008).

В целом снижение температуры происходит с юга на север (Зуенко, 2008). Это отмечено и нами (рис. 4), при этом выявлено, что как на севере, так и на юге температурные предпочтения рогатковых рыб носят сходный характер. Несомненно, различия температурного фона на сходных глубинах влияют на батиметрическое распределение рыб в разных районах. В наименьшей степени это влияние проявляется у *I. cataphractus* (рис. 3), так как этот представитель семейства обитает в глубинных слоях воды, где межрайонные температурные различия выражены слабо. Трудно судить об изменениях предпочитаемых глубин в широтном направлении у мелководных *G. pistilliger* и *M. brandtii*. У остальных видов можно говорить о выраженном в различной степени уменьшении предпочитаемых глубин в северном направлении, т.е. в том же направлении, в котором снижается и температура воды. Казалось бы, этой тенденции противоречит распределение *G. herzensteini*. Глубины его обитания в северном направлении уменьшались, но если в районах 2 и 3 основные концентрации были приурочены к диапазону 50–100 м, то в районе 1 самая высокая средняя плотность соответствовала глубинам 20–50 м (рис. 3). Однако этот показатель здесь во многом обусловлен одним аномально высоким уловом *G. herzensteini* на глубине 41 м, причем температура воды при тралении оказалась для этой глубины нетипично низкой – 2,5°C. При исключении этого улова из анализа плотность вида в диапазоне 20–50 м сравнима с плотностью на глубинах 50–100 и 100–150 м. Отмеченная же в районе 4 гораздо более высокая плотность *G. herzensteini* в диапазоне 100–150 м, чем на меньших глубинах, наверняка связана со случайностью выборки. На это указывает и частота встречаемости вида в этом районе, которая составила лишь 9% (табл. 1).

Анализируя предпочтения рыбами различных участков акватории, начнем с наиболее глубоководного *I. cataphractus*. Мозаичность в его распределении выражена слабо: в южном районе 1 его высокие уловы отмечены уже вблизи мыса Поворотный, а на севере, в районе 4, хотя и снижались, но встречаемость вида не уменьшалась (табл. 1). Заметим, что для расположенного южнее зал. Петра Великого также характерны высокие концентрации *I. cataphractus*, однако и севернее мыса Мапаца он остается обычным на предпочитаемых глубинах видом (Панченко, Соломатов, 2014).

Остальные рассматриваемые виды семейства Cottidae менее равномерно распределены по акватории, предпочитая не только, как уже упоминалось, несколько различающиеся глубины, но и разные участки. Конечно же, занятие каждым видом определенной экологической ниши в высокой степени обеспечивается пищевыми взаимоотношениями. Многие виды рогатковых рыб имеют сходные спектры питания (Пушина, 2005; Пушина и др., 2016). При совместном обитании это зачастую вынуждает их разделять районы и предпочитаемые глубины.

Наиболее показательным в этой связи представляется пример двух представителей рода *Triglops* – *T. pingelii* и *T. septicus*. Оба они, помимо обитания в северных морях Дальнего Востока, распространены в Японском море на юг до Корейского п-ва (Kim, Yoon, 1992). Батиметрический диапазон обитания двух видов близок (табл. 1), поэтому неудивительно, что спектр питания у этих достигающих сходных размеров видов в определенной степени перекрывается (Пушина и др., 2021). Но во всех районах предпочитаемые глубины *T. septicus* несколько большие, чем таковы у *T. pingelii* (рис. 3). Различие плотности скоплений по глубинам хорошо просматривается и у границы районов 2 и 3, где концентрируются оба вида (рис. 1). Помимо участка у границы районов 2 и 3, скопления указанных выше видов разделены. У *T. septicus* они формируются севернее, в районе 3. Казалось бы, уловы *T. septicus* должны превышать уловы *T. pingelii* и с продвижением далее на север. Однако у северной границы района 4 проходит граница распространения *T. septicus* в Японском море. В съемках в Татарском проливе выше 49° с.ш. ни в один из сезонов он не обнаружен, несмотря на наличие характерных для него глубин (Пушина и др., 2021). *T. pingelii* проникает гораздо дальше на север, вглубь Татарского пролива. Очевидно, что он более приспособлен к меняющемуся в северной части пролива режиму вод. Но, распространяясь в Японском море далеко на север, основные скопления этот вид образует южнее, у границы районов 1 и 2 (рис. 1) и в зал. Петра Великого (Пушина и др., 2021), что для *T. septicus* нехарактерно.

Во многом сходным с *T. scepticus* является распределение по широте *T. bergii*. Последний, хотя в Татарском проливе скоплений также не образует, еще реже встречается в примыкающем с юга зал. Петра Великого (Панченко и др., 2015). При этом надо учитывать, что южная граница его ареала также проходит южнее, в водах Корейского п-ва (Kim, Yoon, 1992).

Доминирующий вид рогатковых рыб *G. detrisus* в наибольших количествах присутствовал в южном районе 1, но не случайно доля его оставалась высокой и в остальных районах. Ведь в летний период, несмотря на межрайонные различия, скопления этого вида на предпочитаемых им глубинах наблюдаются у материкового побережья российских вод Японского моря практически повсеместно, в том числе южнее и севернее анализируемой акватории (Панченко и др., 2023а). Это неудивительно, принимая во внимание широту распространения и обилие *G. detrisus* во всех морях Дальнего Востока (Борец, 1997; Парин и др., 2014).

G. herzensteini является низкбореальным приазиатским видом, обитающим в довольно теплых водах: кроме Японского моря — в южной части Охотского моря, а также по тихоокеанскому побережью Японии и Курильских островов. У материкового побережья Японского моря севернее 48°40' с.ш. он не встречается не только летом, но и в остальные сезоны (Панченко и др., 2022). Вполне закономерна в связи с этим тенденция уменьшения плотности поселений *G. herzensteini* в северном направлении. Южнее же, в зал. Петра Великого, концентрации его остаются значительными (Панченко и др., 2022).

Судя по повышению уловов *G. pistilliger* в северных районах, для него благоприятен распространенный там режим вод. Встречаемость вида не уменьшается и с продвижением вдоль материкового побережья, в обширную шельфовую зону кутовой части Татарского пролива (Панченко и др., 2020). Однако основные скопления *G. pistilliger* приурочены не к расположенному на севере Татарскому проливу, а к широкому шельфу зал. Петра Великого (Панченко и др., 2020). Почти полное его отсутствие в уловах в районе 1 обусловлено, вероятно, смещением на летний нагул в залив. Хотя нельзя исключать и нахождения значительного количества этого относительно мелководного вида в районах 1–4 на выпавших из зоны обследования глубинах менее 20 м.

Возможно и сублиторальный *M. brandtii*, встреченный лишь до глубины 80 м, также отчасти был недоучтен по причине тралений только глубже 20-метровой изобаты. В связи с этим не исключено, что обитает он в летний период не только в центральной области исследованной акватории. Однако основные концентрации *M. brandtii* одно-

значно характерны для другого района северо-западной части Японского моря — обширной шельфовой зоны зал. Петра Великого (Панченко, Зуенко, 2009).

У самого крупного представителя семейства — *M. polyacanthocephalus* — в целом наблюдается увеличение уловов в северном направлении, исключая район 4, где на фоне высокой частоты встречаемости (табл. 1) происходило некоторое снижение плотности этого вида (рис. 3). Возможно, это обусловлено смещением части рыб далее на север. В российских водах Японского моря в летний нагульный период *M. polyacanthocephalus* предпочитает расположенную севернее района 4 материковую акваторию Татарского пролива, однако в холодный период года этот участок избегает (Панченко, Вдовин, 2022). Но этот вид и на юге, в зал. Петра Великого, в течение всего года является обычным.

Отсутствие в уловах во время исследований *M. jaok* на широком участке центральной области обусловлено тем, что здесь в летний период расположен разрыв его южной и северной группировок, центры которых приурочены соответственно к шельфовой зоне зал. Петра Великого и кутовой части Татарского пролива (Панченко и др., 2023б).

У *E. diceraus* ярко выражено уменьшение предпочитаемых глубин в северном направлении (рис. 3). За исключением района 1, в этом же направлении прослеживалось и явное уменьшение его уловов. Эта тенденция характерна и в целом для материкового побережья российских вод Японского моря: с продвижением севернее района 4 вглубь Татарского пролива *E. diceraus* периодически присутствует в уловах, однако больших скоплений не образует, а наибольшие концентрации вида характерны для зал. Петра Великого (Панченко, Пушина, 2019). Возможно, относительно невысокая плотность его в районе 1 обусловлена смещением части особей на летний нагул в залив. Последнее можно сказать и про *H. gilbertii*, у которого не наблюдалось значительных концентраций в периферийных областях исследуемой акватории. Этому виду также характерно отсутствие высоких уловов с продвижением на север, вглубь Татарского пролива, и возрастание уловов с продвижением на юг, в зал. Петра Великого (Панченко, Пушина, 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В центральной части материковой акватории Японского моря от мыса Поворотный до мыса Мапаца глубже 20 м основу таксоцены рыб семейства Cottidae составляют 12 видов, среди которых абсолютно доминирует *G. detrisus*. Доминирующими являются также *M. polyacanthocephalus*, *G. herzensteini*, *E. diceraus* и *T. pingelii*. Субдоми-

нантные виды — *T. scepticus*, *I. cataphractus*, *H. gilberti*, *M. brandtii*, *M. jaok*, *T. bergii* и *G. pistilliger*.

Проведенный анализ по выделенным районам (мыс Поворотный — зал. Ольги, зал. Ольги — мыс Белкина, мыс Белкина — мыс Золотой, мыс Золотой — мыс Мапаца) позволил обнаружить различия батиметрического и пространственного распределения рогатковых рыб. Эти районы различаются уменьшением температуры воды в направлении с юга на север. В южных районах, на акватории от мыса Поворотный до мыса Белкина, рогатковые тяготеют к большим глубинам, чем между мысом Белкина и мысом Золотой и в особенности между мысом Золотой и мысом Мапаца, что обусловлено разницей в режиме вод. Плотность рыб семейства в северном районе, выше мыса Золотой, наименьшая. Основной запас рогатковых сосредоточен в южном районе — между мысом Поворотный и зал. Ольги. В наибольшей степени это определяется предпочтениями абсолютного доминанта *G. detrisus* и доминирующего вида *G. herzensteini*.

Значительные концентрации рогатковых рыб характерны для широкого батиметрического диапазона 20–300 м с пиковыми значениями на глубинах 150–200 м. На глубинах до 50 м доминируют *M. polyacanthocephalus*, *G. herzensteini* и *M. brandtii*. В диапазоне 50–100 м лидируют *M. polyacanthocephalus*, *G. herzensteini* и в меньшей степени *G. detrisus*. К последнему переходит лидерство на глубинах 100–300 м. Субдоминантными в диапазоне 100–150 м являются *G. herzensteini*, *M. polyacanthocephalus*, *H. gilberti*, *E. diceraus* и *T. pingelii*, на 150–200 м — *T. pingelii* и *E. diceraus*, на 200–300 м — *T. scepticus*, *E. diceraus*, *T. pingelii* и *I. cataphractus*. Последний, являясь наиболее глубоководным, обеспечивает основу уловов на глубинах свыше 300 м.

Снижение плотности рогатковых рыб на юге, у границы с зал. Петра Великого, во многом может быть обусловлено отходом рыб на летний нагул в его воды. Уменьшение плотности в районе 4 заметно для большинства видов связано с избеганием неблагоприятного для них здесь гидрологического режима, вызванного подходом с севера охлажденных опресненных вод. Однако в летний период на севере неблагоприятными условия обитания являются не для всех видов. В шельфовой зоне Татарского пролива концентрируются *M. polyacanthocephalus*, *M. jaok*, *G. pistilliger*.

Температурные предпочтения рогатковых рыб как в северных, так и в южных районах исследованной акватории сходны. Летом они обитают при температуре более 0.4°C. Из массовых видов прогретые воды предпочитает мелководный *M. brandtii*. Он встречается в самых теплых для исследованных глубин водах при 11–14.1°C. Остальные виды предпочитают более прохладные аква-

тории, однако *G. pistilliger*, *G. herzensteini*, *E. diceraus*, *H. gilberti*, *M. jaok* и *M. polyacanthocephalus* не избегают и вод с температурой выше 11°C. *G. detrisus* и *T. bergii* в столь прогретые воды не заходят. К охлажденным водам шельфа и материкового склона в наибольшей степени тяготеют глубоководные *I. cataphractus*, *T. scepticus* и *T. pingelii*.

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 ихтиологам С.Ф. Соломатову, Д.В. Антоненко и Д.В. Измятинскому, входящим в научную группу в рейсах РКМРТ “Бухоро”, за помощь в сборе материала, а также экипажу за техническое обеспечение работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аксютин А.М. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. 1968. М.: Пищ. пром-ть. 289 с.
- Борец Л.А. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. 1997. Владивосток: ТИНРО-центр. 217 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибиряк М.В. Соотношение морфологического и таксономического разнообразия сообществ грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа на Южном Урале // Экология. 2010. № 2. С. 119–125.
- Вдовин А.Н. Динамика уловов бим-тралом в заливе Петра Великого // Вопросы рыболовства. 2013. Т. 14. № 1 (53). С. 120–129.
- Вдовин А.Н., Измятинский Д.В., Соломатов С.Ф. Основные результаты исследований рыб морского прибрежного комплекса Приморья // Изв. ТИНРО. 2004. Т. 138. С. 168–190.
- Викторовская Г.И., Матвеев В.И. Связь сроков размножения морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* с температурой воды у побережья северного Приморья // Океанология. 2000. Т. 40. № 1. С. 79–84.
- Волвенко И.В. Проблемы количественной оценки обилия рыб по данным траловой сэмки // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 124. Ч. 2. С. 473–500.
- Гусарова И.С., Иванова Н.В., Шапошникова Т.В. Морфоанатомическая характеристика и репродуктивный статус ценопопуляций *Laminaria japonica*

- Aresch. Северного Приморья // Изв. ТИНРО. 2000. Т. 127. С. 607–617.
- Диденко А.П., Боровская Г.А., Дроздова Л.И., Лаврова Н.А. Технологическая характеристика и рекомендации по рациональному использованию бычков // Изв. ТИНРО. 1983. Т. 108. С. 13–19.
- Дударев В.А., Зуенко Ю.И., Ильинский Е.Н., Калчугин П.В. Новые данные о структуре сообществ донных и придонных рыб на шельфе и свале глубин Приморья // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 123. С. 3–15.
- Зуенко Ю.И. Элементы структуры вод северной части Японского моря // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 123. С. 262–290.
- Зуенко Ю.И. Промысловая океанология Японского моря. Владивосток: ТИНРО-центр. 2008. 227 с.
- Измятинский Д.В. Характеристика сообщества рыб элиторали залива Петра Великого (Японское море) в период гидрологического лета // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45. № 3. С. 315–323.
- Калиниченко Т.П., Ярочкин А.П., Тимчишина Г.Н., Ермаков Ю.К. Технологические особенности объектов многовидовых уловов при ярусном промысле трески // Изв. ТИНРО. 2007. Т. 149. С. 394–400.
- Калчугин П.В., Бойко М.И., Соломатов С.Ф., Черниенко Э.П. Современное состояние ресурсов донных и придонных видов рыб в российских водах Японского моря // Изв. ТИНРО. 2016. Т. 184. С. 54–69. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-184-54-69>
- Кравченко Д.Г., Измятинский Д.В. Оценка обилия донных рыб на шельфе и материковом склоне северного Приморья // Вопр. ихтиологии. 2019. Т. 59. № 4. С. 461–471. <https://doi.org/10.1134/S004287521904012X>
- Линдберг Г.У., Краснокова З.В. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого морей. Ч. 5. Л.: Наука. 1987. 526 с.
- Новиков Н.П., Соколовский А.С., Соколовская Т.Г., Яковлев Ю.М. Рыбы Приморья. Владивосток: Дальрыбвтуз. 2002. 552 с.
- Панченко В.В., Вдовин А.Н. Сезонное распределение и размерный состав многоиглого керчака *Muhocephalus polyacanthocephalus* (Cottidae) в российских водах Японского моря // Вопр. ихтиологии. 2022. Т. 62. № 3. С. 313–322. <https://doi.org/10.31857/S0042875222030146>
- Панченко В.В., Вдовин А.Н., Панченко Л.Л. Сезонное распределение и размерный состав дальневосточного шлемоносца *Gymnoscaphus herzensteini* (Cottidae) у материкового побережья российских вод Японского моря // Вопр. ихтиологии. 2022. Т. 62. № 4. С. 379–386. <https://doi.org/10.31857/S0042875222040245>
- Панченко В.В., Вдовин А.Н., Панченко Л.Л. Региональные особенности распределения керчака-яока *Muhocephalus jaok* (Cottidae) в российских водах Японского моря // Вопр. ихтиологии. 2023б. Т. 63. № 3. С. 282–290. <https://doi.org/10.31857/S0042875223020170>
- Панченко В.В., Вдовин А.Н., Соломатов С.Ф. Сезонное распределение и размерный состав широколобного шлемоносца *Gymnoscaphus detrisus* (Cottidae) у материкового побережья российских вод Японского моря // Вопр. ихтиологии. 2023а. Т. 63. № 1. С. 20–30. <https://doi.org/10.31857/S0042875223010101>
- Панченко В.В., Зуенко Ю.И. Распределение бычков семейства Cottidae в заливе Петра Великого Японского моря в летний период // Вопр. рыболовства. 2009. Т. 10. № 4 (40). С. 750–763.
- Панченко В.В., Калчугин П.В., Соломатов С.Ф. Уточнение глубин обитания и максимальных размеров донных и придонных видов рыб в российских водах Японского моря // Вопр. ихтиологии. 2016. Т. 56. № 3. С. 264–283. <https://doi.org/10.7868/S0042875216030152>
- Панченко В.В., Матвеев А.А., Панченко Л.Л. Сезонное распределение нитчатого шлемоносца *Gymnoscaphus pistilliger* (Cottidae) в российских водах Японского моря // Вопр. ихтиологии. 2020. Т. 60. № 2. С. 174–182. <https://doi.org/10.31857/S0042875220020174>
- Панченко В.В., Пущина О.И. Распределение и некоторые черты биологии пестрого получешуйника *Hemilepidotus gilberti* (Cottidae) в российских водах Японского моря // Вопр. ихтиологии. 2018. Т. 58. № 4. С. 439–449. <https://doi.org/10.1134/S0042875218040148>
- Панченко В.В., Пущина О.И. Распределение и некоторые черты биологии двурогого бычка *Enophrus diceraus* (Cottidae) в российских водах Японского моря // Вопр. ихтиологии. 2019. Т. 59. № 2. С. 163–173. <https://doi.org/10.1134/S0042875219020176>
- Панченко В.В., Пущина О.И., Антоненко Д.В., Соломатов С.Ф., Калчугин П.В. Распределение и некоторые черты биологии красного бычка *Alcichthys elongatus* (Cottidae) в северо-западной части Японского моря // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51. № 2. С. 195–204.
- Панченко В.В., Пущина О.И., Милованкин П.Г., Нурждин В.А. Распределение и некоторые черты биологии длинношипного бычка Берга *Taurocottus bergii* (Cottidae) в северо-западной части Японского моря // Вопр. ихтиологии. 2015. Т. 55. № 3. С. 313–322. <https://doi.org/10.7868/S004287521503011X>
- Панченко В.В., Соломатов С.Ф. Распределение и некоторые черты биологии колючего ищела *Icelus cataractus* (Cottidae) в Японском море // Вопр. ихтиологии. 2014. Т. 54. № 6. С. 682–689. <https://doi.org/10.7868/S0042875214060125>
- Парин Н.В., Евсеенко С.А., Васильева Е.Д. Рыбы морей России: аннотированный каталог. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2014. 733 с.
- Пущина О.И. Питание и пищевые взаимоотношения массовых видов донных рыб в водах Приморья в весенний период // Изв. ТИНРО. 2005. Т. 142. С. 246–269.
- Пущина О.И., Соломатов С.Ф., Калчугин П.В., Будникова Л.Л. Питание и пищевые отношения массовых видов рогатковых (Cottidae, Pisces) зал. Петра Великого (Японское море) в летний период // Изв. ТИНРО. 2016. Т. 184. С. 186–203.
- Пущина О.И., Панченко В.В., Бойко М.И., Галеев А.И. Распределение и некоторые черты биологии рогатковых рода *Triglops* (Cottidae) в Японском море // Вопр.

- ихтиологии. 2021. Т. 61. № 1. С. 88–99.
<https://doi.org/10.31857/S0042875221010161>
- Соколовский А.С., Дударев В.А., Соколовская Т.Г., Соломатов С.Ф. Рыбы российских вод Японского моря: аннотированный и иллюстрированный каталог. Владивосток: Дальнаука. 2007. 200 с.
- Соломатов С.Ф. Характеристика ихтиофауны морских вод северного Приморья (Японское море) // Изв. ТИНРО. 2004. Т. 138. С. 205–219.
- Суханов В.В., Жуков В.Е. Закономерности в изменчивости видовой структуры прибрежного сообщества водорослей-макрофитов: модельный анализ // Журн. общ. биологии. 2003. Т. 64. № 3. С. 248–262.
- Суханов В.В., Иванов О.А. Сообщества nekтона в северо-западной части Японского моря. 2009. Владивосток: ТИНРО-центр. 282 с.
- Токранов А.М. Распределение керчаковых (Cottidae, Pisces) на западнокамчатском шельфе в летний период // Зоол. журн. 1981. Т. 60. Вып. 2. С. 229–237.
- Шедько С.В. О видовом составе корюшек (Osmeridae) в водах Приморья // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 40. № 2. С. 261–264.
- Choi Y., Kim J.H., Park J.Y. Marine fishes of Korea. Seoul: Kyoo-Hak Publ. Co. Ltd. 2003. 648 p. (in Korean).
- Fishes of Japan with pictorial keys to the species. Nakabo T., Ed. Tokyo: Tokai Univ. Press. 2002. English ed. 1749 p.
- Kim I.S., Yoon C.H. Synopsis of the family Cottidae (Pisces: Scorpaeniformes) from Korea // Kor. J. Ichthyol. 1992. V. 4. № 1. P. 54–79.
- May R.M. Patterns of species abundance of bird species // Ecology and Evolution of Communities. Cambridge etc.: Harvard Univ. Press. 1975. P. 81–120.
- Mecklenburg C.W., Mecklenburg T.A., Thorsteinson L.K. Fishes of Alaska. Bethesda, MD: Amer. Fish. Soc. 2002. 1037 p.
- Wilson J.B., Gitay H. Community structure and assembly rules in a dune slack variance in richness, guild proportionality, biomass constancy and dominance diversity relations // Vegetatio. 1995. V. 116. № 2. P. 93–106.

The Summer Distribution of Sculpin Fish (Cottidae) on the Continental Margin of the Sea of Japan from Cape Povorotny to Cape Mapatsa

V. V. Panchenko^a and A. N. Vdovin^b

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

^bPacific branch of the Federal State Budget Scientific Institution “Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography”, Vladivostok, 690091 Russia

We identified *Gymnocanthus detrisus* as the absolute dominant species in the taxocene of sculpins (family Cottidae), caught below 20 m water depth in the aquatic area between Cape Povorotny and Cape Mapatsa. *Myoxocephalus polyacanthocephalus*, *Gymnocanthus herzensteini*, *Enophrys diceraus* and *Triglops pingelii* are dominant as well. Subdominant species are *Triglops septicus*, *Icelus cataphractus*, *Hemilepidotus gilberti*, *Myoxocephalus brandtii*, *Myoxocephalus jaok*, *Taurocottus bergii* and *Gymnocanthus pistilliger*. Other types of fishes identified in this area are insignificant in abundance. Sculpins aggregate at greater depth in the southern aquatic areas, from Cape Povorotny to Olga Bay, and from Olga Bay to Cape Belkin, than in the northern areas, between Cape Belkin and Cape Zolotoy, particularly between Cape Zolotoi and Cape Mapatsa. We attribute this phenomenon to the differences in water regimes. The highest densities of sculpins are generally typical for the southern area. Conversely the lowest densities are typical in the northern area. However, some species prefer northern areas. The minimum depths habitat for different species varying from less than 20 m to 82 m; the maximum depths range from 80 to 530 m. Due to the high species diversity, aggregations of sculpins are observed in a wide bathymetric range from 20 to 300 m, with peak values at depths of 150–200 m. Sculpins live in summer at water temperatures above 0.4°C. The shallow water species of sculpins tolerate much greater temperature ranges than deep water species. Hence, the stenotherm increases in deep water species.

Keywords: Sea of Japan, distribution, density, temperature, *Enophrys diceraus*, *Gymnocanthus detrisus*, *G. herzensteini*, *G. pistilliger*, *Hemilepidotus gilberti*, *Icelus cataphractus*, *Myoxocephalus brandtii*, *M. jaok*, *M. polyacanthocephalus*, *Taurocottus bergii*, *Triglops pingelii*, *T. septicus*

УДК 574.24:574.58

ВЛИЯНИЕ ЦИНКА И ЖЕЛЕЗА НА РОСТ ПОПУЛЯЦИИ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ МИКРОВОДОРОСЛИ *HETEROSIGMA AKASHIWO* (RAPHIDOPHYCEAE)

© 2023 г. Ж. В. Маркина¹, *, А. В. Огнистая¹

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

*e-mail: zhannav@mail.ru

Поступила в редакцию 30.11.2022 г.

После доработки 30.03.2023 г.

Принята к публикации 30.03.2023 г.

Исследовано влияние цинка и железа в концентрациях 50 и 100 мкг/л на численность клеток, флуоресценцию хлорофилла *a*, содержание фотосинтетических пигментов и активных форм кислорода, а также нейтральных липидов у рафидофитовой водоросли *Heterosigma akashiwo*. Обнаружено, что цинк действует на физиологические и биохимические процессы, не влияя при этом на динамику численности микроводоросли. Выявлено негативное воздействие железа на флуоресценцию хлорофилла *a*, содержание фотосинтетических пигментов, активных форм кислорода и нейтральных липидов. Наиболее токсичным металлом для *H. akashiwo* оказалось железо. Показано, что используемые концентрации исследованных металлов не способствуют развитию “цветений” *H. akashiwo*.

Ключевые слова: цинк, железо, *Heterosigma akashiwo*, численность клеток, флуоресценция, фотосинтетические пигменты, активные формы кислорода, нейтральные липиды

DOI: 10.31857/S0134347523040071, **EDN:** UQLWXU

Исследования влияния тяжелых металлов на растительные организмы, в том числе и микроводоросли, проводятся на протяжении многих лет. Несмотря на то, что механизмы воздействия металлов в целом выяснены, изучение данного вопроса остается актуальным (Nagajyoti et al., 2010). Известно, что тяжелые металлы в высоких концентрациях токсичны для растений, однако многие из них необходимы для жизнедеятельности растительного организма. Так, цинк (Zn^{2+}) выступает как кофактор ферментов, важен для поддержания целостности митохондрий, участвует в синтезе углеводов, включен в процесс фиксации углекислого газа (Masmoudi et al., 2013). Железо (Fe^{3+}) необходимо для работы электрон-транспортной цепи, участвует в фиксации углерода, синтезе хлорофиллов и формировании хлоропластов, входит в состав белков и является катализатором окислительно-восстановительных реакций (Nagajyoti et al., 2010). Его низкое содержание лимитирует развитие фитопланктона (Rana, Prajapati, 2021).

В последние десятилетия в разных акваториях Мирового океана отмечается увеличение количества вредоносных “цветений”, вызываемых рафидофитовой водорослью *Heterosigma akashiwo*, приводящих к массовой гибели рыб и беспозво-

ночных (Wongman et al., 2022). Ряд исследователей связывает учащение “цветений” водорослей с возрастанием загрязнения окружающей среды (Dursun et al., 2016; Lemley et al., 2020).

Цель настоящей работы заключалась в оценке действия цинка и железа на численность клеток микроводоросли *H. akashiwo*, их размер и внутреннюю структуру, фотосинтетический аппарат, содержание активных форм кислорода и нейтральных липидов. В работе использованы концентрации металлов, регулярно регистрируемые в прибрежных водах России. Концентрации Zn^{2+} , Fe^{3+} составляли 50 и 100 мкг/л, что соответствует предельно допустимой концентрации (ПДК и 2ПДК) (Качество..., 2021).

Объектом исследования служила культура одноклеточной водоросли *Heterosigma akashiwo* MBRU_HAK-SR11 (Y. Hada) Y. Hada ex Y. Hara & M. Chihara, 1987 (Raphidophyceae). Водоросль выращивали на среде *f* (Guillard, Ryther, 1962), приготовленной на основе фильтрованной и стерилизованной морской воды соленостью 32‰ в 250 мл колбах Эрленмейера с объемом культуральной среды 100 мл, при температуре 18°C, интенсивности освещения 70 мкмоль/м²/с в области видимого света и свето-темным периодом 14 ч свет : 10 ч темнота. В качестве инокулята использовали

культуру на экспоненциальной стадии роста. Продолжительность экспериментов составляла 7 сут. Пробы для анализа показателей отбирали на третьи и седьмые сутки. Zn^{2+} добавляли в виде $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$, Fe^{3+} в виде $FeCl_3 \cdot 6H_2O$, с пересчетом на ионы металла, в день постановки эксперимента.

Подсчет численности клеток водоросли, определение показателей прямого и бокового светорассеяния производили на проточном цитометре CytoFLEX (Beckman Coulter, США). В течение каждого измерения записывали 10000 событий (регистрируемых в пробе частиц). Выбор клеток водоросли из общего числа событий, записываемых цитометром, проводили по флуоресценции хлорофилла *a* (Нука et al., 2013). Прямое светорассеяние, косвенно характеризующее размер клеток водоросли, регистрировали на канале FSC; боковое, характеризующее внутреннюю структуру, гранулярность, на канале SSC. Интенсивность флуоресценции хлорофилла *a* регистрировали при длине волны 690 нм, длина волны возбуждения составляла 488 нм — канал PC 5.5 (Нука et al., 2013). Продукцию активных форм кислорода (АФК) оценивали с помощью флуоресцентного красителя 2',7'-дихлородигидрофлуоресцеин диацетата, окрашивание проводили в течение одного часа при комнатной температуре в темноте. Показатель флуоресценции окисленного и диацетилированного 2',7'-дихлородигидрофлуоресцеин диацетата определяли при длине волны 525 нм, длина волны возбуждения — 488 нм, канал FITC (Gomes et al., 2005). Содержание нейтральных липидов (НЛ) определяли по флуоресценции флуорохрома Nile Red в концентрации 1 мкг/мл. Окрашивание проводили в течение 15 мин при комнатной температуре в темноте. Длина волны возбуждения составляла 488 нм, испускания — 580 нм, канал PE (Alemán-Nava et al., 2016).

Для анализа содержания фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a* и общего содержания каротиноидов) суспензию водоросли собирали на мембранах МФАС-ОС-2 путем фильтрации. Из собранных клеток пигменты экстрагировали 90%-ным ацетоном, полученный экстракт центрифугировали в течение 15 мин при 7000 об./мин. Супернатант отбирали и определяли его оптическую плотность с помощью спектрофотометра Shimadzu-UV 2550 (Япония) при следующих длинах волн: 480, 630, 647, 664 и 750 нм. Расчет концентраций пигментов проводили по стандартным формулам (Jeffrey, Humphrey, 1975).

Показатели в контроле приняты за 100%. Эксперименты проведены в трех биологических повторностях. Статистическую обработку выполняли с помощью программы Excel. Достоверность различий между выборками оценивали по критерию Манна—Уитни при уровне значимости $p \leq 0.05$.

Цинк в концентрациях 50 и 100 мкг/л не вызывал отклонений в динамике численности клеток, в показателях прямого и бокового светорассеяния (рис. 1а, 1в). Флуоресценция хлорофилла *a* уменьшалась на седьмые сутки опыта (рис. 1г). Содержание хлорофилла *a* возрастало на третьи сутки и снижалось на седьмые (рис. 1д). Для каротиноидов зафиксирована такая же тенденция, однако колебания показателей были менее выраженными (рис. 1е). Содержание АФК достоверно снижалось на третьи сутки и возрастало на седьмые, особенно при концентрации цинка 100 мкг/л (рис. 1ж). На седьмые сутки при концентрации металла 50 мкг/л обнаружено наибольшее содержание НЛ (рис. 1з).

Внесение железа в концентрации 50 и 100 мкг/л приводило к слабой стимуляции роста популяции водоросли (рис. 2а). Показатель прямого светорассеяния на третьи сутки стал ниже контрольного на протяжении всего опыта (рис. 2б). Показатель бокового светорассеяния значительно отклонился от контроля на седьмые сутки эксперимента (рис. 2в). Такая же тенденция отмечена для флуоресценции хлорофилла *a* (рис. 2г). Содержание хлорофилла *a* и каротиноидов существенно увеличивалось к третьим суткам и падало на седьмые, особенно при концентрации железа 100 мкг/л (рис. 2д, 2е). При этом слабо снижалась концентрация АФК (рис. 2ж). Содержание НЛ к завершению эксперимента значительно повышалось по сравнению с контрольным при концентрации металла 50 мкг/л и снижалось при 100 мкг/л (рис. 2з).

В проведенном нами опыте цинк не оказал действия на рост численности клеток и показатели прямого и бокового светорассеяния. Однако ранее у динофлагелляты *Prorocentrum micans* отмечено ингибирование роста в присутствии 100 мкг/л цинка (Kayser, 1977). При этом у *H. akashiwo* происходило снижение флуоресценции хлорофилла *a* наряду со снижением содержания фотосинтетических пигментов. Ранее на *Isochrysis galbana* показано, что при внесении 5000 мкг/л металла численность клеток не менялась, но содержание хлорофилла *a* снижалось (Kumar et al., 2015). Содержание АФК возрастало к концу эксперимента, что также свидетельствует о негативном действии металла на состояние *H. akashiwo*. Цинк в токсичных концентрациях приводит к увеличению содержания липидов (Yang et al., 2015), подобный эффект зафиксирован на седьмые сутки нашего опыта.

У *H. akashiwo* при концентрациях железа 50 и 100 мкг/л отмечена стимуляция роста. В целом, железо оказало более токсическое действие на *H. akashiwo* по сравнению с цинком: происходило изменение всех исследованных показателей, особенно фотосинтетических пигментов. При токсическом воздействии железа в первую очередь

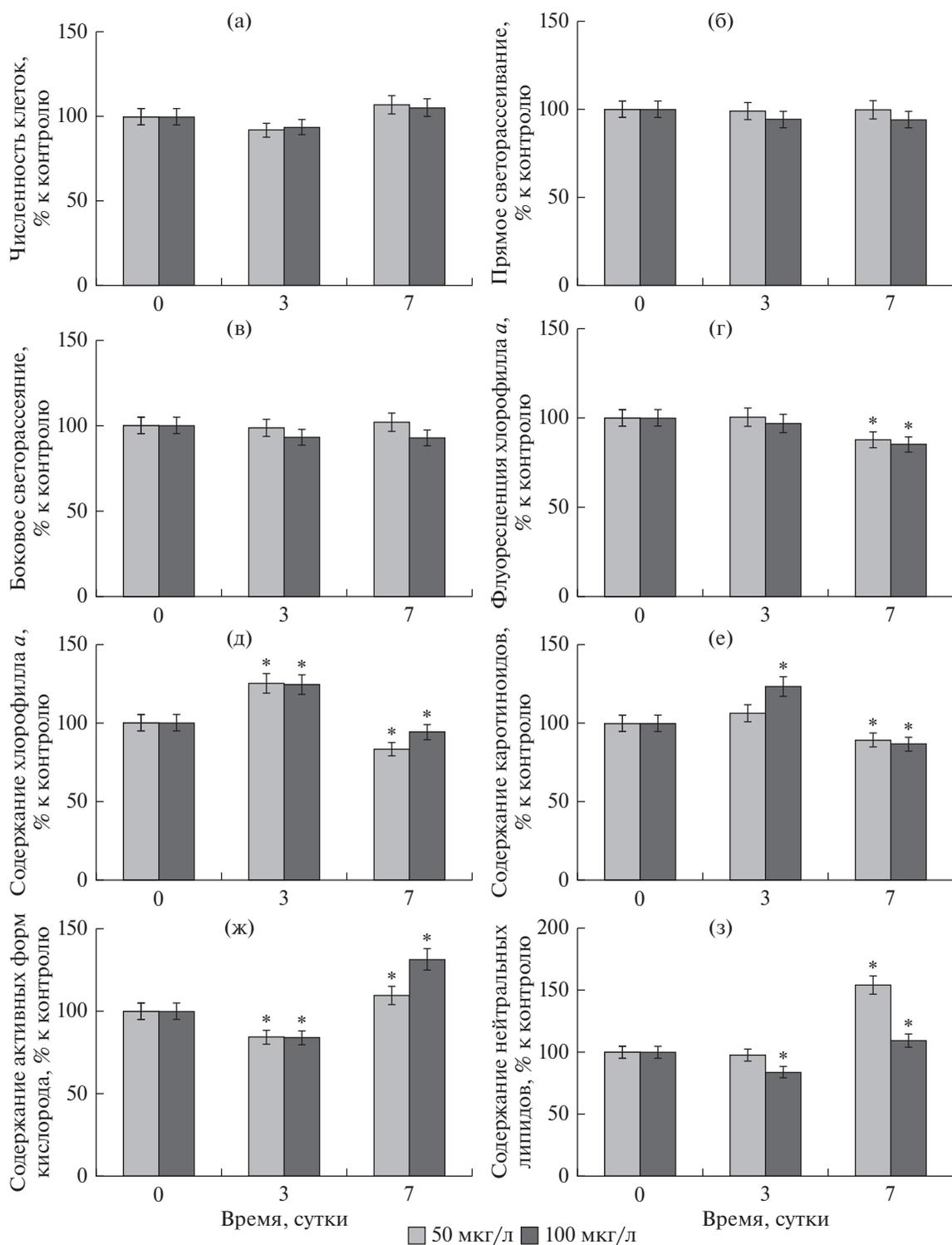


Рис. 1. Рост популяции и физиологическое состояние *Heterosigma akashiwo* при воздействии цинка. * – различия достоверны при $p \leq 0.05$.

страдают хлоропласты и митохондрии (Rana, Prajapati, 2021). Однако содержание АФК снижалось по сравнению с контролем. Механизм генерирования АФК у микроводорослей под воздействием железа изучен слабо (Rana, Prajapati, 2021).

К седьмым суткам, при концентрации 50 мкг/л происходило увеличение содержания НЛ, а при 100 мкг/л, напротив, уменьшение. При стрессовых условиях липиды синтезируются и аккумулируются как источник энергии и углерода, а при

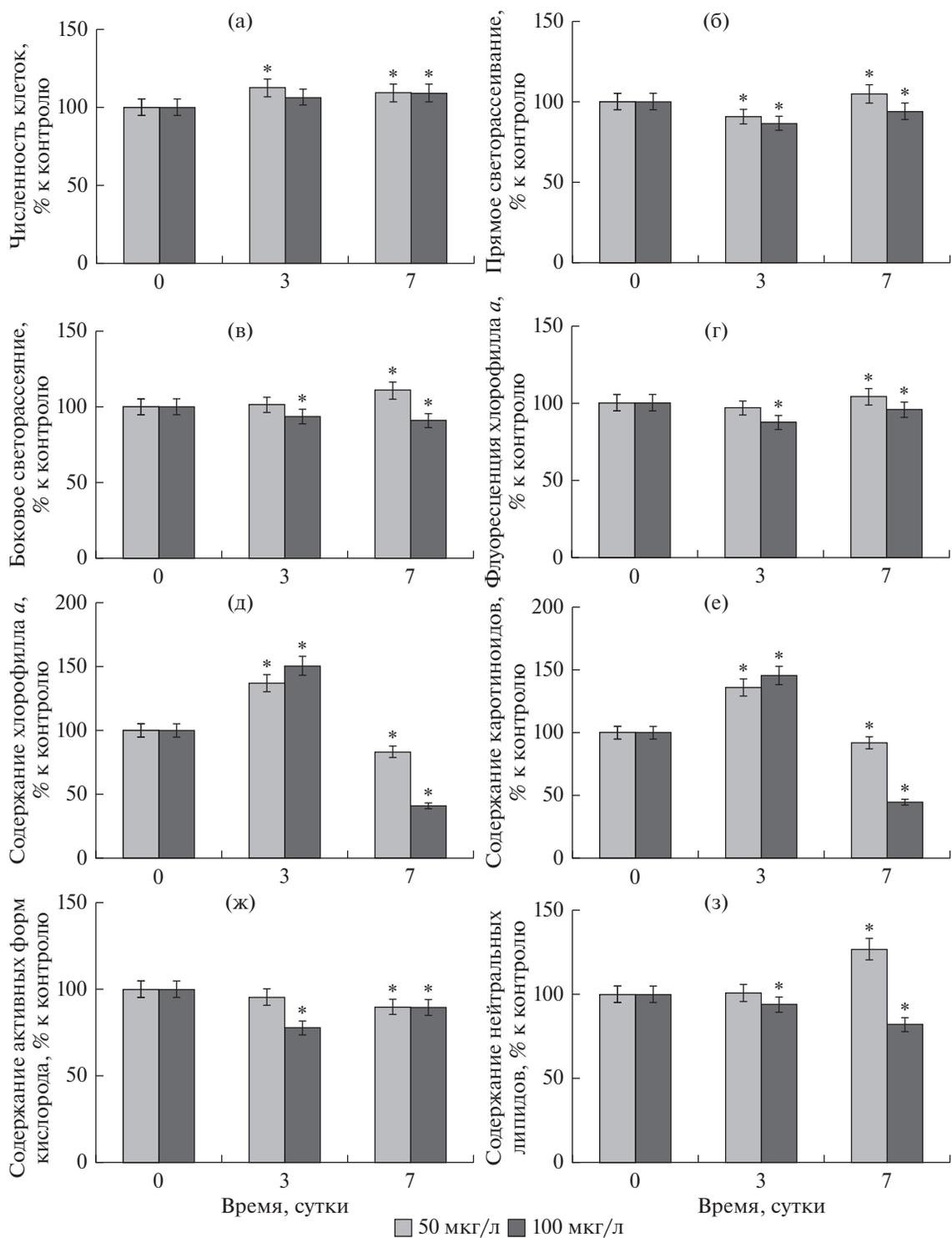


Рис. 2. Рост популяции и физиологическое состояние *Heterosigma akashiwo* при воздействии железа. * – различия достоверны при $p \leq 0.05$.

особенно неблагоприятном состоянии – расходу-ются (Wan et al., 2014).

Таким образом, при воздействии цинка численность клеток *H. akashiwo*, их размер и гранулярность не изменялись. Однако происходило нарушение физиологических и биохимических процессов микроводоросли. Железо оказало слабое стимулирующее действие на рост *H. akashiwo*, но значительные отклонения от контрольных размера клеток, флуоресценции хлорофилла *a*, содержания фотосинтетических пигментов, АФК и НЛ свидетельствуют о неблагоприятном влиянии металла. На основании полученных данных можно предположить, что цинк и железо в концентрациях 50 и 100 мкг/л не являются причиной “цветений” *H. akashiwo*.

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

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Центр коллективного пользования Ресурсная коллекция “Морской биобанк” ННЦМБ ДВО РАН (<http://marbank.dvo.ru>) за предоставленную культуру микроводоросли *Heterosigma akashiwo* MBRU_НАК-SR11.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Качество морских вод по гидрохимическим показателям. Ежегодник 2020 / под ред. А.Н. Корщенко. М: Наука. 2021. 281 с.
- Alemán-Nava G.S., Cuellar-Bermudez S.P., Cuaresma M. et al. How to use Nile Red, a selective fluorescent stain for microalgal neutral lipids // *J. Microbiol. Methods*. 2016. V. 128. P. 74–79.
- Bornman E., Adams J.B., Strydom N.A. Algal blooms of *Heterosigma akashiwo* and *Mugilidae* gill alterations // *Estuaries and Coasts*. 2022. V. 45. P. 1674–1687.
- Dursun F., Taş S., Koray T. Spring bloom of the raphidophycean *Heterosigma akashiwo* in the Golden Horn Estuary at the northeast of Sea of Marmara // *Ege J. Fish. Aquat. Sci.* 2016. V. 33. P. 201–207.
- Gomes F., Ferdandes E., Lima J.F.L.C. Fluorescence probes used for detection of reactive oxygen species // *J. Biophys. Biochem. Methods*. 2005. V. 65. P. 45–80.
- Guillard R.R.L., Ryther J.H. Studies of marine planktonic diatoms. 1. *Cyclotella nana* Hustedt, and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran // *Can. J. Microbiol.* 1962. V. 8. P. 229–239.
- Hyka P., Lickova S., Přibyl P. et al. Flow cytometry for development of biotechnological processes with microalgae // *Biotechnol. Adv.* 2013. V. 31. P. 2–16.
- Jeffrey S.T., Humphrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c1* and *c2* in higher plants, algae and natural phytoplankton // *Biochemie und physiologie der pflanzen*. 1975. V. 167. № 2. P. 191–194.
- Kayser H. Effect of zinc sulphate on the growth of mono- and multispecies cultures of some marine plankton algae // *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*. 1977. V. 30. № 1. P. 682–696.
- Kumar K.S., Dahms H.U., Won E.J. et al. Microalgae – a promising tool for heavy metal remediation // *Ecotoxicol Envir Safety*. 2015. V. 113. P. 329–352.
- Lemley D.A., Adams J.B., Rishworth G.M., Purdie D.A. Harmful algal blooms of *Heterosigma akashiwo* and environmental features regulate *Mesodinium* cf. *rubrum* abundance in eutrophic conditions // *Harmful Algae*. 2020. V. 100. Art. 101943.
- Martínez-Ruiz E.B., Martínez-Jerónimo F. Nickel has biochemical, physiological, and structural effects on the green microalga *Ankistrodesmus falcatus*: an integrative study // *Aquat. Toxicol.* 2015. V. 169. P. 27–36.
- Masmoudi S., Nguyen-Deroche N., Caruso A. et al. Cadmium, copper, sodium and zinc effects on diatoms: from heaven to hell – a review // *Cryptogamie Algologie*. 2013. V. 34. P. 185.
- Nagajyoti P.C., Lee K.D., Sreekanth T.V.M. Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: a review // *Envir. Chem. Let.* 2010. V. 8. № 3. P. 199–216.
- Rana M.S., Prajapati S.K. Resolving the dilemma of iron bioavailability to microalgae for commercial sustenance // *Algal Research*. 2021. V. 59. Art. 102458.
- Wan M., Jin X., Xia J. et al. The effect of iron on growth, lipid accumulation, and gene expression profile of the freshwater microalga *Chlorella sorokiniana* // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2014. V. 98. № 22. P. 9473–9481.
- Yang J., Cao J., Xing G. et al. Lipid production combined with biosorption and bioaccumulation of cadmium, copper, manganese and zinc by oleaginous microalgae *Chlorella minutissima* UTEX2341 // *Biores. Technol.* 2015. V. 175. P. 537–544.

Influence of Zinc and Iron on Population Growth and Physiological State of Microalgae *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae)

Zh. V. Markina^a and A. V. Ognistaya^a

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

It was studied the influence of zinc and iron at concentrations of 50 and 100 µg/L on cell number, chlorophyll *a* fluorescence, content of photosynthetic pigments and reactive oxygen species, as well as neutral lipids in the raphidophyte algae *Heterosigma akashiwo*. Zinc has been found to act on physiological and biochemical processes without affecting the population dynamics of microalgae. It was revealed the negative effect of iron on the fluorescence of chlorophyll *a*, number of photosynthetic pigments, reactive oxygen species and neutral lipids. The most toxic metal for *H. akashiwo* turned out to be iron. It was shown that the concentrations of the studied metals do not contribute to the development of *H. akashiwo* “blooms”.

Keywords: zinc, iron, *Heterosigma akashiwo*, cell cells, fluorescence, photosynthetic pigments, reactive oxygen species, neutral lipids

УДК 577.115.3

СОСТАВ ЖИРНЫХ КИСЛОТ ГЛУБОКОВОДНОГО КИШЕЧНОДЫШАЩЕГО *QUATUORALISIA MALAKHOVI* EZHOVA ET LUKINYKH, 2022 (HEMICHORDATA: ENTEROPNEUSTA)

© 2023 г. С. А. Родькина*

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

*e-mail: srodkina@mail.ru

Поступила в редакцию 20.04.2022 г.

После доработки 03.02.2023 г.

Принята к публикации 30.03.2023 г.

Проведено исследование состава жирных кислот липидов *Quatuoralisia malakhovi* Ezhova et Lukinykh, 2022 (Hemichordata, Enteropneusta) – глубоководного кишечнодышащего, собранного на склоне подводного вулкана Пийпа в Беринговом море. Полученные данные указывают, что основными компонентами липидов *Q. malakhovi* являются жирные кислоты бактериального и водорослевого происхождения. При этом источником пищи для исследованного вида является детрит, содержащий большое количество органического материала не только бактерий, но и диатомовых микроводорослей. Эти данные могут найти применение при трофологических исследованиях сообществ, в состав которых входят кишечнодышащие.

Ключевые слова: кишечнодышащие, жирные кислоты, Берингово море

DOI: 10.31857/S0134347523040113, **EDN:** ZQYRWW

Жирные кислоты (ЖК) являются основой большинства липидов во всех живых организмах. Огромное разнообразие ЖК, особенности их биосинтеза и в некоторых случаях уникальность происхождения в определенных растениях, животных и микроорганизмах способствовали развитию ряда направлений исследований, начиная от оценки питания и метаболизма животных и заканчивая изучением трофической структуры экосистем (Харламенко и др., 2008, 2011; Kelly, Scheibling, 2012). До недавнего времени для изучения функционирования пищевых сетей использовали в основном качественные или полуколичественные методы (Dalsgaard et al., 2003; Budge et al., 2006). Однако последние достижения включают разработку методов для количественной оценки рациона отдельных хищников (Iverson, 2009; Zhanget al., 2020). Необходимым условием применения таких подходов является знание состава ЖК всех важных потенциальных видов-жертв. Однако ЖК даже доминирующих во многих глубоководных сообществах видов изучены недостаточно, а для некоторых групп, например для кишечнодышащих (Hemichordata, Enteropneusta), их состав в настоящее время неизвестен.

Во время 75-го рейса НИС “Академик М.А. Лаврентьев” в Беринговом море (2016 г.) были проведены наблюдения за сообществами

глубоководной мегафауны. Среди доминирующих видов были обнаружены представители Enteropneusta. Один из массовых видов кишечнодышащих встречается в сообществе мягких отложений на глубинах 1830–2130 м на склоне массива Вулканологов, достигая плотности 12 особей на 1 м² – самой высокой из когда-либо зарегистрированных (Rybakova et al., 2020). По-видимому, глубоководные Enteropneusta играют важную роль в круговороте питательных веществ и поверхностной биотурбации в глубоководных экосистемах (Jones et al., 2013). Во время 82-го рейса НИС “Академик М.А. Лаврентьев” (2018 г.) эти животные были собраны, что позволило описать новый вид *Quatuoralisia malakhovi* Ezhova et Lukinykh, 2022 (Ezhova et al., 2022). Кроме того, три экземпляра были зафиксированы для биохимических исследований.

Целью данной работы является изучение ЖК состава общих липидов *Q. malakhovi*, что позволит получить новые сведения по ранее неизученной группе животных. Эти данные могут быть использованы для выявления особенностей питания *Q. malakhovi*, а также различных видов животных, использующих кишечнодышащих как кормовой объект.

Материал и методика. Для исследования были взяты три экземпляра *Quatuoralisia malakhovi*, собранные с помощью телеуправляемого необитае-

Таблица 1. Состав жирных кислот (ЖК) общих липидов *Quatuoralisia malakhovi* (среднее \pm стандартное отклонение, $n = 3$)

ЖК	Относительное содержание, %
14:0	1.08 \pm 0.22
i-15:0	0.31 \pm 0.13
ai-15:0	0.80 \pm 0.17
15:0	1.07 \pm 0.86
i-16:0	0.72 \pm 0.09
16:0	9.73 \pm 2.73
i-17:0	3.12 \pm 1.35
ai-17:0	1.71 \pm 0.39
17:0	2.11 \pm 0.16
i-18:0	1.17 \pm 0.73
18:0	5.89 \pm 0.57
19:0	0.44 \pm 0.13
20:0	0.44 \pm 0.26
16:1n-9	1.36 \pm 0.38
16:1n-7	12.09 \pm 2.28
7-Me-16:1n-10	0.57 \pm 0.30
18:1n-9	2.71 \pm 0.40
18:1n-7	1.94 \pm 0.58
20:1n-11	0.85 \pm 0.47
20:1n-9	0.43 \pm 0.37
20:1n-7	3.34 \pm 1.47
20:1n-5	1.86 \pm 1.02
21:1n-7	0.42 \pm 0.33
22:1n-15	0.70 \pm 0.30
22:1n-9	0.67 \pm 0.87
22:1n-7	1.61 \pm 1.41
Δ 5,13-20:2	0.66 \pm 0.38
Δ 7,13-22:2	0.80 \pm 0.41
Δ 7,15-22:2	7.14 \pm 1.73
Δ 7,16-22:2	1.00 \pm 0.44
Δ 7,17-22:2	0.89 \pm 0.44
20:4n-6	5.63 \pm 1.15
20:5n-3	14.25 \pm 2.65
20:4n-3	1.30 \pm 0.53
20:4n-1	1.38 \pm 0.79
21:4n-7	0.53 \pm 0.21
22:5n-6	0.61 \pm 0.25
22:6n-3	5.78 \pm 1.02
22:4n-6	0.39 \pm 0.22
22:5n-3	2.47 \pm 0.66

мого подводного аппарата (ТНПА) Comanche-18 (SUB-Atlantic, Великобритания) с глубины 1957–1933 м на южном склоне вулкана Пийпа в Беринговом море в ходе комплексной морской экспедиции (82-й рейс НИС “Академик М.А. Лаврентьев”). Подробное описание места сбора и самих животных дано в статье Ежовой с соавторами (Ezhova et al., 2022). Для анализа состава ЖК каждая особь была промыта и заморожена. Материал содержался при температуре -20°C до конца рейса, а после прибытия в лабораторию был зафиксирован смесью хлороформ-метанол (1 : 1 v/v) и хранился 6 мес. при -40°C . Липиды экстрагировали с помощью метода Блая и Дайера (Bligh, Dyer, 1959). Метилловые эфиры ЖК (МЭЖК) получали обработкой липидов 0.5 мл 1% H_2SO_4 в метаноле при 80°C в течение двух часов. Очищали МЭЖК с помощью препаративной тонкослойной хроматографии в бензоле. 4,4-диметилноксазолиновые производные ЖК были получены по методу Светашева (Svetashev, 2011). МЭЖК анализировали на хроматографе GC-2010 (Shimadzu, Япония) с использованием капиллярной кварцевой колонки (30 м \times 0.25 мм) с фазой Supelcowax 10 в изотермическом режиме при 210°C .

Строение жирных кислот устанавливали по данным газо-жидкостной масс-спектрометрии их метиловых эфиров и производных 4,4-диметилноксазолина. Масс-спектрометрию проводили на приборе GCMS QP5050A (Shimadzu, Япония), используя колонку Rtx-5MS в градиенте температур от 180 до 290°C со скоростью $2^{\circ}\text{C}/\text{мин}$. Все спектры были получены методом электронного удара при 70 эВ. Спектры сравнивали с библиотекой NIST 21. Данные по составу ЖК представлены как процент от их общего содержания (табл. 1). Относительные погрешности при определении процентного содержания ЖК в коммерческом стандарте (Supelco 18920, Sigma-Aldrich) не превышали 0.05 ($n = 5$).

Результаты и обсуждение. Состав ЖК кишечного содержимого *Quatuoralisia malakhovi* представлен в табл. 1. В общих липидах доминируют полиненасыщенные ЖК (ПНЖК). Суммарное процентное содержание насыщенных (НЖК) и мононенасыщенных (МНЖК) жирных кислот сходно и составляет около 30% для каждой группы. Главными ЖК (более 5%) являются 16:0, 18:0, 16:1n-7, 20:4n-6, 20:5n-3, Δ 7,15-22:2 и 22:6n-3. На их долю приходится 50% от всех обнаруженных ЖК. Суммарное содержание ЖК с нечетным числом атомов углерода (Σ C15, C17) достигает 9%. Эти ЖК широко используют как показатель вклада бактерий в питание животных (Dalsgaard et al., 2003; Kelly, Scheibling, 2012). Относительное содержание Σ C15, C17 довольно высокое, что позволяет предположить их бактериальное происхождение.

Среди МНЖК доминируют ЖК n-7-серии. Суммарное содержание этих ЖК достигает 20%, при этом 12% за счет 16:1n-7. Пальмитолеиновая кислота (16:1n-7) широко распространена в липидах морских организмов. Однако высокое содержание этой ЖК характерно для бактерий и диатомовых микроводорослей. Как следствие, животные, питающиеся бактериями и диатомовыми, также показывают повышенное содержание 16:1n-7 (Dalsgaard et al., 2003; Kelly, Scheibling, 2012). Мононенасыщенные С20, С22 n-7-серии составляют 5% от всех ЖК и, вероятно, синтезируются *Q. malakhovi* de novo путем элонгации 16:1n-7. Интересно отметить, что 20:1n-13 не обнаружена в липидах *Q. malakhovi*. Эту кислоту часто используют как маркер детритофагов (Харламенко и др., 2011; Mansour et al., 2005). Возможно, при высокой доступности короткоцепочечных предшественников (16:1n-7, 18:1n-7) более рационально синтезировать МНЖК С20, С22 n-7-серии путем элонгации (Cook, 1996). Процесс десатурации 20:0 до 20:1n-13 при этом, очевидно, более энергозатратны, так как требуют специфической десатуразы или специфических короткоцепочечных предшественников (Gunstone, 1996).

Неметиленразделенные диеновые ЖК (НМРЖК) составляют 10% от всех ЖК в общих липидах *Q. malakhovi*. Всего было обнаружено пять таких ЖК: $\Delta 5,13-20:2$; $\Delta 7,13-22:2$; $\Delta 7,15-22:2$; $\Delta 7,16-22:2$; $\Delta 7,17-22:2$. Главной из них является $\Delta 7,15-22:2$ (7%). Эта кислота часто встречается в следовых количествах у многих морских животных, но более характерна для моллюсков (Barnathan, 2009). Было продемонстрировано, что моллюски способны сами синтезировать НМРЖК (Zhukova, 1991). Поэтому их часто используют как пищевые маркеры для морских позвоночных, указывающие на питание моллюсками (Budge et al., 2007). Однако следует отметить, что $\Delta 7,15-22:2$ относится к кислотам n-7-серии и, вероятно, синтезируется *Q. malakhovi* из МНЖК С20, С22 n-7-серии. Высокое содержание НМРЖК часто рассматривают как компенсаторное для животных с низким содержанием ПНЖК (Barnathan, 2009). Так, например, у симбиотических моллюсков, получающих питание только за счет симбионтов, обычные ПНЖК n-3 и n-6-серии отсутствуют, но появляются неметиленразделенные (Kharlamenko et al., 2019). Однако в случае с *Q. malakhovi* отмечено высокое содержание ПНЖК.

Главной ЖК в липидах *Q. malakhovi* является эйкозапентаеновая 20:5n-3. Содержание 20:5n-3 сравнимо с таковым у других беспозвоночных из Берингова моря (Oxtoby et al., 2016). Эта кислота считается маркером диатомовых микроводорослей — главных продуцентов в умеренных широтах (Dalsgaard et al., 2003; Jonasdottir, 2019). Животные, питающиеся преимущественно диатомеями, обычно показывают высокое содержание 20:5n-3

и 16:1n-7 (Dalsgaard et al., 2003; Kelly, Scheibling, 2012).

Таким образом, главный вклад в питание *Q. malakhovi* вносят диатомовые водоросли. Это подтверждается также данными по анализу содержимого пищеварительного тракта *Q. malakhovi* (Ezhova et al., 2022). В целом ПНЖК n-3-серии составляют 24% от всех ЖК в липидах, с высокой концентрацией докозагексаеновой 22:6n-3 кислоты. Источником 22:6n-3 могли быть динофлагеллаты (Dalsgaard et al., 2003; Jonasdottir, 2019). Доля другой важной группы ПНЖК n-6-серии составляет около 7%, в основном за счет арахидоновой кислоты 20:4n-6. Кроме того, в составе липидов *Q. malakhovi* присутствуют две необычные ПНЖК: 20:4n-1 и 21:4n-7, прежде обнаруженные у фораминифер (Kharlamenko, 2018). Ранее было показано, что голотурии с высоким содержанием 20:4n-6 используют в пищу органическое вещество, синтезированное фораминиферами (Харламенко и др., 2015). Арахидоновая кислота и эти две необычные кислоты, вероятно, могут быть получены с пищей при питании фораминиферами или другими компонентами бентосной микробной петли (Харламенко и др., 2011; Berge, Barnathan, 2005; Kharlamenko, 2018).

В заключение следует сказать, что *Q. malakhovi* с точки зрения состава жирных кислот представляет собой довольно качественный кормовой объект для других животных, богатый незаменимыми ПНЖК (Parrish, 2009). Полученные данные позволяют полагать, что основными источниками пищи для исследованного вида являются бактерии и диатомовые. Богатая первичная продукция, созданная за счет фотосинтеза в верхних слоях Берингова моря (Springer et al., 1996), обеспечивает достаточно пищи бентосным организмам даже на самых больших глубинах.

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.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Харламенко В.И., Кияшко С.И., Родькина С.А., Имбс А.Б. Идентификация источников пищи морских беспозвоночных из сообщества сублиторальных песков по составу жирных кислот и стабильных изотопов // Биол. моря. 2008. Т. 34. № 2. С. 115–123.
- Харламенко В.И., Кияшко С.И., Родькина С.А., Светашев В.И. Состав жирных кислот и стабильных изотопов у детритофага *Acilainsignis* (Gould, 1861) (Bivalvia):

- Nuculidae): поиск маркеров микробной пищевой сети // Биол. моря. 2011. Т. 37. № 3. С. 191–198.
- Харламенко В.И., Степанов В.Г., Борисовец Е.Э. и др. Состав жирных кислот и питание глубоководных голотурий Охотского моря // Биол. моря. 2015. Т. 41. № 6. С. 418–424.
- Barnathan G. Non-methylene-interrupted fatty acids from marine invertebrates: occurrence, characterization and biological properties // Biochimie. 2009. V. 91. P. 671–678.
- Berge J.P., Barnathan G. Fatty acids from lipids of marine organisms: molecular biodiversity, roles as biomarkers, biologically active compounds, and economical aspects // Adv. Biochem. Eng. Biotechnol. 2005. V. 96. P. 49–125.
- Bligh E.G., Dyer W.J. A rapid method of total lipid extraction and purification // Can. J. Biochem. Physiol. 1959. V. 37. № 8. P. 911–917.
- Budge S.M., Iverson S.J., Koopman H.N. Studying trophic ecology in marine ecosystems using fatty acids: A primer on analysis and interpretation // Mar. Mam. Sci. 2006. V. 22. P. 759–801.
- Budge S.M., Springer A.M., Iverson S.J., Sheffield G. Fatty acid biomarkers reveal niche separation in an Arctic benthic food web // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2007. V. 336. P. 305–309.
- Cook H.W. Fatty acid desaturation and chain elongation in eukaryotes // Biochemistry of lipids and membranes. Amsterdam: Elsevier. 1996. P. 129–152.
- Dalsgaard J., St. John M., Kattner G. et al. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment // Adv. Mar. Biol. London: Academic Press. 2003. V. 46. P. 225–340.
- Ezhova O.V., Lukinykh A.I., Galkin S.V. et al. Deep-sea acorn worms (Enteropneusta) from the Bering Sea with the description of a new genus and a new species of Torquaratoridae dominating soft-bottom communities // Deep-Sea Res. Part II. 2022. V. 195. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2021.105014>
- Gunstone F.D. Fatty acid and lipid chemistry. Dordrecht: Springer Science + Business Media 1996. 252 p.
- Iverson S.J. Tracing aquatic food webs using fatty acids: From qualitative indicators to quantitative determination // Lipids in aquatic ecosystems. 2nd ed. New York: Springer. 2009. V. 12. P. 281–308.
- Jonasdottir S.H. Fatty acid profiles and production in marine phytoplankton // Mar. Drugs. 2019. V. 17. P. 151. <https://doi.org/10.3390/md17030151>
- Jones D.O.B., Alt C.H.S., Priede I.G. et al. Deep-sea surface-dwelling enteropneusts from the Mid-Atlantic Ridge: Their ecology, distribution and mode of life // Deep-Sea Res. Part II. 2013. V. 98. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.05.009>
- Kelly J.R., Scheibling R.E. Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2012. V. 446. P. 1–22.
- Kharlamenko V.I. Abyssal foraminifera as the main source of rare and new polyunsaturated fatty acids in deep-sea ecosystems // Deep-Sea Res. Part II. 2018. V. 154. P. 358–364.
- Kharlamenko V.I., Kiyashko S.I., Sharina S.N. et al. An ecological study of two species of chemosymbiotrophic bivalve molluscs (Bivalvia: Vesicomidae: Pliocardiinae) from the Deryugin Basin of the Sea of Okhotsk using analyses of the stable isotope ratios and fatty acid compositions // Deep-Sea Res. Part I. 2019. V. 150. Art. ID 103058. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2019.06.004>
- Mansour M.P., Holdsworth D.G., Forbes S.E. et al. High contents of 24:6(n-3) and 20:1 (n-13) fatty acids in the brittle star *Amphiura elandiformis* from Tasmanian coastal sediments // Biochem. Syst. Ecol. 2005. V. 33. № 7. P. 659–674.
- Oxtoby L.E., Budge S.M., Iken K. et al. Feeding ecologies of key bivalve and polychaete species in the Bering Sea as elucidated by fatty acid and compound-specific stable isotope analyses // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2016. V. 557. P. 161–175. <https://doi.org/10.3354/meps11863>
- Parrish C.C. Essential fatty acids in aquatic food webs // Lipids in aquatic ecosystems: 2nd ed. New York: Springer. 2009. V. 12. P. 309–326.
- Rybakova E., Galkin S., Gebruk A. et al. Vertical distribution of megafauna on the Bering Sea slope based on ROV survey // PeerJ. 2020. V. 8. Art. ID e8628. <https://doi.org/10.7717/peerj.8628>
- Springer A.M., McRoy C.P., Flint M.V. The Bering Sea Green Belt: shelf-edge processes and ecosystem production // Fish. Oceanogr. 1996. V. 5. P. 205–223.
- Svetashev V.I. Mild method for preparation of 4,4-dimethylloxazoline derivatives of polyunsaturated fatty acids for GC-MS // Lipids. 2011. V. 46. № 5. P. 463–467.
- Zhang J.B., Ren C.L., Zhang H. et al. Review of estimating trophic relationships by quantitative fatty acid signature analysis // J. Mar. Sci. Eng. 2020. V. 8. Art. ID 1030. <https://doi.org/10.3390/jmse8121030>
- Zhukova N.V. The pathway of the biosynthesis of non-methylene-interrupted dienoic fatty acids in mollusks // Comp. Biochem. Physiol. Part B. 1991. V. 100. P. 801–804.

The Fatty Acid Composition of a Deep-Sea Acorn Worm *Quatuoralisia malakhovi* Ezhova et Lukinykh, 2022 (Hemichordata: Enteropneusta)

S. A. Rodkina

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

This study investigates the fatty acid (FA) composition of total lipids in *Quatuoralisia malakhovi* Ezhova et Lukinykh, 2022 (Hemichordata: Enteropneusta), a new species of deep-sea acorn worm that was collected on the slope of the Piip Volcano in the Bering Sea. The data obtained indicate that the main components of lipids in *Q. malakhovi* are fatty acids of bacterial and diatom origin. The food source of the studied species is detritus containing large amounts of not only bacteria, but also diatoms. The results could be used in trophic studies of communities that include Enteropneusta.

Keywords: Enteropneusta, fatty acids, Bering Sea