



ISSN 2499-9768 print

**МОРСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ**

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Том 6 № 4

2021

**МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
MARINE BIOLOGICAL JOURNAL**

*включён в перечень рецензируемых научных изданий, рекомендованных ВАК Российской Федерации,
а также в базу данных Russian Science Citation Index (RSCI).*

*Журнал реферируется международной библиографической и реферативной базой данных Scopus (Elsevier),
международной информационной системой по водным наукам и рыболовству ASFA (ProQuest),
Всероссийским институтом научно-технической информации (ВИНИТИ),
а также Российским индексом научного цитирования (РИНЦ) на базе Научной электронной библиотеки elibrary.ru.
Все материалы проходят независимое двойное слепое рецензирование.*

Редакционная коллегия

Главный редактор

Егоров В. Н., акад. РАН, д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ

Заместитель главного редактора

Солдатов А. А., д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ

Ответственный секретарь

Корнийчук Ю. М., к. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

Адрианов А. В., акад. РАН, д. б. н., проф.,
ННЦМБ ДВО РАН

Азовский А. И., д. б. н., проф., МГУ

Генкал С. И., д. б. н., проф., ИБВВ РАН

Денисенко С. Г., д. б. н., ЗИН РАН

Довгаль И. В., д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ

Зуев Г. В., д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ

Коновалов С. К., чл.-корр. РАН, д. г. н., ФИЦ МГИ

Мильчакова Н. А., к. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

Миронов О. Г., д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ

Неврова Е. Л., д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

Празукин А. В., д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

Руднева И. И., д. б. н., проф., ФИЦ МГИ

Рябушко В. И., д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

Самышев Э. З., д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ

Совга Е. Е., д. г. н., проф., ФИЦ МГИ

Трапезников А. В., д. б. н., ИЭРиЖ УрО РАН

Финенко З. З., д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ

Arvanitidis Chr., D. Sc., HCMR, Greece

Bat L., D. Sc., Prof., Sinop University, Turkey

Ben Souissi J., D. Sc., Prof., INAT, Tunis

Kociolek J. P., D. Sc., Prof., CU, USA

Magni P., PhD, CNR-IAS, Italy

Moncheva S., D. Sc., Prof., IO BAS, Bulgaria

Pešić V., D. Sc., Prof., University of Montenegro,
Montenegro

Zaharia T., D. Sc., NIMRD, Romania

Адрес учредителя, издателя и редакции:

ФИЦ «Институт биологии южных морей
имени А. О. Ковалевского РАН».

Пр. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, РФ.

Тел.: +7 8692 54-41-10. E-mail: mbj@imbr-ras.ru.

Сайт журнала: <https://mbj.marine-research.org>.

Адрес соиздателя:

Зоологический институт РАН.

Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034, РФ.

Editorial Board

Editor-in-Chief

Egorov V. N., Acad. of RAS, D. Sc., Prof., IBSS

Assistant Editor

Soldatov A. A., D. Sc., Prof., IBSS

Managing Editor

Kornyuchuk Yu. M., PhD, IBSS

Adrianov A. V., Acad. of RAS, D. Sc., Prof.,
NSCMB FEB RAS, Russia

Arvanitidis Chr., D. Sc., HCMR, Greece

Azovsky A. I., D. Sc., Prof., MSU, Russia

Bat L., D. Sc., Prof., Sinop University, Turkey

Ben Souissi J., D. Sc., Prof., INAT, Tunis

Denisenko S. G., D. Sc., ZIN, Russia

Dovgal I. V., D. Sc., Prof., IBSS

Finenko Z. Z., D. Sc., Prof., IBSS

Genkal S. I., D. Sc., Prof., IBIW RAS, Russia

Kociolek J. P., D. Sc., Prof., CU, USA

Konovarov S. K., Corr. Member of RAS, D. Sc., Prof.,
MHI RAS, Russia

Magni P., PhD, CNR-IAS, Italy

Milchakova N. A., PhD, IBSS

Mironov O. G., D. Sc., Prof., IBSS

Moncheva S., D. Sc., Prof., IO BAS, Bulgaria

Nevrova E. L., D. Sc., IBSS

Pešić V., D. Sc., Prof., University of Montenegro, Montenegro

Prazukin A. V., D. Sc., IBSS

Rudneva I. I., D. Sc., Prof., MHI RAS, Russia

Ryabushko V. I., D. Sc., IBSS

Samyshev E. Z., D. Sc., Prof., IBSS

Sovga E. E., D. Sc., Prof., MHI RAS, Russia

Trapeznikov A. V., D. Sc., IPAE UB RAS, Russia

Zaharia T., D. Sc., NIMRD, Romania

Zuyev G. V., D. Sc., Prof., IBSS

Founder, Publisher, and Editorial Office address:

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas
of Russian Academy of Sciences.

2 Nakhimov ave., Sevastopol, 299011, Russia.

Тел.: +7 8692 54-41-10. E-mail: mbj@imbr-ras.ru.

Journal website: <https://mbj.marine-research.org>.

Co-publisher address:

Zoological Institute Russian Academy of Sciences.

1 Universitetskaya emb., Saint Petersburg, 199034, Russia.

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2021 Том 6 № 4

Основан в феврале 2016 г.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Выходит 4 раза в год

СОДЕРЖАНИЕ

Научные сообщения

Данцок Н. В., Челебиева Э. С., Минюк Г. С.

Рабочая коллекция живых культур каротиногенных микроводорослей
Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского 3–18

Егоров В. Н., Бобко Н. И., Марченко Ю. Г., Садогурский С. Е.

Содержание биогенных элементов и лимитирование первичной продукции фитопланктона
в акватории ООПТ «Мыс Мартьян» (Чёрное море) 19–30

Железнова С. Н., Геворгиз Р. Г.

Интенсивная культура *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann et Lewin
на питательной среде с гидрокарбонатом натрия 31–38

Капанова Л. Л., Рябушко В. И., Нехорошев М. В., Капанов С. В.

Стероидные гормоны, селен и цинк в биологической системе
гонады — половые продукты — личинки мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. 39–50

Неверова Н. В., Чупаков А. В.

Оценка загрязнения устьевой области реки Северной Двины
методом расчёта фоновых концентраций (Fe, Mn, Zn, Cu, Cd, Pb, Ni) 51–67

Орехова Н. А.

Окислительно-восстановительные условия донных отложений
и характеристики макрозообентоса бухт Круглой и Казачьей (г. Севастополь) 68–86

Руссо Ф., Де Маддалена А.

О наличии короткопёрой серой акулы *Carcharhinus brevipinna* (Müller & Henle, 1839)
(Chondrichthyes: Carcharhinidae) в акватории Мальдив (in Eng.) 87–91

Христофорова Н. К., Литвиненко А. В., Цыганков В. Ю., Ковальчук М. В.

Сравнение микроэлементного состава кеты *Oncorhynchus keta* Walbaum, 1792
из Японского и Охотского морей 92–104

Заметки

Огнистая А. В., Маркина Ж. В.

Углеводы как органический субстрат для микроводоросли *Tisochrysis lutea* (Haptophyta)
в условиях лабораторной культуры 105–107

Хроника и информация

«Изучение водных и наземных экосистем: история и современность».

Международная научная конференция, посвящённая 150-летию СБС — ИнБЮМ
и 45-летию НИС «Профессор Водяницкий» 108–111

Памяти Зосима Зосимовича Финенко (17.11.1938 – 15.11.2021) 112–114

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2021 Vol. 6 no. 4

Established in February 2016

SCIENTIFIC JOURNAL

4 issues per year

CONTENTS

Scientific communications

- Dantsyuk N. V., Chelebieva E. S., and Minyuk G. S.*
Working collection of carotenogenic microalgae living cultures
of A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas (in Russ.) 3–18
- Egorov V. N., Bobko N. I., Marchenko Yu. G., and Sadogurskiy S. Ye.*
Content of nutrients and limitation of phytoplankton primary production
in the specially protected natural area “Cape Martyan” (Black Sea) (in Russ.) 19–30
- Zheleznova S. N. and Gevorgiz R. G.*
Intensive culture of *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann et Lewin
on the nutrient medium with sodium bicarbonate (in Russ.) 31–38
- Kapranova L. L., Ryabushko V. I., Nekhoroshev M. V., and Kapranov S. V.*
Steroid hormones, selenium, and zinc in the gonads – gametes – larvae biological system
of the mussel *Mytilus galloprovincialis* Lam. (in Russ.) 39–50
- Neverova N. V. and Chupakov A. V.*
Assessment of contamination of the estuarine area of the Northern Dvina River
by calculating background concentrations (Fe, Mn, Zn, Cu, Cd, Pb, and Ni) (in Russ.) 51–67
- Orekhova N. A.*
Redox conditions of bottom sediments and macrozoobenthos characteristics
in the Kruglaya and Kazachya bays (Sevastopol) (in Russ.) 68–86
- Russo F. and De Maddalena A.*
On the presence of the spinner shark *Carcharhinus brevipinna* (Müller & Henle, 1839)
(Chondrichthyes: Carcharhinidae) in Maldivian waters 87–91
- Khristoforova N. K., Litvinenko A. V., Tsygankov V. Yu., and Kovalchuk M. V.*
Comparative characteristics of the trace elemental composition
of chum salmon *Oncorhynchus keta* Walbaum, 1792
from the Sea of Japan and the Sea of Okhotsk (in Russ.) 92–104

Notes

- Ognistaya A. V. and Markina Zh. V.*
Carbohydrates as an organic substrate for microalgae *Tisochrysis lutea* (Haptophyta)
under conditions of laboratory culture (in Russ.) 105–107

Chronicle and information

- “Study of Aquatic and Terrestrial Ecosystems: History and Contemporary State”.
International scientific conference dedicated to the 150th anniversary of the SBS – IBSS
and to the 45th anniversary of the research vessel “Professor Vodyanitsky” 108–111
- In memoriam: Zosim Finenko (17.11.1938 – 15.11.2021) 112–114



НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26/.27-113:547.979.8-3

РАБОЧАЯ КОЛЛЕКЦИЯ ЖИВЫХ КУЛЬТУР КАРОТИНОГЕННЫХ МИКРОВОДОРОСЛЕЙ ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ ИМЕНИ А. О. КОВАЛЕВСКОГО

© 2021 г. **Н. В. Данцок, Э. С. Челебиева, Г. С. Минюк**

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация
E-mail: nterent@mail.ru

Поступила в редакцию 15.10.2020; после доработки 02.02.2021;
принята к публикации 29.09.2021; опубликована онлайн 30.11.2021.

В статье приведены сведения о специализированной рабочей коллекции каротиногенных микроводорослей отдела физиологии животных и биохимии Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН» (ФИЦ ИнБЮМ), созданной в рамках научной и прикладной тематик института для исследования механизмов стресс-толерантности у эврибионтных и экстремофильных одноклеточных фототрофов, а также для выявления коммерчески значимых источников высокоценных в медицинском и пищевом отношении кетокаротиноидов группы астаксантина. Коллекция насчитывает 44 штамма микроводорослей различной таксономической и экологической специализации с выраженной способностью к гиперсинтезу вторичных каротиноидов и липидов при экстремальных внешних воздействиях (высыхание, острое голодание, высокая освещённость, температура и солёность, действие токсикантов и др.). Основными способами пополнения фонда являются направленный обмен каротиногенными видами с ведущими российскими и зарубежными коллекциями микроводорослей и собственные полевые сборы в причерноморских зонах Крыма и Кавказа. Большинство штаммов в коллекции — представители двух порядков класса Chlorophyseae [Chlamydomonadales (25 штаммов) и Sphaeropleales (15 штаммов)], так как именно в этих порядках явление вторичного каротиногенеза распространено наиболее широко. Среди них преобладают обитатели эфемерных пресноводных водоёмов, аэрофильные и почвенные микроводоросли. Все штаммы поддерживаются в состоянии альгологически чистых культур при контролируемых условиях на агаризованных минеральных средах. Описания сортов коллекции включают следующие сведения: а) современный таксономический статус вида, верифицированный с учётом обновлённых данных депонирующих коллекций и альгологических баз AlgaeBase и NCBI Taxonomy Browser; б) базионим и известные синонимы вида; в) время и источник поступления штамма в коллекцию; г) фамилию автора, географическое место и биотоп, из которого штамм был изолирован; д) номер штамма в NCBI (если есть); е) питательную среду, на которой штамм поддерживается в коллекции ФИЦ ИнБЮМ. Проанализировано значение коллекции для проведения морфобиологических и физиолого-биохимических исследований особенностей роста, вторичного каротиногенеза и биотехнологического потенциала зелёных микроводорослей.

Ключевые слова: каротиногенные микроводоросли, коллекционное хранение, Chlorophyta, каротиноиды, астаксантин

Под понятием «каротиногенные микроводоросли» подразумевают разнородную по таксономическому и экологическому статусу группу эукариотических водорослей, которым свойственна характерная стрессовая реакция — массивное накопление специфических вторичных (экстрапластидных) каротиноидов, структурно и функционально не связанных с фотосинтезом и выполняющих защитную функцию. По химической структуре такие каротиноиды у большинства микроводорослей являются продуктами ферментативного окисления β -каротина в астаксантин (3,3'-дигидрокси- β , β -каротин-4,4'-дион), протекающего на поверхности цитоплазматических липидных глобул (олеосом). Основное функциональное значение такой стресс-реакции, получившей название «вторичный каротиногенез», заключается в снижении интенсивности окислительного стресса, который неизбежно развивается при острых негативных воздействиях, до уровня, адекватного возможности образования вегетативными клетками стадий покоя, обеспечивающих сохранение их жизнеспособности в экстремальных условиях в течение длительного времени (Shah et al., 2016 ; Solovchenko, 2015).

Выявление у астаксантина и его ближайших предшественников исключительно высокой антиоксидантной и регуляторной активности (Capelli et al., 2019 ; Han et al., 2013) вызвало в конце 1990-х гг. повышенный интерес к проблеме вторичного каротиногенеза у микроводорослей и бум исследований особенностей роста и метаболизма у наиболее яркого продуцента астаксантина — планктонной зелёной микроводоросли *Haematococcus pluvialis* Flotow (Chlorophyceae, Chlamydomonadales), которая стала классическим модельным объектом в этом направлении и первым видом, введённым в промышленную культуру в качестве источника водорослевого астаксантина. Основные результаты многочисленных исследований различных аспектов жизнедеятельности и массового культивирования *H. pluvialis*, выполненных за последние 20 лет в разных странах, обобщены в ряде широко известных обзоров, которые служат ориентиром в непрерывно растущем потоке информации по данной проблеме (Lemoine & Schoefs, 2010 ; Li et al., 2011 ; Shah et al., 2016 ; Solovchenko, 2015 ; Zhang et al., 2020).

Выявленные на примере *H. pluvialis* закономерности вторичного каротиногенеза многие авторы экстраполируют на все группы каротиногенных микроводорослей без учёта их происхождения и особенностей биологии, что может быть справедливо лишь отчасти из-за недостаточности надёжных фактических данных по другим видам. Перечни каротиногенных микроводорослей, встречающиеся в обзорных публикациях, содержат, как правило, не более 10–15 наименований единичных представителей 5–7 родов класса Chlorophyceae (*Chlorella*, *Coelastrella*, *Scenedesmus*, *Ankistrodesmus*, *Chlorococcum* и др.), а экспериментальные данные, характеризующие специфику вторичного каротиногенеза у таких видов и их потенциал в качестве источников астаксантина, пока немногочисленны и эпизодичны (литературные ссылки на эти работы можно найти в перечисленных выше обзорах).

На самом деле явление вторичного каротиногенеза у микроводорослей в природе распространено значительно шире и характерно для представителей двух отделов (Chlorophyta и Euglenophyta) и пяти классов водорослей (Chlorophyceae, Trebouxiophyceae, Eustigmatophyceae, Ulvophyceae и Euglenophyceae). В подавляющем большинстве случаев это аэрофильные и почвенные виды, фикобионты эпилитных лишайников, планктонные обитатели пересыхающих эвтрофных водоёмов, криофильные обитатели снега и льда и др., многократно переживающие в ходе годовых циклов такие остроэкстремальные состояния, как голодание, обезвоживание, высокая УФ-облучённость и температура и др. (Минюк, 2020). Ростовые характеристики в культуре, а также особенности физиолого-биохимических и молекулярно-генетических механизмов индукции и регуляции биосинтеза астаксантина у большинства таких видов изучены пока крайне слабо, хотя среди них, судя по высокой экологической пластичности наземных видов, могут оказаться высокопродуктивные и неприхотливые в массовом производстве источники астаксантина и близких ему по структуре и биологической активности кетокаротиноидов.

Одним из пионеров исследований физиологии и метаболизма продуцентов астаксантина на постсоветском пространстве является Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского (ФИЦ ИнБЮМ). Базовым условием и инструментом развития этого направления было создание собственного экспериментального фонда живых культур (рабочей коллекции) каротиногенных микроводорослей. Основные принципы его комплектации состоят в следующем: водоросли должны представлять наиболее массовые таксоны и экологические группы продуцентов астаксантина, иметь надёжно установленный таксономический статус и храниться в идентичных, строго контролируемых условиях. Начало формирования коллекции относится к 2002 г., когда из Ботанического института имени В. Л. Комарова РАН от В. М. Андреевой был получен и введён в лабораторную культуру первый штамм *Haematococcus pluvialis* Flotow (LABIK 927-1). В настоящее время коллекция насчитывает 44 штамма каротиногенных Chlorophyceae, является структурной частью общей коллекции живых культур микроводорослей ФИЦ ИнБЮМ (акроним — IBSS; регистрационный номер в World Data Centre for Microorganisms — 1201) (World Data Centre for Microorganisms, 2021) и имеет внутренний идентификатор IBSSca. С 2017 г. коллекция IBSS включена в национальный банк-депозитарий живых систем «Ноев ковчег» (проект МГУ имени М. В. Ломоносова по созданию многофункционального сетевого хранилища биологического материала). ID коллекции в базе «Ноев ковчег» — IBSS-ALGAE (Микроорганизмы и грибы, 2020).

Основными способами пополнения фонда IBSSca являются направленный обмен каротиногенными видами с ведущими российскими и зарубежными коллекциями (их перечень приведён в разделе «Материал и методы») и собственные полевые сборы в причерноморских районах Крыма и Кавказа (Данцюк и др., 2015 ; Chelebieva et al., 2018). Большинство штаммов принадлежит к двум порядкам класса Chlorophyceae [Chlamydomonadales (25 штаммов) и Sphaeropleales (15 штаммов)], в которых явление вторичного каротиногенеза представлено наиболее широко. Среди них преобладают обитатели эфемерных пресноводных водоёмов, аэрофильные и почвенные виды. Кроме того, в коллекции поддерживаются 4 штамма галофильной микроводоросли *Dunaliella salina* (Dunal) Teodoresco, 1905, изолированных из крымских гиперсолёных озёр сотрудниками ФИЦ ИнБЮМ. Этот вид отличается особой формой вторичного каротиногенеза: конечным продуктом является β-каротин (Ben-Amotz & Avron, 1990).

Особенностями некоторых штаммов, полученных нами из российских и украинских коллекций, являются их европейское и американское происхождение, многолетний срок коллекционного хранения (до 100 лет в отдельных случаях) и многоступенчатый путь передачи из депонирующих коллекций в фонды стран СНГ. Отдельные штаммы изолированы в Китае, получены непосредственно из Института гидробиологии Китайской академии наук (АН) и в других российских коллекциях отсутствуют. Часть штаммов изолирована нами из полевых образцов самостоятельно.

Все штаммы имеют электронные паспорта, включающие следующие сведения: а) современный таксономический статус вида, верифицированный с учётом обновлённых данных депонирующих коллекций и альгологических баз AlgaeBase (<https://www.algaebase.org/>) и NCBI Taxonomy Browser (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/>); б) базионим и известные синонимы вида; в) время и источник поступления штамма в коллекцию ФИЦ ИнБЮМ; г) фамилию автора, время, географическое место и биотоп, из которого был изолирован природный образец; д) идентификаторы (ID) нуклеотидных последовательностей в базе NCBI (если есть); е) питательную среду, на которой поддерживается штамм в коллекции ФИЦ ИнБЮМ.

Необходимо также отметить, что у каротиногенных микроводорослей биосинтез астаксантина всегда сопряжён с массивным накоплением нейтральных липидов, пригодных для получения высококачественного биотоплива, поэтому такие виды могут служить источниками сразу двух

весьма востребованных рынком продуктов (Minyuk et al., 2017, 2020 ; Solovchenko, 2015). Это обстоятельство существенно расширяет границы исследований и практического использования вариантов коллекции IBSSca.

Целью данной работы было распространить информацию об имеющихся в ФИЦ ИнБЮМ пресноводных и наземных штаммах микроводорослей — активных продуцентов астаксантина и липидов среди специалистов соответствующего профиля для расширения научных связей и сотрудничества в области фундаментальных и прикладных проблем альгологии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сведения о коллекциях, предоставивших ФИЦ ИнБЮМ штаммы каротиногенных микроводорослей. Акронимы коллекций, их ведомственная принадлежность, регистрационные номера в World Data Centre for Microorganisms (WDCM), ссылки на сайты и каталоги коллекций приведены в табл. 1.

Таблица 1. Сведения о коллекциях живых культур, предоставивших штаммы каротиногенных микроводорослей

Table 1. Data on the collections of living cultures, that provided strains of carotenogenic microalgae

Акроним коллекции	Название, научная организация, страна	№ в WDCM	Сайт или каталог коллекции	Количество штаммов, переданных в ФИЦ ИнБЮМ
ACKU	Коллекция культур водорослей Киевского национального университета имени Тараса Шевченко (КНУ), Украина	994	https://biology.univ.kiev.ua/ (Костіков и др., 2009)	14
CALU	Коллекция цианобактерий, водорослей и паразитов водорослей Санкт-Петербургского государственного университета (СПбГУ), Россия	461	https://researchpark.spbu.ru/collection-ccem-rus/1628-ccem-kollekciya-calu-rus	5
IPPAS	Коллекция микроводорослей и цианобактерий Института физиологии растений имени К. А. Тимирязева РАН (ИФР), Россия	596	http://cellreg.org/catalog/	4
FACHB	Коллекция пресноводных микроводорослей Института гидробиологии Китайской академии наук (The Freshwater Algae Culture Collection at the Institute of Hydrobiology), г. Ухань, Китай	873	http://algae.ihb.ac.cn/english/Cultrues.aspx	4
UTEX	Коллекция культур водорослей Техасского университета (The Culture Collection of Algae at the University of Texas), г. Остин, США	606	http://www.utex.org	2
PLY	Коллекция культур морской биологической ассоциации (The Marine Biological Association Culture Collection), г. Плимут, Великобритания	128	https://www.mba.ac.uk/facilities/culture-collection	1

Районы сбора полевых образцов. Собственные штаммы микроводорослей выделяли из полевых образцов, собранных в трёх локальных климатических зонах Причерноморья (зонах влажных субтропиков, морского умеренно-континентального климата и высокогорья Центрального Кавказа), а также в зоне арктического климата (архипелаг Шпицберген). Детальная информация о биотопах и географических местах изолирования штаммов из природной среды приведена в разделе «Систематический список...».

Получение чистых культур и идентификация микроводорослей. Большинство собственных штаммов были изолированы из сухих оранжево-красных или жёлто-бурых налётов на камнях или стенках различных ёмкостей для воды и представляли собой зрелые покоящиеся стадии микроводорослей (апланоспоры или цисты). Это обстоятельство существенно облегчало получение альгологически чистых культур микроводорослей, так как сухие образцы, подвергавшиеся открытому солнечному облучению, практически не содержали сопутствующих видов. Частицу образца помещали в лунку предметного стекла и смачивали каплей дистиллированной воды; затем под микроскопом МБС-10 или биноклем XS-6320 (Ningbo Shengheng, Китай) при помощи препаровальной иглы и микропипетки изолировали отдельные клетки в стеклянную пробирку, содержащую 0,5–1,0 мл разведённой в 2–3 раза стерильной питательной среды BBM. Пробирку закрывали ватно-марлевой пробкой и оставляли на несколько дней при комнатной температуре и сумеречном свете для прорастания спор и накопления вегетативных клеток. Дальнейшую очистку образца проводили стандартным методом посева штрихом на агаризованные среды (1,5–2,0 %) в чашках Петри (Темралеева и др., 2014 ; Brand et al., 2013).

Таксономическую идентификацию водорослей осуществляли по морфометрическим и биологическим признакам с использованием определителей (Андреева, 1998 ; Анисимова и Гололобова, 2006 ; Дедусенко-Щеголева и др., 1959), а также по результатам молекулярно-генетического анализа фрагментов нуклеотидных последовательностей ядерного гена 18S рРНК и внутреннего транскрибируемого спейсера ITS2. Генетический анализ включал процедуры выделения суммарной ДНК, амплификацию целевых фрагментов, их электрофоретическую детекцию и очистку перед следующим этапом — секвенированием, предварительный анализ и поиск гомологов при помощи алгоритма BLAST в базе данных GenBank (NCBI), построение множественного выравнивания, подбор эволюционной модели и построение филогенетического дерева (Челебиева та Скребовська, 2013 ; Chelebieva et al., 2018 ; Minyuk et al., 2017).

Условия хранения культур микроводорослей. Альгологически чистые штаммы микроводорослей поддерживаются в коллекции в активно вегетирующем состоянии методом субкультуры на скошенных агаризованных (1,5–2,0 %) питательных средах (Гайсина и др., 2008 ; Темралеева и др., 2014 ; Brand et al., 2013 ; Lourenço, 2020), в зависимости от биологических особенностей вида (Ben-Amotz et al., 1982 ; Bischoff & Bold, 1963 ; Fučíková & Lewis, 2012) (табл. 2).

Агаровые косяки (по две повторности на каждый штамм) хранятся при контролируемых условиях в модифицированной холодильной витрине Snaige, оснащённой люминесцентными лампами Feron DL 20W T4 6400K (Россия) и двумя дополнительными терморегуляторами (тип F/2000, производитель FTWOF PRODIGY), при температуре +12...+14 °С и непрерывном освещении в 2000 лк.

Пересевы культур выполняются по графику через каждые 2–3 месяца (в зависимости от скорости роста водорослей) с соблюдением всех необходимых асептических приёмов (Темралеева и др., 2014 ; Brand et al., 2013) и включают два этапа: 1) перенесение покрасневших пальмеллоидных клеток с агаровых косяков в соответствующие жидкие питательные среды для получения активно делящихся вегетативных клеток; 2) посев молодых вегетативных клеток на свежие агаровые косяки. Наилучший рост водорослей на твёрдых средах отмечен при использовании агар-агара для микробиологических целей (изготовитель Laboratorios Conda, Испания).

Текущий контроль за функциональным состоянием жидких культур на стадии пересева (альгологической чистотой, скоростью деления клеток, их формой и размерами, содержанием хлорофилла, долей жизнеспособных клеток в культуре и др.) осуществляется теми же методами, что и в наших экспериментальных исследованиях с использованием камеры Горяева («МиниМед», Россия), светового микроскопа Leica DM1000 (Германия), цифровой камеры Leica Microsystem AG (Германия), компьютерной программы ImageJ и проточного цитофлуориметра Cytomics FC 500 Beckman Coulter (США) (Минюк и др., 2016 ; Челебиева и др., 2013 ; Чубчикова и др., 2011 ; Chelebieva et al., 2018 ; Minyuk et al., 2014, 2017).

Таблица 2. Состав питательных сред для коллекционного хранения каротиногенных микроводорослей

Table 2. Nutrient media composition for carotenogenic microalgae collection storage

Реагент	Питательная среда		
	ОНМ (Fábregas et al., 2000)	ВВМ (Bischoff & Bold, 1963)	Ben-Amotz (Ben-Amotz & Avron, 1990)
KNO ₃	410 мг·мл ⁻³		505 мг·мл ⁻³
NaNO ₃		250 мг·мл ⁻³	
CaCl ₂ ·2H ₂ O	110,9 мг·мл ⁻³	25 мг·мл ⁻³	
CaCl ₂			22,2 мг·мл ⁻³
FeC ₆ H ₅ O ₇ ·5H ₂ O	2,62 мг·мл ⁻³		
FeCl ₃			0,325 мг·мл ⁻³
FeSO ₄ ·7H ₂ O		4,98 мг·мл ⁻³	
MgSO ₄ ·7H ₂ O	246,5 мг·мл ⁻³	75 мг·мл ⁻³	
MgSO ₄			600 мг·мл ⁻³
Na ₂ EDTA			1,86 мг·мл ⁻³
Na ₂ HPO ₄	30 мг·мл ⁻³		
NaHCO ₃			4,2 мг·мл ⁻³
K ₂ HPO ₄		75 мг·мл ⁻³	
KH ₂ PO ₄		175 мг·мл ⁻³	27,2 мг·мл ⁻³
MnSO ₄ ·H ₂ O	0,85 мг·мл ⁻³		
MnCl ₂			0,882 мг·мл ⁻³
ZnSO ₄ ·7H ₂ O		8,82 мг·мл ⁻³	
ZnCl ₂			0,136 мг·мл ⁻³
CuCl ₂			0,945 мг·мл ⁻³
CuSO ₄ ·5H ₂ O	0,012 мг·мл ⁻³	1,57 мг·мл ⁻³	
Na ₂ MoO ₄ ·2H ₂ O	0,12 мг·мл ⁻³		
(NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂₄			1,164 мг·мл ⁻³
MoO ₃		0,71 мг·мл ⁻³	
CoCl ₂ ·6H ₂ O	0,011 мг·мл ⁻³		
CoCl ₂			0,130 мг·мл ⁻³
Co(NO ₃) ₂ ·6H ₂ O		0,49 мг·мл ⁻³	
Cr ₂ O ₃	0,076 мг·мл ⁻³		
SeO ₂	0,005 мг·мл ⁻³		
H ₃ BO ₃		11,42 мг·мл ⁻³	
KOH		31 мг·мл ⁻³	
NaCl		25 мг·мл ⁻³	58,5 мг·мл ⁻³
Биотин	25 мкг·мл ⁻³		
Витамин В ₁	17,5 мкг·мл ⁻³		
Витамин В ₁₂	15 мкг·мл ⁻³		

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Систематический список и описание штаммов рабочей коллекции каротиногенных микроводорослей IBSS.**Класс Chlorophyceae.**

1. *Deasonia granata* (Starr) Ettl & Komárek, 1982. **Штамм IBSS-11.** Chlamydomonadales, Actinochloridaceae. Получен в 2006 г. из коллекции СПбГУ как *Chlorococcum granatum* CALU-859 = ССАР-213-1а. Изолировал Е. Г. Pringsheim в 1928 г. из почвы в окрестностях г. Праги (Чехия). Базионим: *Chlorococcum humicolum*. Субкультуры: SAG 213-1а; UTEX 116 (как *Neosporiocolobus granatum* Deason, 1971). Идентификаторы нуклеотидных последовательностей в GenBank (GenBank IDs): KM020105; MK541716. Среда: BBM + агар.
2. *Deasonia granata* (Starr) Ettl & Komárek, 1982. **Штамм IBSS-94.** Chlamydomonadales, Actinochloridaceae. Получен из коллекции КНУ в 2009 г. как штамм АСКУ 566-06. Изолировал Е. Г. Pringsheim из почвы в окрестностях г. Праги, предположительно до 1928 г. Гетеротипические синонимы: *Chlorococcum multinucleatum* Starr, 1955; *Neosporiocolobus granatum* Deason, 1971. Депонирован в SAG (213-1а). Субкультуры: ССАР 213/1А; UTEX 116 (как *Neosporiocolobus granatum* Deason, 1971). GenBank ID: KM020105. Среда: BBM + агар.
3. *Tetracystis* sp. / (*Macrochloris* sp.?). **Штамм IBSS-95.** Chlamydomonadales, Chlorococcaceae/Actinochloridaceae. Получен из коллекции КНУ в 2009 г. как штамм АСКУ 170-02. Изолировал из почвы хвойного леса И. Ю. Костиков в Арденнах, Вильц, около г. Канндорф, массив Гайшт (Люксембург). Среда: BBM + агар.
4. *Bracteacoccus giganteus* Bischoff et Bold, 1963. **Штамм IBSS-96.** Sphaeropleales, Bracteacoccaceae. Получен из коллекции КНУ в 2009 г. как штамм АСКУ 461-06. Выделил И. Ю. Костиков (В-145) в 1996 г. из кислого коричневого грунта в Бельгии (Высокие Арденны, экспериментальный полигон Wagoneu, еловый лес). Депонировал И. Ю. Костиков. Среда: BBM + агар.
5. *Bracteacoccus minor* (Chodat) Petrová, 1931. **Штамм IBSS-97.** Sphaeropleales, Bracteacoccaceae. Получен из коллекции КНУ в 2009 г. как штамм АСКУ 506-06. Депонирован в SAG (221-1). Изолировал из почвы R. Chodat в 1913 г. Субкультуры: ССАР 221/1; UTEX 66. Базионим: *Botrydiopsis anglica* Fritsch et John, 1942; *Botrydiopsis minor* Schmidle ex Chodat, 1913; *Dictyococcus minor* (Schmidle) Pascher, 1937. GenBank IDs: KF673367; KT199253.1. Среда: BBM + агар.
6. *Bracteacoccus* sp. **Штамм IBSS-104.** Sphaeropleales, Bracteacoccaceae. Получен из коллекции КНУ в 2011 г. как штамм АСКУ 65-02. Изолировал И. Ю. Костиков из почвы дубового леса в 1996 г. в Бельгии (Высокие Арденны, экспериментальный полигон Wagoneu, пробная точка QL-120, образец В-25). Депонировал И. Ю. Костиков. Среда: BBM + агар.
7. *Chromochloris zofingiensis* (Dönnz) Fučíková & L. A. Lewis, 2012. **Штамм IBSS-20.** Sphaeropleales, Chromochloridaceae. Получен из коллекции СПбГУ в 2006 г. как *Chlorella zofingiensis* Dönnz, 1933, штамм CALU-190. Изолирован из почвы в окрестностях Цофингена (Швейцария). Таксономический статус изменён по результатам молекулярно-генетического анализа (Fučíková & Lewis, 2012). Субкультуры: ССАР-211/14 = САУР Н 1905 = UTEX 32 = SAG 211-14 = АТСС 30412. Гомотипические синонимы: *Chlorella zofingiensis* Dönnz, 1934; *Muriella zofingiensis* (Dönnz) Hindák, 1982; *Mychonastes zofingiensis* (Dönnz) Kalina & Puncová, 1987. GenBank IDs: GU827478.1; HQ902940; KR904902; KP645230; HQ902932; HQ902929. Среда: BBM + агар.
8. *Chlamydomonas* cf. *debaryana* Goroschankin, 1981. **Штамм IBSS-105.** Chlamydomonadales, Chlamydomonadaceae. Получен из коллекции КНУ в 2011 г. как штамм АСКУ 45-02.

- Изолировал Э. Н. Демченко в Черкасской обл. (с. Пекари, Каневский р-н, Украина) из лужи на грунтовой дороге. Депонировал Э. Н. Демченко. В международных альгологических базах AlgaeBase и NCBI Taxonomy Browser *Chlamydomonas debaryana* Goroschankin, 1891 в настоящее время рассматривается как *Edaphochlamys debaryana* (Goroschankin) Pröschold & Darienko, 2018 (Pröschold et al., 2018). Среда: BBM + агар.
9. *Chlamydomonas montana* Romanenko, 1999. **Штамм IBSS-106.** Chlamydomonadales, Chlamydomonadaceae. Получен из коллекции КНУ в 2011 г. как штамм АСКУ 167-03. Изолировал Э. Н. Демченко в 2002 г. из трещин гранитных выходов в региональном ландшафтном парке «Гранитно-степное Побужье», урочище Гард (г. Южноукраинск, Николаевская обл., Украина). Депонировал Э. Н. Демченко. Среда: BBM + агар.
 10. *Chlamydomonas* sp. **Штамм IBSS-88.** Chlamydomonadales, Chlamydomonadaceae. Штамм изолировали в 2006 г. И. Н. Чубчикова и Н. В. Данцюк из пресноводного родникового водоёма в окрестностях г. Севастополя (пос. Сахарная Головка). Выделила в чистую культуру и идентифицировала Н. В. Данцюк. Среда: BBM + агар.
 11. *Ettlia carotinsa* Komárek, 1989. **Штамм IBSS-98.** Chlamydomonadales, Chlamydomonadales incertae sedis. Получен из коллекции КНУ в 2009 г. как штамм АСКУ 573-06. Изолировал F. Mainx, предположительно до 1954 г., из почвы в Чехии. Депонировал в SAG (213-4) E. G. Pringsheim в 1954 г. Гетеротипические синонимы: *Chlorococcum wimmeri* Rabenhorst; *Neochloris wimmeri* (Hilse) P. A. Archibald & Bold; *Protococcus wimmeri* Hilse. Субкультуры: ССАР 213/4; UTEX 113. GenBank IDs: KR181935; KR181934; GU292342. Среда: BBM + агар.
 12. *Neosporiococcum gelatinosum* (Archibald & Bold) Ettl & Gärtner, 1987. **Штамм IBSS-99.** Chlamydomonadales, Chlorococcaceae. Получен из коллекции КНУ в мае 2009 г. как штамм АСКУ 631-06 (15 K1A). Изолировал P. A. Archibald, предположительно до 1970 г., из почвы торфяного болота в округе Элхарт (штат Индиана, США). Депонировал в SAG (64.80) P. A. Archibald, предположительно до 1980 г. По молекулярным данным SAG и (Kawasaki et al., 2015) идентифицирован как *Chlorococcum oleofaciens* Trainor & Bold, 1954. Базионим: *Chlorococcum gelatinosum* Archibald et Bold, 1970. Субкультура: UTEX 1773. GenBank IDs: KX147356; KM020103; JN968584; KX782323; AB983631; AB983613. Среда: BBM + агар.
 13. *Pseudosporiococcum protococcoides* Gromov & Mamkaeva, 1974. **Штамм IBSS-10.** Chlamydomonadales, Chlorococcaceae. Получен из коллекции СПбГУ в марте 2006 г. как штамм CALU-221. Изолировал Б. В. Громов в 1962 г. из поверхностного слоя почвы в окрестностях г. Севастополя. GenBank ID: KU057947. Среда: BBM + агар.
 14. *Sporiochloris spongiosa* (Vischer) Starr, 1955. **Штамм IBSS-100.** Chlamydomonadales, Chlorococcaceae. Базионим: *Asterococcus spongiosus* Vischer, 1945. Получен из коллекции КНУ в 2009 г. как штамм АСКУ 649-06, Vischer 318. Изолировал из почвы W. Vischer в 1942 г. в Нижнем Энгадине (Швейцария). Депонировал в SAG (280-2b) E. G. Pringsheim в 1954 г. Субкультуры: ССАР 3/1; UTEX 1. GenBank IDs: KR607497; MK541715; AF395511; U34776.1. Среда: BBM + агар.
 15. *Chlorosarcinopsis sf dissociata* Herndon, 1958. **Штамм IBSS-107.** Chlamydomonadales, Chlorosarcinaceae. Получен из коллекции КНУ в 2011 г. как штамм АСКУ 309-04. Сведения о происхождении штамма в каталогах АСКУ отсутствуют. Среда: BBM + агар.
 16. *Dunaliella salina* (Dunal) Teodoresco, 1905. **Штамм IBSS-79.** Chlamydomonadales, Dunaliellaceae. Изолировал в 2006 г. Н. В. Шадрин из солёного озера на мысе Херсонес в окрестностях г. Севастополя. Выделила в чистую культуру и определила Н. В. Данцюк. Среда: Ven-Amotz + агар.

17. *Dunaliella salina* (Dunal) Teodoresco, 1905. **Штамм IBSS-92**. Chlamydomonadales, Dunaliellaceae. Изолировал А. Б. Боровков в 2008 г. из солёного озера Донузлав (Республика Крым, Россия). Выделила в чистую культуру и определила Н. В. Данцюк. Среда: Ben-Amotz + агар.
18. *Dunaliella salina* (Dunal) Teodoresco, 1905. **Штамм IBSS-86**. Chlamydomonadales, Dunaliellaceae. Изолировал Н. В. Шадрин в 2008 г. из солёного озера Сиваш (у западного берега) (Краснопереконский р-н, Республика Крым). Выделила в чистую культуру и определила Н. В. Данцюк. Среда: Ben-Amotz + агар.
19. *Dunaliella salina* (Dunal) Teodoresco, 1905. **Штамм IBSS-78**. Chlamydomonadales, Dunaliellaceae. Изолировала Т. А. Кухарева в мае 2017 г. из солёного озера Кояшское (юг Керченского п-ова, Республика Крым). Выделила в чистую культуру и определила Н. В. Данцюк. Среда: Ben-Amotz + агар.
20. *Dunaliella tertiolecta* Butcher, 1959. **Штамм IBSS-87**. Chlamydomonadales, Dunaliellaceae. Штамм получен в январе 2003 г. из коллекции водорослей турецкого Института морских наук (г. Эрдемли) как PLY-83. Аутентичный штамм депонирован в Коллекции культур морских водорослей Морской биологической ассоциации (г. Плимут, Великобритания). Штамм изолировал В. Фьуп в 1928 г. в заливе Осло-фьорд (Атлантический океан) у побережья Юго-Восточной Норвегии. Субкультуры: CCAP19/6B; UTEX LB999; CCMP364. GenBank IDs: AY572957; NM243579; HQ828109; JF260981; KJ094612; KJ756820. Среда: Ben-Amotz + агар.
21. *Haematococcus pluvialis* Flotow, 1844. **Штамм IBSS-16**. Chlamydomonadales, Haematococcaceae. Получен в 2002 г. из коллекции культур зелёных водорослей лаборатории альгологии Ботанического института имени В. Л. Комарова РАН от В. М. Андреевой как штамм LABIK 927-1 (Mainx). Выделен в Чехии. Точное время и место выделения неизвестны. Идентичен штамму CALU-79 *Chlorococcum wimmeri* Rabenhorst by Mainx = *Haematococcus pluvialis* Flotow emend. Wille; Coll. Pringsheim, Praha, A-93. Синоним: *Haematococcus lacustris* (Girod-Chantrons) Rostafinski, 1875 (Nakada & Ota, 2016). Среда: ОНМ + агар.
22. *Haematococcus pluvialis* Flotow, 1844. **Штамм IBSS-18**. Chlamydomonadales, Haematococcaceae. Штамм изолировала Г. С. Минюк в 2003 г. в окрестностях г. Адлера из красновато-бурого налёта на стенках пустого бассейна для культивирования *Arthrospira platensis* на предприятии «ООО АгроВиктория» (Имеретинская низменность, пос. Весёлое-Псоу, Адлерский р-н, Краснодарский край). Географические координаты района — 43°25'07"N, 40°00'09"E; высота над уровнем моря — 7 м. В чистую культуру выделила О. А. Галатонина. Синоним: *Haematococcus lacustris* (Girod-Chantrons) Rostafinski, 1875. GenBank ID: KU193764.1. Среда: ОНМ + агар.
23. *Haematococcus pluvialis* Flotow, 1844. **Штамм IBSS-17**. Chlamydomonadales, Haematococcaceae. Получен из коллекции ИФР в 2004 г. как штамм IPPAS H-239. В коллекцию IPPAS передан из коллекции Чехословацкой академии наук (ЧСАН) в 1958 г. как штамм А-63, Прага, Prát. Изолировал W. Vischer в 1923 г. в Швейцарии (Ботанический сад Базельского университета); депонировал в коллекцию SAG (34-1d) в 1954 г. E. G. Pringsheim. Субкультуры: CCAP 34/1D = CALU-333 = JSBG BS-2. Синоним: *Haematococcus lacustris* (Girod-Chantrons) Rostafinski, 1875. GenBank IDs: KC153467; MG022681. Среда: ОНМ + агар.
24. *Haematococcus pluvialis* Flotow, 1844. **Штамм IBSS-73**. Chlamydomonadales, Haematococcaceae. Получен в 2007 г. из коллекции Института гидробиологии Китайской АН как штамм FACHB-712. Изолирован в 2007 г. из озера Донху (г. Ухань, провинция Хубэй, Китай). Синоним: *Haematococcus lacustris* (Girod-Chantrons) Rostafinski, 1875. Среда: ОНМ + агар.

25. *Haematococcus pluvialis* Flotow, 1844. **Штамм IBSS-74.** Chlamydomonadales, Haematococcaceae. Изолировал Н. В. Шадрин в 2008 г. в районе Центрального Кавказа из лужицы подтаявшего снега на левом ледниковом склоне ущелья Безенги (Миссес-Кош, Кабардино-Балкария). Географические координаты района — 43°03'25"N, 43°05'49"E; высота над уровнем моря — 2200 м. В чистую культуру выделила Н. В. Данцюк. Синоним: *Haematococcus lacustris* (Girod-Chantrons) Rostafinski, 1875. GenBank ID: KU193763.1. Среда: ОНМ + агар.
26. *Haematococcus pluvialis* Flotow, 1844. **Штамм IBSS-75.** Chlamydomonadales, Haematococcaceae. Изолировала И. Н. Дробецкая в 2008 г. в г. Севастополе из красно-бурого осадка на дне ёмкости для воды (балкон многоэтажного жилого дома). Географические координаты района — 44°36'00"N, 33°32'00"E; высота над уровнем моря — 232 м. В чистую культуру выделила Н. В. Данцюк. Синоним: *Haematococcus lacustris* (Girod-Chantrons) Rostafinski, 1875. GenBank ID: KU193762.1. Среда: ОНМ + агар.
27. *Haematococcus pluvialis* Flotow, 1844. **Штамм IBSS-108.** Chlamydomonadales, Haematococcaceae. Изолировал Д. А. Давыдов в 2011 г. на о-ве Северо-Восточная Земля (архипелаг Шпицберген, Норвегия) из бассейна с красным налётом на гальке (глубина 0,1 м). Материал был получен в 2015 г. Выделила в чистую культуру в 2017 г. Н. В. Данцюк. Синоним: *Haematococcus lacustris* (Girod-Chantrons) Rostafinski, 1875. Среда: ОНМ + агар.
28. *Haematococcus pluvialis* Flotow, 1844. **Штамм IBSS-111.** Chlamydomonadales, Haematococcaceae. Изолировала И. Н. Чубчикова в 2018 г. в г. Севастополе (Максимова дача) из красно-бурого налёта на стенках пластиковой ёмкости для воды. В чистую культуру выделила Н. В. Данцюк. Синоним: *Haematococcus lacustris* (Girod-Chantrons) Rostafinski, 1875. Среда: ОНМ + агар.
29. *Neochloris oleoabundans* S. Chantanachat & H. C. Bold, 1962. **Штамм IBSS-101.** Sphaeropleales, Neochloridaceae. Получен в 2009 г. от ООО «Ихляс-Агро-Энергия» (г. Саки, Республика Крым) как штамм из коллекции UTEX, номер неизвестен. Изолировал S. Chantanachat в 1958–1962 гг. в Саудовской Аравии в песчаных дюнах пустыни Руб-эль-Хали. Депонировал в коллекцию UTEX H. C. Bold в 1962 г. Синоним: *Ettlia oleoabundans* (S. Chantanachat & H. C. Bold) J. Komárek, 1989 (Chlorophyceae; Chlamydomonadales; Chlamydomonadales incertae sedis) (Komárek, 1989). GenBank IDs: KX350066; JX978410. Данные по сборке генома и транскриптома в GenBank: PRJNA412701; PRJNA354501; PRJNA305197; PRJNA297494; PRJNA79207. Среда: BBM + агар.
30. *Coelastrella rubescens* Kaufnerová & Eliás, 2013. **Штамм IBSS-12.** Sphaeropleales, Scenedesmaceae, Coelastroideae. Получен в 2006 г. из коллекции ИФР как *Scotiellopsis rubescens* Vinatzer, 1975, штамм IPPAS H-350. В ИФР поступил в 1988 г. из Ботанического института Инсбрукского университета от J. Lukavský как штамм Vinatzer/Insbruck V195 (CCALA 475). Изолировал G. Vinatzer в 1988 г. из почвы в Доломитовых Альпах (Южный Тироль, Италия). GenBank ID: KT962984.1. Среда: BBM + агар.
31. *Coelastrella* sp. **Штамм IBSS-112.** Sphaeropleales, Scenedesmaceae, Coelastroideae. Получен из филиала Тегеранского университета как штамм KNUA037 в 2020 г. Выделен на побережье Каспийского моря (г. Нур-Султан, Казахстан). GenBank ID: KT883911. Среда: BBM + агар.
32. *sf Scotiellopsis* sp. **Штамм IBSS-109.** Sphaeropleales, Scenedesmaceae, Coelastroideae. Получен из коллекции КНУ в 2011 г. как штамм АСКУ 144-02. В коллекции АСКУ информация о происхождении штамма отсутствует. Среда: BBM + агар.

33. *Acutodesmus dimorphus* (Turpin) P. M. Tsarenko, 2001. **Штамм IBSS-89**. Sphaeropleales, Scenedesmaceae. Изолировали Н. В. Данцюк и И. Н. Чубчикова в 2006 г. из пресноводного водоёма в окрестностях г. Севастополя (пос. Сахарная Головка). Выделила в чистую культуру Н. В. Данцюк. Определил П. М. Царенко в 2008 г. Среда: BBM + агар.
34. *Desmodesmus communis* (E. Hegewald) E. Hegewald, 2000. **Штамм IBSS-82**. Sphaeropleales, Scenedesmaceae, Desmodesmoideae. Получен из коллекции ИФР в мае 2007 г. как *Scenedesmus quadricauda* (Turpin) Brébisson, 1835, штамм IPPAS S-313, Greifswald/15. Изолирован в окрестностях г. Грайфсвальда (Германия). Субкультуры: CAUP H-522 = CCALA-463. GenBank ID: MN178487. Среда: BBM + агар.
35. *Scenedesmus obliquus* (Turpin) Kützing, 1833. **Штамм IBSS-9**. Sphaeropleales, Scenedesmaceae, Scenedesmoideae. Получен из коллекции СПбГУ в марте 2006 г. как штамм CALU-13. В CALU поступил в 1960 г. из коллекции ЧСАН как штамм Pringsheim, Praha, A-125. Субкультуры: CCALA 45; IPPAS S-305. Синонимы: *Tetradesmus obliquus* (Turpin) M. J. Wynne, 2016; *Acutodesmus obliquus* (Turpin) Hegewald & Hanagata, 2000 (Wynne & Hallan, 2015). Среда: BBM + агар.
36. *Scenedesmus obliquus* (Turpin) Kützing, 1833. **Штамм IBSS-81**. Sphaeropleales, Scenedesmaceae, Scenedesmoideae. Получен из коллекции Института гидробиологии Китайской АН в 2007 г. как штамм FACHB-12. Изолирован в провинции Хэбэй (Китай) в 1960 г. Среда: BBM + агар.
37. *Scenedesmus rubescens* (Dangeard) Kessler et al., 1997. **Штамм IBSS-91**. Sphaeropleales, Scenedesmaceae, Scenedesmoideae. Синоним: *Halochlorella rubescens* P. J. L. Dangeard, 1966. Поступил из коллекции ИФР в 2007 г. как штамм IPPAS D-292. В коллекцию IPPAS передан из Института ботаники АН Узбекской ССР в 1989 г. Выделен на п-ове Камчатка из налёта на берегу озера. Субкультура: CALU-449. Последнее определение: Э. С. Челебиева и С. В. Скребовская, 2013 г. (Челебіева та Скребовська, 2013). В настоящее время рассматривается как *Halochlorella rubescens* (Wynne & Furnari, 2014). GenBank ID: KU057946. Среда: BBM + агар.
38. *Scenedesmus rubescens* (Dangeard) Kessler et al., 1997. **Штамм IBSS-102**. Sphaeropleales, Scenedesmaceae, Scenedesmoideae. Поступил из коллекции КНУ в 2009 г. как штамм АСКУ 647-06. Изолировал F. Dangeard в 1965 г. в окрестностях г. Бордо (Франция) из культуры бурых водорослей. Депонировал в SAG E. Kessler. Субкультуры: SAG 595 = CCAP 232/1. Синонимы: *Halochlorella rubescens* P. J. L. Dangeard, 1966; *Chlorella fusca* var. *rubescens* Kessler et al., 1968. GenBank IDs: X74002; MK975491; HG514422; HG514373; HG514402. Среда: BBM + агар.
39. *Ankistrodesmus* sp. Corda, 1838. **Штамм IBSS-85**. Sphaeropleales, Selenastraceae. Получен из коллекции Института гидробиологии Китайской АН в 2007 г. как штамм FACHB-49. Изолировал K. Lin в 1979 г. в г. Ухань (Китай). Определил L. Li. Среда: BBM + агар.
40. *Ankistrodesmus* sp. Corda, 1838. **Штамм IBSS-93**. Sphaeropleales, Selenastraceae. Штамм изолировала Н. В. Данцюк в 2008 г. из пресноводного родникового водоёма в окрестностях г. Севастополя (пос. Сахарная Головка). Выделила в чистую культуру и определила Н. В. Данцюк. Среда: BBM + агар.
- Класс Trebouxiophyceae.**
41. *Chlorella fusca* Shihira et Krauss, 1965. **Штамм IBSS-110**. Chlorellales, Chlorellaceae. Получен из коллекции КНУ в 2011 г. как штамм АСКУ 381-04. Изолировал Э. Н. Демченко в 2009 г. в региональном ландшафтном парке «Гранитно-степное Побужье» (Украина). В настоящее время вид рассматривается как *Desmodesmus abundans* (Kirchner) E. N. Hegewald, 2000 (AlgaeBase, 2021). Среда: BBM + агар.

42. *Chlorella* sp. **Штамм IBSS-103**. Chlorellales, Chlorellaceae. Получен в 2009 г. от ООО «Их-ляс-Агро-Энергия» (г. Саки, Республика Крым) как штамм из коллекции UTEX. Более детальная информация о штамме отсутствует. Среда: BBM + агар.
43. *Botryococcus braunii* Kützing, 1849. **Штамм IBSS-76**. Trebouxiales, Botryococcaceae. Получен из Коллекции культур пресноводных водорослей Института гидробиологии Китайской АН в 2007 г. как штамм FACHB-759. Изолировал С.-Н. Ху из озера в г. Куньмин (провинция Юньнань, Китай). Выделил в чистую культуру Q. Lin, идентифицировал R. Li. Среда: BBM + агар. **Класс Eustigmatophyceae.**
44. *Chlorobotrys neglectus* Pascher & Geitler, 1925. **Штамм IBSS-90**. Eustigmatales, Eustigmataceae. Штамм изолировала Г. С. Минюк в 2006 г. из налёта на стенках пустой ёмкости для пресной воды (балкон многоэтажного дома) в г. Севастополе. Определил П. М. Царенко. Синоним: *Chloridella neglecta* (Pascher & Geitler) Pascher. Среда: BBM + агар.

Заключение. Специализированная рабочая коллекция микроводорослей IBSSca содержит 44 штамма эврибионтных и экстремофильных видов Chlorophyceae с выраженной способностью к гиперсинтезу вторичных каротиноидов и липидов при экстремальных внешних воздействиях. Создание и пополнение коллекции является базовым условием проведения сравнительных исследований особенностей роста и вторичного каротиногенеза у микроводорослей различной таксономической и экологической специализации, направленных на выявление физиолого-биохимических механизмов стресс-толерантности экстремобионтных видов и на поиск новых коммерчески перспективных продуцентов астаксантина и технически ценных липидов. По материалам исследований, выполненных на базе коллекции за 2005–2020 гг., опубликовано более 30 статей в отечественных и зарубежных научных журналах, индексируемых в наукометрических базах РИНЦ, Scopus и WoS (ключевые работы процитированы выше), сделано 23 доклада на международных и региональных конференциях, зарегистрировано 3 патента на изобретение способов культивирования трёх видов микроводорослей для получения каротиноидов и липидов (Патент 2541455, 2015 ; Патент 2661086, 2018 ; Патент 2715039, 2020).

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ гос. регистрации 121030300149-0).

Благодарность. Авторы выражают искреннюю благодарность всем коллегам, способствовавшим созданию в ФИЦ ИнБЮМ экспериментального фонда каротиногенных микроводорослей, и прежде всего д. б. н., проф. И. Ю. Костикову, д. б. н., проф. П. М. Царенко, д. б. н., проф. Д. А. Лосю, д. б. н., проф. А. В. Пиневицу за предоставление штаммов микроводорослей из эталонных коллекций и помощь в таксономической идентификации полевых изолятов. Отдельная благодарность в. н. с. к. б. н. Н. В. Шадрину (ФИЦ ИнБЮМ) за помощь в пополнении коллекции штаммами из Института гидробиологии Китайской АН и полевыми образцами из гиперсолёных озёр Крыма.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Андреева В. М. *Почвенные и аэрофильные зелёные водоросли (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales)*. Санкт-Петербург : Наука, 1998. 351 с. [Andreeva V. M. *Pochvennye i aerofil'nye zelenye vodorosli (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales)*. Saint Petersburg : Nauka, 1998, 351 p. (in Russ.)]
2. Анисимова О. В., Гололобова М. А. *Краткий определитель родов водорослей. Учебное пособие*. Москва : МГУ, 2006. 159 с. [Anisimova O. V., Gololobova M. A. *Kratkii opredelitel' rodov vodoroslei. Uchebnoe posobie*. Moscow : MGU, 2006, 159 p. (in Russ.)]

3. Гайсина Л. А., Фазлутдинова А. И., Кабиров Р. Р. *Современные методы выделения и культивирования водорослей* : учебное пособие. Уфа : Изд-во БГПУ, 2008. 152 с. [Gaisina L. A., Fazlutdinova A. I., Kabirov R. R. *Sovremennye metody vydeleniya i kul'tivirovaniya vodoroslei* : учебное posobie. Ufa : Izd-vo BGPU, 2008, 152 p. (in Russ.)]
4. Данцюк Н. В., Челебиева Э. С., Чеканов К. А. Новые изоляты зелёной микроводоросли *Haematococcus pluvialis* Flotow (Chlorophyceae) из различных районов Причерноморья // *Водоросли и цианобактерии в природных и сельскохозяйственных экосистемах* : материалы II Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 105-летию со дня рожд. проф. Эмилии Андриановны Штиной, 19–23 окт. 2015 г. Киров, 2015. С. 98–102. [Dantsyuk N. V., Chelebieva E. S., Chekanov K. A. Novye izolyaty zelenoi mikrovodorosli *Haematococcus pluvialis* Flotow (Chlorophyceae) iz razlichnykh raionov Prichernomor'ya. *Vodorosli i tsianobakterii v prirodnykh i sel'skokhoziaistvennykh ekosistemakh* : materialy II Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., posvyashch. 150-letiyu so dnya rozhd. prof. Emilii Andrianovny Shtinoi, 19–23 Oct., 2015. Kirov, 2015, pp. 98–102. (in Russ.)]
5. Дедусенко-Щеголева Н. Т., Матвиенко А. М., Шкорбатов Л. А. *Определитель пресноводных водорослей СССР*. Вып. 8. *Зелёные водоросли. Класс вольвоксовые*. Ленинград : Изд-во АН СССР, 1959. 230 с. [Dedusenko-Shchegoleva N. T., Matvienko A. M., Shkorbatov L. A. *Opredelitel' presnovodnykh vodoroslei SSSR*. Iss. 8. *Zelenye vodorosli. Klass vol'voksovye*. Leningrad : Izd-vo AN SSSR, 1959, 230 p. (in Russ.)]
6. Микроорганизмы и грибы // *Депозитарий живых систем «Ноев ковчег»* : [сайт]. [Mikroorganizmy i griby. *Depozitarii zhivykh sistem "Noev kovcheg"* : [site]. (in Russ.)]. URL: http://depository.msu.ru/category-project/mikroorganizmy-i-griby#fung_infosys [accessed: 14.10.2020].
7. Костіков І. Ю., Демченко Е. М., Березовська М. А. Колекція культур водоростей Київського національного університету імені Тараса Григоровича Шевченка. Каталог штамів (2008 р.) // *Чорноморський ботанічний журнал*. 2009. Т. 5, № 1. С. 37–79. [Kostikov I. Yu., Demchenko E. M., Berezovska M. A. Kolektsiia kultur vodorostei Kyivskoho natsionalnoho universytetu imeni Tarasa Hryhorovycha Shevchenka. Katalog shtamiv (2008 r.). *Chornomorskyi botanichnyi zhurnal*, 2009, vol. 5, no. 1, pp. 37–79. (in Ukr.)]
8. Минюк Г. С. *Каротиногенные микроводоросли. База данных*. А. с. № 2020621092. Заявка № 2020620921. 10.06.2020, опубли. 30.06.2020. Бюл. № 7. [Minyuk G. S. *Karotinogennye mikrovodorosli. Baza dannykh*. A. s. No. 2020621092. Zayavka No. 2020620921. 10.06.2020, opubl. 30.06.2020. Bull. no. 7. (in Russ.)]
9. Минюк Г. С., Челебиева Э. С., Чубчикова И. Н., Данцюк Н. В., Дробецкая И. В., Сахонь Е. Г., Чивкунова О. Б., Чеканов К. А., Лобакова Е. С., Сидоров Р. А., Соловченко А. Е. Влияние pH и CO₂ на рост и метаболизм микроводоросли *Coelastrella (Scotiellopsis) rubescens* // *Физиология растений*. 2016. Т. 63, вып. 4. С. 601–610. [Minyuk G. S., Chelebieva E. S., Chubchikova I. N., Dantsyuk N. V., Drobetskaya I. V., Sakhon E. G., Chivkunova O. B., Chekanov K. A., Lobakova E. S., Sidorov R. A., Solovchenko A. E. pH and CO₂ effects on *Coelastrella (Scotiellopsis) rubescens* growth and metabolism. *Fiziologiya rastenii*, 2016, vol. 63, iss. 4, pp. 601–610. (in Russ.)]. <http://doi.org/10.7868/S0015330316040102>
10. Патент 2541455 Российская Федерация. МПК6 C12N 1/12. *Способ культивирования одноклеточной зелёной водоросли Haematococcus pluvialis* / Минюк Г. С., Терентьева Н. В., Дробецкая И. В., Чубчикова И. Н. ; ФГБУН «Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН». № ГР 2014149886/93; заявл. 03.10.2014; приор. 12.05.2008; опубли. 10.02.2015. Бюл. № 4. [Patent 2541455 Rossiiskaya Federatsiya. MPK6 C12N 1/12. *Sposob kul'tivirovaniya odnokletochnoi zelenoi vodorosli Haematococcus pluvialis* / Minyuk G. S., Terent'eva N. V., Drobetskaya I. V., Chubchikova I. N. ; FGBUN "Institut morskikh biologicheskikh issledovaniy imeni A. O. Kovalevskogo RAN". No. GR 2014149886/93; zayavl. 03.10.2014; prior. 12.05.2008; opubl. 10.02.2015. Bull. no. 4. (in Russ.)]

11. Патент 2661086 Российская Федерация. ПК С12N 1/12; С12P 23/00; С12R 1/89. *Способ культивирования микроводоросли Coelastrrella rubescens для получения каротиноидов и липидов* / Минюк Г. С., Чубчикова И. Н., Дробецкая И. В., Данцюк Н. В., Челебиева Э. С. ; ФГБУН «Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН». № ГР 2017110990; заявл. 31.03.2017; опубл. 11.07.2018. Бюл. № 20. [Patent 2661086 Rossiiskaya Federatsiya. PK C12N 1/12; C12P 23/00; C12R 1/89. *Sposob kul'tivirovaniya mikrovodorosli Coelastrrella rubescens dlya polucheniya karotinoidov i lipidov* / Minyuk G. S., Chubchikova I. N., Drobetskaya I. V., Dantsyuk N. V., Chelebieva E. S. ; FGBUN "Institut morskikh biologicheskikh issledovaniy imeni A. O. Kovalevskogo RAN". No. GR 2017110990; zayavl. 31.03.2017; opubl. 11.07.2018. Bull. no. 20. (in Russ.)]
12. Патент 2715039 Российская Федерация. МПК С12N 1/12; С12P 23/00; С12R 1/89. *Способ культивирования микроводоросли Chromochloris zofingiensis для получения липидов и каротиноидов* / Минюк Г. С., Чубчикова И. Н., Данцюк Н. В., Дробецкая И. В., Челебиева Э. С., Сидоров Р. А., Соловченко А. Е. ; ФИЦ Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского. № ГР 2715039; заявл. 01.07.2019; опубл. 21.02.2020. Бюл. № 6. [Patent 2715039 Rossiiskaya Federatsiya MPK C12N 1/12; C12P 23/00; C12R 1/89. *Sposob kul'tivirovaniya mikrovodorosli Chromochloris zofingiensis dlya polucheniya lipidov i karotinoidov* / Minyuk G. S., Chubchikova I. N., Dantsyuk N. V., Drobetskaya I. V., Chelebieva E. S., Sidorov R. A., Solovchenko A. E. ; FITs Institut biologii yuzhnykh morei imeni A. O. Kovalevskogo. No. GR 2715039; zayavl. 01.07.2019; opubl. 21.02.2020. Bull. no. 6. (in Russ.)]
13. Темралеева А. Д., Минчева Е. В., Букин Ю. С., Андреева А. М. *Современные методы выделения, культивирования и идентификации зелёных водорослей (Chlorophyta)*. Кострома : Костромской печатный дом, 2014. 215 с. [Temraleeva A. D., Mincheva E. V., Bukin Yu. S., Andreeva A. M. *Sovremennye metody vydeleniya, kul'tivirovaniya i identifikatsii zelenykh vodoroslei (Chlorophyta)*. Kostroma : Kostromskoi pechatnyi dom, 2014, 215 p. (in Russ.)]
14. Челебиева Э. С., Минюк Г. С., Дробецкая И. В., Чубчикова И. Н. Физиолого-биохимические характеристики *Ettlia carotinos* Komárek, 1989 (Chlorophyceae) в условиях экспериментального стресса // *Морской экологический журнал*. 2013. Т. 12, № 2. С. 78–87. [Chelebieva E. S., Minyuk G. S., Drobetskaya I. V., Chubchikova I. N. Dynamics of chemical composition of *Ettlia carotinos* Komárek, 1989 (Chlorophyceae) under experimental induction of secondary carotenogenesis. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2013, vol. 12, no. 2. pp. 78–87. (in Russ.)]
15. Челебиева Е. С., Скребовська С. В. Місце в системі Chlorophyta одноклітинної автоспроутворюючої водорості *Pseudosporogococum protococcoides* // *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2013. Вип. 62. С. 75–81. [Chelebieva E. S., Skrebovska S. V. Unicellular spore-forming alga *Pseudosporogococum protococcoides* position detection in the system Chlorophyta. *Visnyk Lvivskoho universytetu. Seriya biologichna*, 2013, iss. 62, pp. 75–81. (in Ukr.)]
16. Чубчикова И. Н., Дробецкая И. В., Минюк Г. С., Данцюк Н. В., Челебиева Э. С. Скрининг одноклеточных зелёных водорослей как потенциальных источников природных кетокаротиноидов. 2. Особенности роста и вторичного каротиногенеза у представителей рода *Bracteacoccus* (Chlorophyceae) // *Морской экологический журнал*. 2011. Т. 10, № 1. С. 91–97. [Chubchikova I. N., Drobetskaya I. V., Minyuk G. S., Dantsyuk N. V., Chelebieva E. S. Screening of green microalgae as a potential source of natural ketocarotenoids. 2. Features of growth and secondary carotenogenesis in the representatives of the genus *Bracteacoccus* (Chlorophyceae). *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2011, vol. 10, no. 1, pp. 91–97. (in Russ.)]
17. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway : [site]. URL: https://www.algaebase.org/search/species/detail/?species_id=27671 [accessed: 30.01.2021].
18. Ben-Amotz A., Avron M. The biotechnology of cultivating of the halotolerant alga *Dunaliella*. *Trends in Biotechnology*, 1990, vol. 8, pp. 121–126. [https://doi.org/10.1016/0167-7799\(90\)90152-N](https://doi.org/10.1016/0167-7799(90)90152-N)
19. Ben-Amotz A., Katz A., Avron M. Accumulation of β-carotene in halotolerant algae: Purification

- and characterization of β -carotene-rich globules from *Dunaliella bardawil* (Chlorophyceae). *Journal of Phycology*, 1982, vol. 18, iss. 4, pp. 529–537. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1982.tb03219.x>
20. Bischoff H. W., Bold H. C. *Phycological Studies. IV. Some Soil Algae From Enchanted Rock and Related Algal Species*. Austin, TX : University of Texas, 1963, vol. 6318, 95 p.
21. Brand J. J., Andersen R. A., Nobles D. R. Jr. Maintenance of microalgae in culture collections. In: *Handbook of Microalgal Culture: Applied Phycology and Biotechnology*. 2nd ed. / A. Richmond, Q. Hu (Eds). Chichester, UK : John Wiley and Sons, 2013, pp. 80–89. <https://doi.org/10.1002/9781118567166.ch5>
22. Capelli B., Talbott S., Ding L. Astaxanthin sources: Suitability for human health and nutrition. *Functional Foods in Health and Disease*, 2019, vol. 9, no. 6, pp. 430–445. <https://doi.org/10.31989/ffhd.v9i6.584>
23. Chelebieva E. S., Dantsyuk N. V., Chekanov K. A., Chubchikova I. N., Drobetskaya I. V., Minyuk G. S., Lobakova E. S., Solovchenko A. E. Identification and morphological-physiological characterization of astaxanthin producer strains of *Haematococcus pluvialis* from the Black Sea region. *Applied Biochemistry and Microbiology*, 2018, vol. 54, no. 6, pp. 639–648. <https://doi.org/10.1134/S0003683818060078>
24. Fábregas J., Domínguez A., Regueiro M., Maseda A., Otero A. Optimization of culture medium for the continuous cultivation of the microalga *Haematococcus pluvialis*. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2000, vol. 53, pp. 530–535. <https://doi.org/10.1007/s002530051652>
25. Fučíková K., Lewis L. A. Intersection of *Chlorella*, *Muriella* and *Bracteacoccus*: Resurrecting the genus *Chromochloris* Kol et Chodat (Chlorophyceae, Chlorophyta). *Fottea*, 2012, vol. 12, iss. 1, pp. 83–93. <https://doi.org/10.5507/fot.2012.007>
26. Han D., Li Y., Hu Q. Astaxanthin in microalgae: Pathways, functions and biotechnological implications. *Algae*, 2013, vol. 28, iss. 2, pp. 131–147. <https://doi.org/10.4490/algae.2013.28.2.131>
27. Kawasaki Y., Nakada T., Tomita M. Taxonomic revision of oil-producing green algae, *Chlorococcum oleofaciens* (Volvocales, Chlorophyceae), and its relatives. *Journal of Phycology*, 2015, vol. 51, iss. 5, pp. 1000–1016. <https://doi.org/10.1111/jpy.12343>
28. Komárek R. Polynuclearity of vegetative cells in coccal green algae from the family Neochloridaceae. *Archiv für Protistenkunde*, 1989, vol. 137, iss. 3, pp. 255–273. [https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(89\)80033-8](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(89)80033-8)
29. Lemoine Y., Schoefs B. Secondary ketocarotenoid astaxanthin biosynthesis in algae: A multi-functional response to stress. *Photosynthesis Research*, 2010, vol. 106, iss. 1–2, pp. 155–177. <https://doi.org/10.1007/s11120-010-9583-3>
30. Li J., Zhu D., Niu J., Shen S., Wang G. An economic assessment of astaxanthin production by large scale cultivation of *Haematococcus pluvialis*. *Biotechnology Advances*, 2011, vol. 29, iss. 6, pp. 568–574. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2011.04.001>
31. Lourenço S. Microalgae culture collections, strain maintenance, and propagation. In: *Handbook of Microalgae-based Processes and Product* / E. Jacob-Lopez, M. J. Queroz, M. M. Maroneze, L. Q. Zepka (Eds). Cambridge, MA : Academic Press, 2020, pp. 49–84. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-818536-0.00003-8>
32. Minyuk G. S., Chelebieva E. S., Chubchikova I. N. Secondary carotenogenesis of the green microalga *Bracteacoccus minor* (Chodat) Petrova (Chlorophyta) in a two-stage culture. *International Journal on Algae*, 2014, vol. 16, iss. 4, pp. 354–368. <http://dx.doi.org/10.1615/InterJAlgae.v16.i4.50>
33. Minyuk G., Chelebieva E., Chubchikova I., Dantsyuk N., Drobetskaya I., Sakhon E., Chekanov K., Solovchenko A. Stress-induced secondary carotenogenesis in *Coelastrella rubescens* (Scenedesmeaceae, Chlorophyta), a producer of value-added keto-carotenoids. *Algae*, 2017, vol. 32, iss. 3, pp. 245–259. <https://doi.org/10.4490/algae.2017.32.8.6>
34. Minyuk G., Sidorov R., Solovchenko A. Effect of nitrogen source on the growth, lipid, and valuable carotenoid production in the green microalga *Chromochloris zofingiensis*. *Journal of Applied Phycology*, 2020, vol. 32, iss. 2, pp. 923–935. <https://doi.org/10.1007/s10811-020-02060-0>
35. Nakada T., Ota S. What is the correct name for the type of *Haematococcus* Flot. (Volvocales, Chlorophyceae)? *Taxon*, 2016, vol. 65, iss. 2, pp. 343–348. <https://doi.org/10.12705/652.11>

36. Pröschold T., Darienko T., Krienitz L., Coleman A. W. *Chlamydomonas schloesseri* sp. nov. (Chlamydomonadales, Chlorophyta) revealed by morphology, autolysin cross experiments, and multiple gene analyses. *Phytotaxa*, 2018, vol. 362, iss. 1, pp. 021–038. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.362.1.2>
37. Shah M. R., Liang Y., Cheng J. J., Daroch M. Astaxanthin-producing green microalga *Haematococcus pluvialis*: From single cell to high value commercial products. *Frontiers in Plant Science*, 2016, vol. 7, art. 531 (28 p.). <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00531>
38. Solovchenko A. E. Recent breakthroughs in the biology of astaxanthin accumulation by microalgal cell. *Photosynthesis Research*, 2015, vol. 125, pp. 437–449. <https://doi.org/10.1007/s11120-015-0156-3>
39. *World Data Centre for Microorganisms. Culture Collections Information Worldwide* : [site]. URL: <http://ccinfo.wdcm.org/> [accessed: 30.01.2021].
40. Wynne M. J., Hallan J. K. Reinstatement of *Tetradismus* G. M. Smith (Sphaeropleales, Chlorophyta). *Feddes Repertorium*, 2015, vol. 126, iss. 3–4, pp. 83–86. <https://doi.org/10.1002/fedr.201500021>
41. Zhang C., Chen X., Too H. Microbial astaxanthin biosynthesis: Recent achievements, challenges, and commercialization outlook. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2020, vol. 104, pp. 5725–5737. <https://doi.org/10.1007/s00253-020-10648-2>

**WORKING COLLECTION
OF CAROTENOGENIC MICROALGAE LIVING CULTURES
OF A. O. KOVALEVSKY INSTITUTE OF BIOLOGY OF THE SOUTHERN SEAS**

N. V. Dantsyuk, E. S. Chelebieva, and G. S. Minyuk

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: nterent@mail.ru

The article contains information on the specialized working collection of carotenogenic microalgae maintained by the staff of the animal physiology and biochemistry department of A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS (IBSS). The collection was established within the framework of IBSS scientific and applied research to study the mechanisms of stress tolerance in eurybiontic and extremophilic single-celled phototrophs and to identify commercially significant sources of highly valuable ketocarotenoids of astaxanthin group used for medicine and food production. The collection contains 44 microalgal strains of various taxonomic and ecological specialization with a pronounced ability to hypersynthesize secondary carotenoids and lipids under extreme conditions (drying, nutrient starvation, high-intensity illumination, extreme temperature and salinity, effect of toxicants, etc.). The main ways to replenish the fund are direct exchange of carotenogenic species with leading Russian and foreign collections of microalgae and own field sampling in the Black Sea areas of Crimea and Caucasus. The majority of strains in the collection represent two orders of the class Chlorophyceae: Chlamydomonadales (25 strains) and Sphaeropleales (15 strains), since the phenomenon of secondary carotenogenesis is widespread in these orders. Out of them, inhabitants of ephemeral freshwater ponds predominate, as well as aerophilic and soil microalgae. All strains are maintained under controlled conditions on agarized mineral media as pure cultures. Description of the collection accession includes the following data: a) current taxonomic status of the species verified according to updated information from corresponding collections and algological databases, namely AlgaeBase and NCBI Taxonomy Browser; b) species basionym and known synonyms; c) date and source of the strain deposition; d) author's surname, geographic location, and biotope, from which the strain was isolated; e) accession number of sequences associated with the strain in NCBI (if any); and f) nutrient medium, on which the strain is maintained in the IBSS collection. The significance of the collection for morphological, biological, physiological, and biochemical studies of growth, secondary carotenogenesis, and biotechnological potential in green microalgae is discussed.

Keywords: carotenogenic microalgae, collection storage, Chlorophyta, carotenoids, astaxanthin



УДК 581.526.325-133(262.5)

СОДЕРЖАНИЕ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ И ЛИМИТИРОВАНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ФИТОПЛАНКТОНА В АКВАТОРИИ ООПТ «МЫС МАРТЬЯН» (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2021 г. В. Н. Егоров^{1,2}, Н. И. Бобко¹, Ю. Г. Марченко¹, С. Е. Садогурский²¹ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация²ФГБУН «Никитский ботанический сад — Национальный научный центр РАН»,
Ялта, Российская Федерация
E-mail: egorov.ibss@yandex.ruПоступила в редакцию 06.04.2021; после доработки 01.07.2021;
принята к публикации 29.09.2021; опубликована онлайн 30.11.2021.

Представлены результаты изучения содержания соединений азота и минерального фосфора, а также первичной продукции фитопланктона (ППФ) в 2017–2019 гг. в морской акватории ООПТ «Мыс Мартьян», расположенной на Южном берегу Крыма (Чёрное море). Установлено, что в летний период в поверхностном слое морской воды ППФ может лимитироваться как по азоту, так и по фосфору. Зависимость изменения ППФ от концентрации общего азота в воде обладает малой значимостью, а зависимость от концентрации фосфора — высокой. Показано, что в течение всего годового цикла концентрации нитритов, нитратов и аммония, а также минерального фосфора изменяются, но остаются в пределах, не приводящих к гиперэвтрофикации вод. Выявлена высокая экологическая значимость атмосферных осадков: связанное с ними повышение концентрации PO_4 обуславливало изменение режима лимитирования ППФ с фосфорного на азотный. С использованием теоретических представлений обосновано, что в олиготрофных условиях увеличение концентрации лимитирующего ППФ субстрата в воде приводит к возрастанию скорости его извлечения из среды в соответствии с отрицательной обратной связью природного регулирования гомеостаза экосистем. В условиях эвтрофирования влияние продукционных процессов на кондиционирование вод по фактору биогенных элементов снижается.

Ключевые слова: Чёрное море, мыс Мартьян, соединения азота, фосфаты, атмосферные осадки, планктон, первичная продукция, лимитирование

Крымское побережье Чёрного моря является зоной интенсивного природопользования (*Современное состояние береговой зоны Крыма, 2015*). Комплексное антропогенное воздействие на неё определяется поступлением широкого спектра поллютантов со сточными водами и склоновым стоком, а также урбанизацией и функционированием объектов транспортной инфраструктуры (в том числе интенсивным судоходством) и промышленных и рекреационно-туристических центров. Согласно классификации качества морской среды, побережье Крыма относится к критическим зонам (*Зайцев и Поликарпов, 2002 ; Поликарпов и Егоров, 1986*), в которых содержание загрязняющих веществ может превышать не только природные уровни, но и предельно допустимые концентрации, установленные в соответствии с санитарно-гигиеническими критериями (*Егоров и др., 2013*). Одной из наиболее значимых экологических проблем в наше время является гиперэвтрофикация вод (*Виноградов и др., 1992*). Она обусловлена поступлением в морскую среду

избыточных количеств биогенных элементов (Юнев и др., 2019), что вызывает повышенную первичную продуктивность фитопланктона. Это ведёт к перестройке структурно-функциональной организации морских экосистем (Зайцев, 1998) и к снижению качества морских вод как среды обитания гидробионтов и как рекреационного ресурса.

В 1973 г. в Крыму на базе Никитского ботанического сада была создана особо охраняемая природная территория (далее — ООПТ) — государственный природный заповедник «Мыс Мартьян» (Постановление Совета министров УССР от 20.02.1973 № 84). В настоящее время он имеет статус природного парка регионального значения (Об утверждении положения, 2018). Это территориально-аквальный объект: половина общей площади, составляющей 2,4 км², приходится на прибрежную акваторию Чёрного моря. Его всестороннее изучение позволяет определять экологические и биогеохимические характеристики прибрежно-морской акватории, которая является неотъемлемой частью целостного природоохранного и рекреационного комплекса, функционирующего в системе берег — море.

Целью настоящего исследования было оценить годовые тренды изменения первичных продукционных процессов и содержания минеральных форм азота (нитритов, нитратов и аммония) и минерального фосфора в поверхностном слое воды прибрежно-морской акватории ООПТ «Мыс Мартьян» с учётом интенсивности атмосферных осадков и особенностей лимитирования продукции фитопланктона биогенными элементами, а также провести теоретическую интерпретацию результатов наблюдений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы отбирали в 2017–2019 гг. в поверхностном слое воды на расстоянии 60–70 м от уреза воды с причала, расположенного в границах хозяйственной зоны акватории ООПТ «Мыс Мартьян» (координаты точки отбора — 44°30′19.1″N, 34°14′19.5″E) (рис. 1).

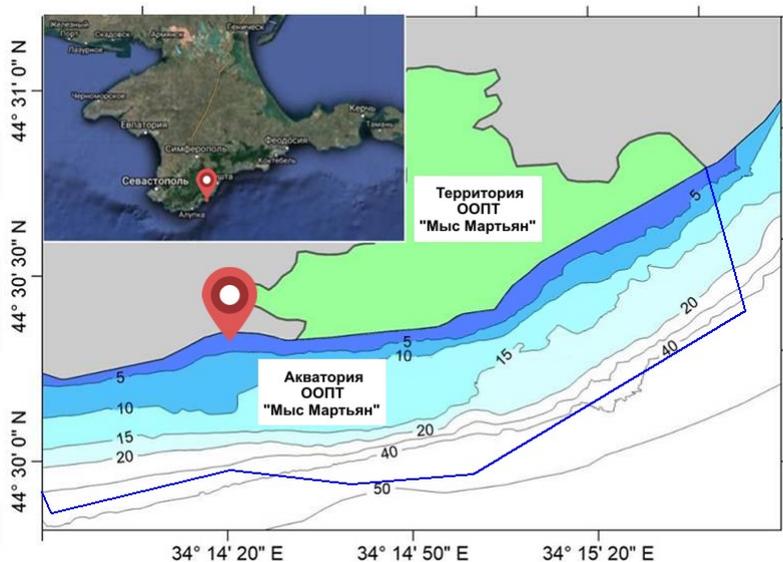


Рис. 1. Локализация и схематическая карта района исследований;  — пункт отбора проб

Fig. 1. Studied area localization and schematic map;  denotes the sampling point

Тенденции годового изменения температуры поверхностных вод в районе исследований приведены по информации с веб-ресурса (Температура воды, 2020), объём осадков — по данным агрометеостанции «Никитский сад». Гидрохимические параметры проб воды определены в сертифицированной гидрохимической лаборатории отдела аквакультуры и морской фармакологии ФИЦ ИнБЮМ по общепринятым методикам (Руководство, 1977). Результаты определения концентраций биогенных элементов в воде имели следующие диапазоны и средние относительные погрешности: нитрат-ионов — 5–500 мкг·л⁻¹ с погрешностью

2,7–7,39 %; нитрит-ионов — 0,5–1000 мкг·л⁻¹ с погрешностью 1,53–18,02 %; аммонийного азота — 15–1500 мкг·л⁻¹ с погрешностью 1,69–11,4 %; фосфат-ионов — 5–100 мкг·л⁻¹ с погрешностью 4,6 %. В работе использованы материалы по определению первичной продукции фитопланктона (далее — ППФ), полученные с применением радиоуглеродной методики (Egorov et al., 2018b), и данные о концентрации биогенных элементов в морской воде акватории ООПТ «Мыс Мартьян» в 2017–2018 гг. (Егоров и др., 2018а).

Для определения лимитирующего биогенного фактора использовано стехиометрическое соотношение Редфилда (R_{at}) (Redfield, 1958), которое при выраженной в мкг·л⁻¹ размерности входящих в него параметров имело следующий вид:

$$R_{at}(N/P) = 1,53 (1,35NO_2 + NO_3 + 3,44NH_4)/PO_4, \quad (1)$$

где NO_2 , NO_3 , NH_4 и PO_4 — соответственно концентрации (мкг·л⁻¹) азота (в составе нитритов, нитратов и аммония) и минерального фосфора PO_4 в поверхностных водах.

Согласно методологии применения соотношения Редфилда, при $R_{at} > 16$ фиксировали лимитирование ППФ по фосфору, а при $R_{at} < 16$ — по азоту (Зилов, 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты определений концентрации биогенных элементов в морской воде, измерений ППФ и расчётов параметра Редфилда представлены в табл. 1.

Таблица 1. Результаты измерений концентрации биогенных элементов и первичной продукции фитопланктона, оценка параметра Редфилда в акватории ООПТ «Мыс Мартьян»

Table 1. Results of measuring the concentration of nutrients and phytoplankton primary production and assessment of the Redfield ratio in the SPNA “Cape Martyan” water area

Дата	Концентрация					ППФ, мг С·м ⁻³ ·сут ⁻¹ *	Параметр Редфилда (R_{at})
	$NH_4 \pm$ СКО, мкг·л ⁻¹	$NO_2 \pm$ СКО, мкг·л ⁻¹	$NO_3 \pm$ СКО, мкг·л ⁻¹	ΣN , мкг·л ⁻¹	$PO_4 \pm$ СКО, мкг·л ⁻¹		
2017 г.							
19.04.2017	15,00 ± 0,70	0,50 ± 0,10	17,00 ± 0,50	32,5	0,50 ± 0,10	3,4	211,98
30.06.2017	30,00 ± 1,00	0,80 ± 0,10	7,60 ± 0,20	38,4	14,40 ± 0,20	112,8	11,28
14.12.2017	21,00 ± 1,00	0,40 ± 0,10	6,50 ± 0,20	26,9	3,00 ± 0,20	23,3	40,43
2018 г.							
09.01.2018	5,00 ± 2,50	1,40 ± 0,10	11,80 ± 0,30	18,2	3,00 ± 1,10	10,2	15,75
20.04.2018	18,00 ± 0,86	0,40 ± 0,01	29,20 ± 0,87	47,6	1,40 ± 0,10	22,7	100,17
29.07.2018	30,00 ± 1,40	1,60 ± 0,02	20,00 ± 0,60	51,6	8,50 ± 0,10	н. д.	22,56
29.10.2018	15,00 ± 0,72	0,60 ± 0,01	12,20 ± 0,36	27,8	2,90 ± 0,04	н. д.	34,08
26.11.2018	50,00 ± 2,40	1,40 ± 0,02	14,00 ± 0,42	65,4	30,30 ± 0,45	н. д.	9,48
18.12.2018	40,00 ± 1,92	2,20 ± 0,03	10,20 ± 0,31	52,4	6,80 ± 1,00	н. д.	33,92
2019 г.							
30.01.2019	28,50 ± 0,23	4,80 ± 0,07	12,00 ± 0,36	45,3	6,50 ± 1,00	н. д.	27,43
04.04.2019	8,00 ± 0,40	0,80 ± 0,01	34,00 ± 1,00	42,8	1,50 ± 0,02	н. д.	63,85
29.04.2019	10,00 ± 0,48	1,00 ± 0,02	34,80 ± 1,44	45,2	1,50 ± 0,02	н. д.	71,96
26.06.2019	12,00 ± 0,58	1,00 ± 0,02	7,90 ± 0,24	20,9	10,00 ± 0,15	н. д.	7,73
10.10.2019	5,00 ± 0,24	1,60 ± 0,02	7,00 ± 0,21	13,6	3,40 ± 0,05	н. д.	11,86
28.11.2019	4,00 ± 0,20	2,00 ± 0,03	10,20 ± 0,30	16,2	10,20 ± 0,20	н. д.	4,00
23.12.2019	2,50 ± 0,12	1,80 ± 0,03	28,00 ± 3,00	32,3	3,40 ± 0,05	н. д.	17,56

Примечание: СКО — среднеквадратичное отклонение; * — приведено по (Егоров и др., 2018а); н. д. — нет данных.

Note: СКО denotes standard deviation; * denotes data given according to (Egorov et al., 2018a); н. д. denotes no data available.

Согласно нашим исследованиям, за период наблюдений концентрация азота в воде в форме аммония изменялась в пределах $2,5\text{--}50,0\text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$; в форме нитритов — $0,4\text{--}4,8\text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$; в форме нитратов — $6,5\text{--}34,8\text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$. Суммарная концентрация минеральных соединений азота варьировала от $13,6$ до $65,4\text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$, а концентрация фосфатов составляла $0,5\text{--}30,3\text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$. ППФ в различные сезоны года изменялась в пределах $3,4\text{--}112,8\text{ мг С}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{сут}^{-1}$. Величина параметра Редфилда варьировала от $7,73$ до $211,98$, что свидетельствовало о лимитировании ППФ как по соединениям азота, так и по минеральному фосфору.

ОБСУЖДЕНИЕ

В период с 19.04.2017 по 20.04.2018 в акватории ООПТ «Мыс Мартьян» минимальная ППФ наблюдалась в зимний сезон, когда длительность светового дня составляла менее 10 часов, а температура поверхностных вод не превышала $+10\text{ }^{\circ}\text{C}$ (рис. 2а–г). В то же время $R_{\text{at}} \approx 16$, что свидетельствует об отсутствии лимитирования первичных продукционных процессов биогенными элементами (рис. 2д).

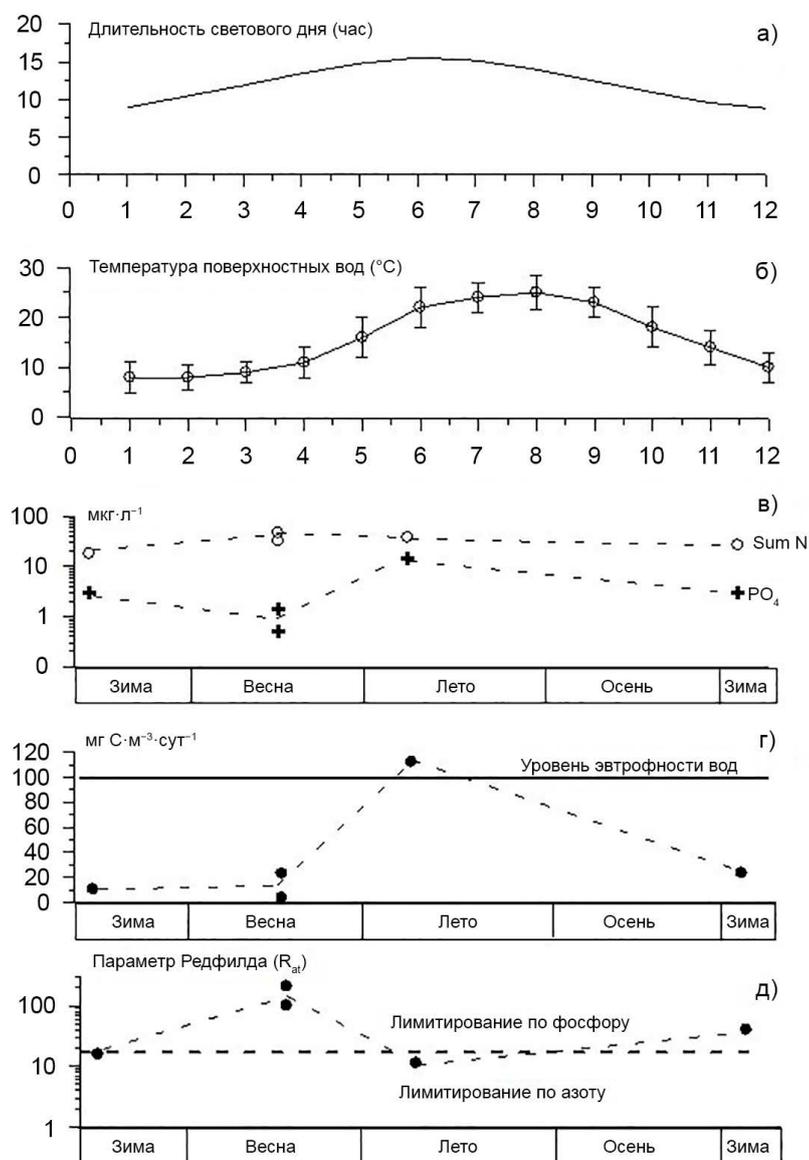


Рис. 2. Годичная динамика параметров окружающей среды в районе ООПТ «Мыс Мартьян» и продукционных показателей фитопланктона в её морской акватории по данным 2017–2018 гг.: а) продолжительность светового дня; б) средняя температура поверхностного слоя морской воды; в) концентрация суммы соединений азота и минерального фосфора в поверхностном слое морской воды; г) первичная продукция фитопланктона; д) параметр Редфилда

Fig. 2. Annual dynamics of environmental indicators in the SPNA “Cape Martyan” and phytoplankton production indicators in its marine area according to 2017–2018 data: а) daylight duration; б) mean temperature of the surface seawater layer; в) concentration of the sum of nitrogen and mineral phosphorus compounds in the surface seawater layer; г) phytoplankton primary production; д) the Redfield ratio

Весенний период начался в условиях фосфорного лимитирования продукционных процессов; максимального уровня ($112,8 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$), превышающего нижний предел эвтрофности вод ($100 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$), ППФ достигла летом в условиях азотного лимитирования роста микроводорослей. В целом в обследованной акватории изменения ППФ характеризовались статистически достоверной зависимостью ($R^2 = 0,960$) от концентрации фосфора (рис. 3а) и зависимостью с более низкой значимостью ($R^2 = 0,134$) от концентрации азота (рис. 3б). Отмеченные эффекты могут быть объяснены тем, что в 80 % случаев ППФ в рассматриваемый период лимитировалась содержанием фосфора (рис. 3в) при $R_{\text{at}} \geq 16$.

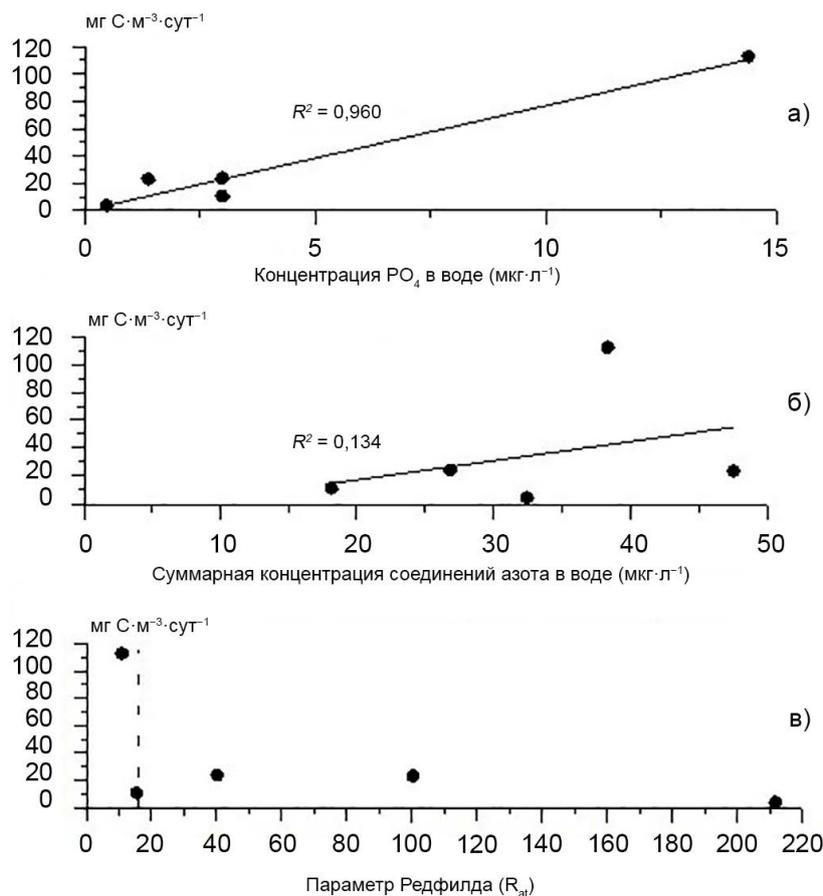


Рис. 3. Зависимость первичной продукции фитопланктона в поверхностном слое морской акватории ООПТ «Мыс Мартьян» от концентрации соединений минерального фосфора (а) и суммы соединений азота (б), а также от величины параметра Редфилда (в)

Fig. 3. Dependence of phytoplankton primary production in the surface seawater layer of the SPNA “Cape Martyan” marine area on the concentration of mineral phosphorus compounds (a) and the sum of nitrogen compounds (б), as well as on the value of the Redfield ratio (в)

Наблюдения показали, что весной 2018 г. в акватории ООПТ «Мыс Мартьян» одновременно происходили разнонаправленные процессы повышения концентрации азота в форме аммония и нитратов и снижения содержания нитритов и минерального фосфора (рис. 4а, б).

По-видимому, в этот период проявлялось разбавление концентрации NO_2 и PO_4 интенсивными атмосферными осадками (рис. 4б). В конце весны и летом произошла стабилизация содержания суммы минеральных форм азота (SumN) в воде (рис. 4а), вызванная, вероятно, относительно высоким потреблением нитратов фитопланктоном в условиях фосфорного лимитирования продукционных процессов (рис. 4в) на фоне повышения содержания нитритов и аммония. Значимого влияния атмосферных осадков на гидрохимические характеристики вод обследованной акватории (рис. 4б) в этот период не обнаружено.

В осенний период 2018 г. зарегистрировано повышение интенсивности атмосферных осадков (см. рис. 4б). Оно привело к некоторому росту концентраций всех форм минерального азота и к значительному повышению содержания минерального фосфора в морской воде, что обусловило изменение режима лимитирования ППФ с фосфорного на азотный (рис. 4в).

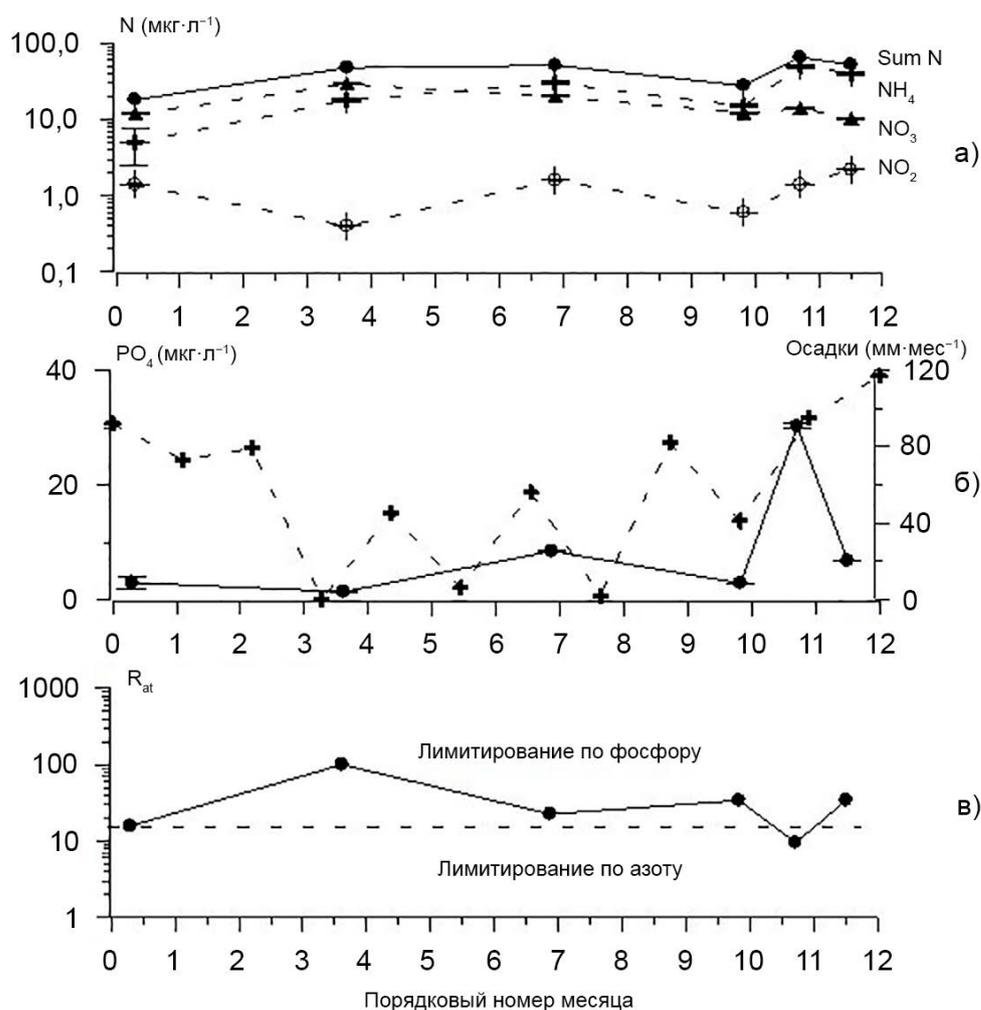


Рис. 4. Динамика параметров окружающей среды в районе ООПТ «Мыс Мартьян» и содержания биогенов в её морской акватории в 2018 г.: а) концентрация соединений азота в поверхностном слое воды; б) концентрация соединений минерального фосфора (●) в поверхностном слое воды и объём атмосферных осадков (+) в районе исследований; в) параметр Редфилда

Fig. 4. Dynamics of environmental indicators in the SPNA “Cape Martyan” and content of nutrients in its marine area in 2018: а) concentration of nitrogen compounds in the surface water layer; б) concentration of mineral phosphorus compounds (●) in the surface water layer and precipitation volume (+) in the studied area; в) the Redfield ratio

Весной 2019 г. на фоне снижения интенсивности атмосферных осадков в акватории ООПТ «Мыс Мартьян» зафиксировано повышение концентрации аммония (рис. 5б) при одновременном уменьшении содержания нитратов, нитритов и минерального фосфора (рис. 5а, б) в условиях фосфорного лимитирования ППФ (рис. 5в).

Увеличение интенсивности атмосферных осадков [они достигли пика в конце весны и в начале лета (см. рис. 5б)] практически не изменило содержания нитратов и аммония (рис. 5а), но привело к значительному росту концентрации минерального фосфора в обследованной акватории (см. рис. 5б). Это обусловило перестройку механизма минерального питания фитопланктона с фосфорного лимитирования на азотное (рис. 5в), сопровождаемое интенсивным поглощением нитратов (см. рис. 5а) из водной среды. Осенний пик атмосферных осадков (см. рис. 5б) совпал с некоторым повышением концентрации аммония и значительным ростом содержания PO_4 в морской воде, что увеличило степень азотного лимитирования ППФ.

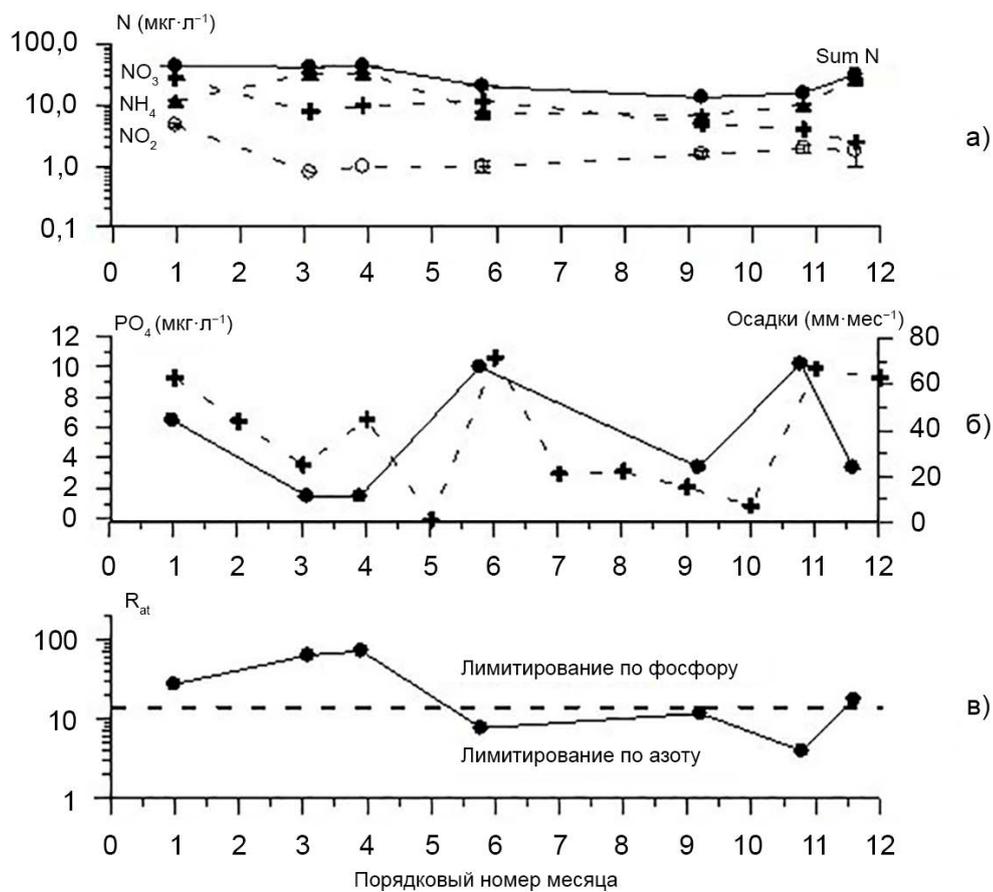


Рис. 5. Динамика параметров окружающей среды в районе ООПТ «Мыс Мартьян» и содержания биогенов в её морской акватории в 2019 г.: а) концентрация соединений азота в поверхностном слое воды; б) концентрация соединений минерального фосфора (●) в поверхностном слое воды и объём атмосферных осадков (+) в районе исследований; в) параметр Редфилда

Fig. 5. Dynamics of environmental indicators in the SPNA “Cape Martyan” and content of nutrients in its marine area in 2019: а) concentration of nitrogen compounds in the surface seawater layer; б) concentration of mineral phosphorus compounds (●) in the surface seawater layer and precipitation volume (+) in the studied area; в) the Redfield ratio

В целом исследования, выполненные в 2017–2019 гг. в прибрежно-морской акватории ООПТ «Мыс Мартьян», показали, что в летний период ППФ может лимитироваться как по соединениям азота, так и по соединениям минерального фосфора. Отмеченные феномены ставят задачу теоретической интерпретации и оценки практической значимости биохимических процессов переключения факторов лимитирования ППФ.

Впервые зависимость показателя удельной скорости роста культуры микроорганизмов [μ , с размерностью, обратной времени (1 в единицу времени)] от весовой концентрации лимитирующего субстрата в среде (C_v , единиц концентрации в единице объёма среды) была описана функцией Моно (Monod, 1942):

$$\mu = \frac{\mu_{max} C_v}{K_m + C_v}, \quad (2)$$

где μ_{max} — показатель максимальной физиологически возможной удельной скорости роста клеточной культуры (1 в единицу времени);

K_m — параметр (единиц концентрации в единице объёма среды), который характеризует интенсивность каталитических процессов, численно равный такому значению C_v , при котором $\mu = 0,5 \cdot \mu_{max}$, и обычно называемый константой Михаэлиса — Ментен.

При использовании уравнения Моно для оценки степени лимитирования ППФ, очевидно, целесообразно рассматривать две крайние по значениям биохимические ситуации: $C_v \ll K_m$ и $C_v \gg K_m$. В первом случае, когда $C_v \ll K_m$, величиной C_v в знаменателе выражения (2) можно пренебречь. Поэтому соотношение (2) превращается в линейную функцию $\mu = (\mu_{max} / K_m) \cdot C_v$, в которой $\mu_{max} / K_m = \text{const}$. То есть при $C_v \ll K_m$, что соответствует олиготрофным условиям, удельная продуктивность микроводорослей с ростом концентрации лимитирующего субстрата в среде увеличивается. Во втором случае, когда $C_v \gg K_m$, в выражении (2) можно пренебречь величиной K_m . Тогда $\mu \approx \mu_{max}$. То есть при $C_v \gg K_m$, что соответствует эвтрофным условиям, ППФ максимальна и не зависит от концентрации лимитирующего субстрата в среде.

Отметим, что по итогам множества наблюдений *ex situ* и *in situ* показано, что всё живое вещество, в том числе фитопланктон, может поглощать различное удельное количество субстратов в зависимости от их содержания в среде. Для каждого субстрата (C_f), потенциально лимитирующего ППФ, существует его минимальная внутриклеточная концентрация q_{min} , обеспечивающая жизнеспособность микроводорослей. В процессе вегетации фитопланктон может накапливать лимитирующие субстраты до уровней C_f , значительно превышающих q_{min} . Запасённые субстраты по мере своего исчерпания в среде могут быть использованы микроводорослями для продолжения клеточного деления, сопровождающегося возрастанием степени лимитирования скорости роста до тех пор, пока их внутриклеточная концентрация (C_f) не снизится до уровня $C_f = q_{min}$. Для этих условий зависимость показателя удельной скорости роста культуры микроорганизмов (μ) описывается соотношением Друпа (Droop, 1974):

$$\mu = \mu_{max}(1 - q_{min}/C_f) . \quad (3)$$

Соотношение q_{min}/C_f в формуле (3) относится к субстрату, лимитирующему ППФ в настоящее время. При переключении лимитирующих факторов (см. рис. 4 и 5) в выражении (3) следует учитывать соотношение q_{min}/C_f для фактора, управляющего процессом продуцирования. Допустимо в соотношении (3) вместо q_{min}/C_f использовать параметр, лимитирующий клеточное деление воздействием экотоксикологических факторов. Поэтому для решения проблем лимитирования процессов ППФ необходимо оценивать зависимости между C_f и C_v с учётом современных представлений о сорбционных и метаболических взаимодействиях фитопланктона с химическими, в том числе биогенными, элементами морской среды (Поликарпов и Егоров, 1986).

В экспериментальных исследованиях с радиоактивной меткой ^{32}P было получено дифференциальное уравнение кинетики фосфорного обмена у одноклеточных водорослей во времени (t), которое имело следующий вид (Егоров и др., 1982):

$$\frac{dC_f}{dt} = \frac{V_{max}C_v}{K_m + C_v} - [r + \mu_{max}(1 - q_{min}/C_f)]C_f , \quad (4)$$

где r — показатель скорости фосфорного обмена у одноклеточных водорослей ($1/t$);

V_{max} — максимальная физиологически возможная удельная скорость внутриклеточного поглощения субстрата (единиц концентрации на единицу массы микроводорослей в единицу времени).

В уравнении (4) первый член правой части — это предложенное Дагдейлом (Dugdale, 1967) соотношение для определения скорости поглощения биогенного элемента водорослями в соответствии с уравнением Михаэлиса — Ментен. Член r учитывает метаболические особенности внутриклеточного фосфорного обмена, а второй член в скобках справа отражает лимитирование продукционных процессов субстратом C_f в соответствии с уравнением Друпа (3).

Применение соотношения (3) для олиготрофных стационарных условий, когда $C_v \ll K_m$, показало, что зависимость C_f от изменения величины C_v имеет вид:

$$C_f = \frac{V_{max}}{K_m(r + \mu_{max})} C_v - \frac{q_{min}\mu_{max}}{r + \mu_{max}}. \quad (5)$$

В формуле (5) видно, что её параметры V_{max} , K_m , r , μ_{max} и q_{min} в пределах используемых теоретических представлений и при $C_v \ll K_m$ являются постоянными величинами. Отсюда следует, что в олиготрофных условиях связь между C_v и C_f линейна. Поэтому подстановка в уравнение (3) значений C_v из выражения (5) вместо C_f не изменит гиперболического роста показателя скорости клеточного деления микроводорослей (μ) при возрастании концентрации лимитирующего первичную продукцию субстрата (C_f) в среде.

При $C_v \gg K_m$, что соответствует условиям эвтрофикации вод, в первом члене правой части уравнения (4) величиной K_m можно пренебречь. С учётом этого обстоятельства в стационарных условиях зависимость C_v от параметров соотношения (4) будет иметь следующий вид:

$$C_f = \frac{\mu_{max}q_{min}}{r + \mu_{max}}. \quad (6)$$

При подстановке значения C_f из формулы (6) в уравнение (3) величина μ не будет зависеть от изменения концентрации лимитирующего субстрата в среде (C_v). Это свидетельствует о том, что в условиях эвтрофирования вод показатель удельной скорости роста микроводорослей (μ) достигает максимальных значений, однако с увеличением концентрации лимитирующего субстрата в среде (C_v) относительная скорость его извлечения из воды снижается.

Анализ продемонстрировал, что различные теоретические подходы, используемые для оценки лимитирующей роли биогенных элементов в процессах ППФ, выявляют одинаковые физиологические закономерности. И уравнение Моно (Monod, 1942), и соотношение Друпа (Droop, 1974) показывают, что в олиготрофных условиях увеличение концентрации лимитирующего субстрата в воде приводит к возрастанию скорости его извлечения из среды. Таким образом, протекание природных процессов регулирования гомеостаза экосистем осуществляется по принципу отрицательной обратной связи (Егоров, 2019). В условиях эвтрофикации с увеличением C_v влияние продукционных процессов на кондиционирование вод по фактору биогенных элементов снижается.

Заключение. Исследования, выполненные в 2017–2019 гг. в ООПТ «Мыс Мартьян», показали, что в летний период первичная продукция фитопланктона в его прибрежно-морской акватории может лимитироваться как по соединениям азота, так и по минеральному фосфору. Установлено, что в поверхностных морских водах зависимость изменения ППФ от концентрации азота в воде менее значима, чем зависимость от концентрации фосфора, что свидетельствует о линейном характере функциональной связи. При этом в течение всего годового цикла концентрации нитритов, нитратов, аммония и фосфатов изменяются, но остаются в пределах, которые обычно не приводят к гиперэвтрофикации вод по ППФ. Выявлено, что изменение концентрации биогенных элементов в морской воде коррелирует с объёмом атмосферных осадков. Поступление биогенных элементов может происходить непосредственно с осадками или с возросшим при их выпадении склоновым стоком. Наблюдения свидетельствуют, что на состав вод исследованной акватории по биогенным элементам наибольшее влияние оказывает именно склоновый сток. Установлено, что летний и осенний максимумы атмосферных осадков в большей мере увеличивают поступление в акваторию минерального фосфора, чем соединений азота. Обусловленное этим повышение концентрации минерального фосфора в морской воде приводит

к изменению режима лимитирования ППФ с фосфорного на азотный. Показано, что в олиготрофных условиях увеличение концентрации лимитирующего субстрата в морской воде обуславливает возрастание скорости его извлечения из среды в соответствии с принципом отрицательной обратной связи, регулирующей природный гомеостаз экосистемы. В условиях эвтрофирования влияние продукционных процессов микроводорослей на кондиционирование вод по фактору биогенных элементов снижается.

Работа выполнена в рамках тем государственного задания ФИЦ ИнБЮМ «Молисмологические и биогеохимические основы гомеостаза морских экосистем» (№ 121031500515-8) и НБС — ННЦ РАН «Проведение мониторинговых исследований и определение современного состояния биоты Государственного природного заповедника «Мыс Мартьян»» (№ АААА-А20-120110690010-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Виноградов М. Е., Сапожников В. В., Сушкина Э. А. *Экосистема Чёрного моря*. Москва : Наука, 1992. 110 с. [Vinogradov M. E., Sapozhnikov V. V., Sushkina E. A. *Ekosistema Chernogo morya*. Moscow : Nauka, 1992, 110 p. (in Russ.)]
2. Егоров В. Н. *Теория радиоизотопного и химического гомеостаза морских экосистем* / ФИЦ «Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского РАН». Севастополь : ФИЦ ИнБЮМ, 2019. 356 с. [Egorov V. N. *Theory of Radioisotope and Chemical Homeostasis of Marine Ecosystems* / A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS. Sevastopol : IBSS, 2019, 356 p. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/978-5-6042938-5-0>
3. Егоров В. Н., Зесенко А. Я., Пархоменко А. В., Финенко З. З. Математическое описание кинетики обмена минерального фосфора одноклеточными водорослями // *Гидробиологический журнал*. 1982. Т. 18, вып. 4. С. 45–50. [Egorov V. N., Zesenko A. Ya., Parkhomenko A. V., Finenko Z. Z. Mathematical description of the kinetics of mineral phosphorus metabolism by unicellular algae. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1982, vol. 18, iss. 4, pp. 45–50. (in Russ.)]
4. Егоров В. Н., Гулин С. Б., Поповичев В. Н., Мирзоева Н. Ю., Терещенко Н. Н., Лазоренко Г. Е., Малахова Л. В., Плотицына О. В., Малахова Т. В., Проскурнин В. Ю., Сидоров И. Г., Гулина Л. В., Стецюк А. П., Марченко Ю. Г. Биогеохимические механизмы формирования критических зон в Чёрном море в отношении загрязняющих веществ // *Морской экологический журнал*. 2013. Т. 12, № 4. С. 5–26. [Egorov V. N., Gulina S. B., Popovichev V. N., Mirzoeva N. Yu., Tereshchenko N. N., Lazorenko G. E., Malakhova L. V., Plotitsyna O. V., Malakhova T. V., Proskurnin V. Yu., Sidorov I. G., Gulina L. V., Stetsyuk A. P., Marchenko Yu. G. Biogeochemical mechanisms of formation of critical zones concerning to pollutants in the Black Sea. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2013, vol. 12, no. 4, pp. 5–26. (in Russ.)]
5. Егоров В. Н., Плугатарь Ю. В., Малахова Л. В., Мирзоева Н. Ю., Гулин С. Б., Поповичев В. Н., Садогурский С. Е., Малахова Т. В., Щуров С. В., Проскурнин В. Ю., Бобко Н. И., Марченко Ю. Г., Стецюк А. П. Экологическое состояние акватории особо охраняемой природной территории «Мыс Мартьян» и проблема реализации её устойчивого развития по факторам эвтрофикации, радиоактивного и химического загрязнения вод // *Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян»*. 2018а. № 9. С. 36–40. [Egorov V. N., Plugatar Yu. V., Malakhova L. V., Mirzoeva N. Yu., Gulina S. B., Popovichev V. N., Sadogurskii S. E., Malakhova T. V., Shchurov S. V., Proskurnin V. Yu., Bobko N. I., Marchenko Yu. G., Stetsyuk A. P. The ecological status of the waters of SPNA “Cape Martyan” and the problem of implementation of its sustainable development, factors of eutrophication, radioactive and chemical pollution of water. *Nauchnye zapiski prirodnogo zapovednika “Mys Mart’yan”*, 2018a, no. 9, pp. 36–40. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.25684/NBG.scnote.009.2018.04>
6. Зайцев Ю. П. *Самое синее в мире*. Нью-Йорк : ООН. 1998. 142 с. [Zaitsev Yu. P. *Samoe sinee v mire*. New-York : UN, 1998, 142 p. (in Russ.)]

7. Зайцев Ю. П., Поликарпов Г. Г. Экологические процессы в критических зонах Чёрного моря: синтез результатов двух направлений исследований с середины XX до начала XXI века // *Морской экологический журнал*. 2002. Т. 1, № 1. С. 33–55. [Zaitsev Yu. P., Polikarpov G. G. Ecological processes in critical zones of the Black Sea (Results synthesis of two research directions, middle of the XXth – beginning of the XXIth centuries). *Morskij ekologicheskij zhurnal*, 2002, vol. 1, no. 1, pp. 33–55. (in Russ.)]
8. Зилов Е. А. *Гидробиология и водная экология (организация, функционирование и загрязнение водных экосистем)*. Иркутск : Изд-во Иркутского гос. ун-та, 2009. 147 с. [Zilov E. A. *Gidrobiologiya i vodnaya ekologiya (organizatsiya, funktsionirovanie i zagryaznenie vodnykh ekosistem)*. Irkutsk : Izd-vo Irkutskogo gos. un-ta, 2009, 147 p. (in Russ.)]
9. Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н. *Морская динамическая радиохемэкология*. Москва : Энергоатомиздат, 1986. 175 с. [Polikarpov G. G., Egorov V. N. *Morskaya dinamicheskaya radiokhemoekologiya*. Moscow : Energoatomizdat, 1986, 175 p. (in Russ.)]
10. Об утверждении положения о природном парке регионального значения Республики Крым «Мыс Мартьян» : Постановление Совета министров Республики Крым от 29.12.2018 № 681 // *Правительство Республики Крым* : официальный портал. [Ob utverzhdenii polozheniya o prirodnom parke regional'nogo znacheniya Respubliki Krym "Mys Mart'yan" : Postanovlenie Soveta ministrov Respubliki Krym ot 29.12.2018 no. 681. *Pravitel'stvo Respubliki Krym* : ofitsial'nyi portal. (in Russ.)]. URL: <https://rk.gov.ru/ru/document/show/15253> [accessed: 02.11.2020].
11. *Руководство по методам химического анализа морских вод*. Ленинград : Гидрометеоздат, 1977. 208 с. [*Rukovodstvo po metodam khimicheskogo analiza morskikh vod*. Leningrad : Gidrometeoizdat, 1977, 208 p. (in Russ.)]
12. *Современное состояние береговой зоны Крыма* / ред. Ю. Н. Горячкин. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2015. 252 с. [*The Current State of the Crimean Coastal Zone* / Yu. N. Goryachkin (Ed.). Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2015, 252 p. (in Russ.)]
13. *Температура воды. Ялта, вода (°C) за 2017–2019 гг.* : [сайт]. [*Water Temperature. Yalta, Water (°C) for 2017–2019* : [site]. (in Russ.)]. URLs: http://blacksea-map.ru/sst/doc/yalta_2017.html, http://blacksea-map.ru/sst/doc/yalta_2018.html, and http://blacksea-map.ru/sst/doc/yalta_2019.html [accessed: 03.11.2020].
14. Юнев О. А., Коновалов С. К., Великова В. *Антропогенная эвтрофикация в пелагической зоне Чёрного моря: долговременные тренды, механизмы, последствия* / Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского РАН ; Мор. гидрофиз. ин-т РАН. Москва : ГЕОС, 2019. 164 с. [Yunev O. A., Konovalov S. K., Velikova V. *Anthropogenic Eutrophication in the Black Sea Pelagic Zone: Long-Term Trends, Mechanisms, Consequences* / A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS ; Marine Hydrophysical Institute of RAS. Moscow : GEOS, 2019, 164 p. (in Russ.)]
15. Egorov V. N., Popovichev V. N., Gulin S. B., Bobko N. I., Rodionova N. Yu., Tsarina T. V., Marchenko Yu. G. The influence of phytoplankton primary production on the cycle of biogenic elements in the coastal waters off Sevastopol, Black Sea. *Russian Journal of Marine Biology*, 2018b, vol. 44, iss. 3, pp. 240–247. <https://doi.org/10.1134/S1063074018030057>
16. Droop M. R. The nutrient status of algae cells in continuous culture. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1974, vol. 54, iss. 4, pp. 825–855. <https://doi.org/10.1017/S002531540005760X>
17. Dugdale R. C. Nutrient limitation in the sea: Dynamics, identification and significance. *Limnology and Oceanography*, 1967, vol. 12, iss. 4, pp. 685–695. <https://doi.org/10.4319/lo.1967.12.4.0685>
18. Monod J. *Recherches sur la croissance des cultures bactériennes* : these. Paris : Hermann & Cie, 1942, 210 p.
19. Redfield A. C. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*, 1958, vol. 46, no. 3, pp. 205–221.

**CONTENT OF NUTRIENTS
AND LIMITATION OF PHYTOPLANKTON PRIMARY PRODUCTION
IN THE SPECIALLY PROTECTED NATURAL AREA “CAPE MARTYAN” (BLACK SEA)**

V. N. Egorov^{1,2}, N. I. Bobko¹, Yu. G. Marchenko¹, and S. Ye. Sadogurskiy²

¹A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation

²Nikitsky Botanical Gardens – National Scientific Center of RAS, Yalta, Russian Federation

E-mail: egorov.ibss@yandex.ru

The results are presented of studying the content of nitrogen compounds and mineral phosphorus, as well as phytoplankton primary production (PPP). The research was carried out in 2017–2019 in the marine area of the specially protected natural area “Cape Martyan” located on the southern coast of Crimea (Black Sea). As found, during summer in the surface seawater layer, PPP can be limited by both nitrogen and phosphorus. The dependence of PPP variation on the concentration of total nitrogen in water is not significant, while the dependence on the concentration of phosphorus is significant. It is shown that during the entire annual cycle, concentrations of nitrites, nitrates, ammonium, and mineral phosphorus vary but remain within the limits that do not lead to water hypereutrophication. A high ecological significance of precipitation was revealed: the related increase in PO₄ concentration caused a transition in PPP limitation mode from phosphorus to nitrogen one. Using theoretical concepts, it is substantiated that, under oligotrophic conditions, an increase in the concentration of the substrate limiting PPP in water results in an increase in the rate of its uptake from the environment in accordance with the negative feedback of natural regulation of ecosystem homeostasis. Under conditions of eutrophication, the effect of production processes on water conditioning by the factor of nutrients decreases.

Keywords: Black Sea, Cape Martyan, nitrogen compounds, phosphates, precipitation, plankton, primary production, limitation



УДК 582.261.1:[57.083.134:661.336]

ИНТЕНСИВНАЯ КУЛЬТУРА
***CYLINDROTHECA CLOSTERIUM* (EHRENBERG) REIMANN ET LEWIN**
НА ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЕ С ГИДРОКАРБОНАТОМ НАТРИЯ

© 2021 г. С. Н. Железнова, Р. Г. Геворгиз

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация
E-mail: zheleznovasveta@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.12.2019; после доработки 28.05.2020;
принята к публикации 29.09.2021; опубликована онлайн 30.11.2021.

Экспериментально показана возможность использования гидрокарбоната натрия в питательной среде для обеспечения культуры *C. closterium* углеродом в условиях интенсивного культивирования без подачи CO_2 в суспензию. После адаптации *C. closterium* к питательной среде с гидрокарбонатом натрия с концентрацией $1,2 \text{ г}\cdot\text{л}^{-1}$ наблюдался активный рост с максимальной продуктивностью $0,6\text{--}0,7 \text{ г}\cdot(\text{л}\cdot\text{сут})^{-1}$ сухой массы. В клетки диатомовых водорослей углерод проникает как в форме углекислого газа, так и в форме гидрокарбонат-ионов. Однако все питательные среды для искусственного культивирования диатомей по-прежнему предполагают применение CO_2 из атмосферы или баллона. Цель работы — оценить возможность использования гидрокарбоната натрия для обеспечения *C. closterium* углеродом в условиях интенсивного культивирования без подачи CO_2 в суспензию. Культуру выращивали в режиме накопительного культивирования в колбе объёмом 1 л на питательной среде RS, приготовленной на стерильной черноморской воде, следующего состава ($\text{г}\cdot\text{л}^{-1}$): NaNO_3 — 0,775; $\text{NaH}_2\text{PO}_4\cdot 2\text{H}_2\text{O}$ — 0,0641; $\text{Na}_2\text{SiO}_3\cdot 9\text{H}_2\text{O}$ — 0,386; Na_2EDTA — 0,0872; $\text{FeSO}_4\cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,045; $\text{CuSO}_4\cdot 5\text{H}_2\text{O}$ — $0,2\cdot 10^{-3}$; $\text{ZnSO}_4\cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — $0,44\cdot 10^{-3}$; $\text{CoCl}_2\cdot 6\text{H}_2\text{O}$ — $0,2\cdot 10^{-3}$; $\text{MnCl}_2\cdot 4\text{H}_2\text{O}$ — $0,36\cdot 10^{-3}$; $\text{NaMoO}_4\cdot \text{H}_2\text{O}$ — $0,12\cdot 10^{-3}$. Предварительно в ней растворили $1,2 \text{ г}\cdot\text{л}^{-1}$ гидрокарбоната натрия. Суспензию клеток перемешивали посредством магнитной мешалки (250 оборотов в минуту). На 4-й день эксперимента в культуру добавили 1 г NaHCO_3 и 2 мл 0,1 н соляной кислоты, чтобы снизить pH до 8,6. Со 2-го дня эксперимента зарегистрирован активный рост с максимальной продуктивностью $0,6 \text{ г}\cdot(\text{л}\cdot\text{сут})^{-1}$. После добавления в активно растущую культуру $1 \text{ г}\cdot\text{л}^{-1}$ гидрокарбоната натрия и снижения pH до 8,6 наблюдали снижение скорости роста практически до нуля, однако, судя по скорости повышения pH среды за время адаптации, культура активно поглощала гидрокарбонат-ионы. Экспериментально показана возможность культивирования бентосной диатомовой водоросли *C. closterium* на питательной среде с высоким содержанием гидрокарбоната натрия. Установлено, что на питательной среде RS с добавлением $1,2 \text{ г}\cdot\text{л}^{-1}$ гидрокарбоната натрия в условиях интенсивного культивирования максимальная продуктивность *C. closterium* достигает $0,7 \text{ г}\cdot(\text{л}\cdot\text{сут})^{-1}$, при этом отмечено существенное повышение pH среды. По нашим данным, оптимальное значение pH среды для роста *C. closterium* находится в диапазоне 8,4–9,4. При $\text{pH} > 9,4$ рост диатомовых водорослей замедляется, а при достижении в питательной среде значения pH 9,9 культура переходит в фазу отмирания.

Ключевые слова: питательная среда, культивирование, диатомовые водоросли, гидрокарбонат натрия

Диатомовые водоросли обладают достаточно эффективным углеродконцентрирующим механизмом (Lebeau & Robert, 2003 ; Matsuda et al., 2017 ; Matsuda & Kroth, 2014). По количественному и качественному составу карбоангидраз диатомеи превосходят другие виды водорослей, что позволяет им обитать в разнообразных водоёмах с различной концентрацией CO_2 и HCO_3^- (Lebeau & Robert, 2003 ; Roberts et al., 2007). Как представители вторичного эндосимбиоза (Keeling, 2010), диатомовые водоросли унаследовали способность синтезировать десять уникальных карбоангидраз, принадлежащих к α -, β -, γ - и θ -типу, которые расположены по всему пути транспорта неорганического углерода из окружающей среды в хлоропласт (Berges et al., 2002 ; Jensen et al., 2019 ; Matsuda & Kroth, 2014). Наличие такой структуры в совокупности с циклом мочевины и способностью диатомей к C_4 -фотосинтезу в значительной мере снижает потери CO_2 клеткой и позволяет диатомовым водорослям выживать в неблагоприятных условиях (Хорн, 1972 ; Obata et al., 2013 ; Reinfelder et al., 2004).

Известно, что неорганический углерод проникает в клетку преимущественно в виде CO_2 , путём свободной диффузии, а также путём активного транспорта HCO_3^- за счёт энергии АТФ (Lebeau & Robert, 2003 ; Matsuda et al., 2017). Несмотря на то, что о способности диатомовых водорослей использовать гидрокарбонаты известно достаточно давно (Matsuda & Kroth, 2014 ; Matsumoto et al., 2017 ; Obata et al., 2013), все питательные среды для искусственного культивирования диатомей по-прежнему предполагают использование CO_2 из атмосферы или баллона, в том числе для выращивания плотных культур в промышленных масштабах (Lebeau & Robert, 2003 ; Matsumoto et al., 2017 ; Reinfelder et al., 2004). В литературе отсутствуют сведения об адаптивной способности диатомовых водорослей к среде с большими концентрациями гидрокарбонатов и высокими величинами pH, а также нет информации о применении питательных сред с гидрокарбонатами для интенсивного культивирования плотных культур.

C. closterium — один из наиболее удобных объектов исследования среди множества морских диатомовых водорослей. Кроме того, *C. closterium* является перспективным объектом для культивирования в промышленных масштабах. Именно поэтому в данной работе была поставлена цель оценить возможность использования гидрокарбоната натрия для обеспечения *C. closterium* углеродом в условиях интенсивного культивирования без подачи CO_2 в суспензию.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

C. closterium из коллекции культур ФИЦ ИнБЮМ адаптировали к условиям интенсивного культивирования на люминоstate в течение двух недель. Культуру выращивали в режиме накопительного культивирования в колбе объёмом 1 л, на питательной среде RS, приготовленной на стерильной черноморской воде, следующего состава ($\text{г}\cdot\text{л}^{-1}$): NaNO_3 — 0,775; $\text{NaH}_2\text{PO}_4\cdot 2\text{H}_2\text{O}$ — 0,0641; $\text{Na}_2\text{SiO}_3\cdot 9\text{H}_2\text{O}$ — 0,386; Na_2EDTA — 0,0872; $\text{FeSO}_4\cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,045; $\text{CuSO}_4\cdot 5\text{H}_2\text{O}$ — $0,2\cdot 10^{-3}$; $\text{ZnSO}_4\cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — $0,44\cdot 10^{-3}$; $\text{CoCl}_2\cdot 6\text{H}_2\text{O}$ — $0,2\cdot 10^{-3}$; $\text{MnCl}_2\cdot 4\text{H}_2\text{O}$ — $0,36\cdot 10^{-3}$; $\text{NaMoO}_4\cdot \text{H}_2\text{O}$ — $0,12\cdot 10^{-3}$ (Железнова и др., 2015). Водоросли выращивали при постоянной температуре (20 ± 1) °C и круглосуточном освещении лампами ЛБ 40 со средней облучённостью рабочей поверхности $27 \text{ Вт}\cdot\text{м}^{-2}$ (12 клк). В процессе адаптации культуру барботировали воздухом посредством компрессорной установки (0,5 л воздуха на 1 л культуры в минуту).

Первый этап эксперимента. По достижении плотности культуры в $1 \text{ г}\cdot\text{л}^{-1}$ сухой массы часть объёма культуры центрифугировали (3 мин при 1450 г). Удалив надосадочную жидкость, к сырой биомассе добавили свежую питательную среду RS, в которой предварительно растворили $1,2 \text{ г}\cdot\text{л}^{-1}$ гидрокарбоната натрия. Полученную суспензию объёмом 1 л и плотностью $1,2 \text{ г}\cdot\text{л}^{-1}$ поместили в колбу, установленную на магнитную мешалку. Площадь поверхности суспензии (раздела фаз) составила 50 см^2 . На протяжении всего эксперимента культуру выращивали в накопительном режиме при постоянной скорости перемешивания 250 оборотов в мин. Экспериментальная установка показана на рис. 1.

Ежедневно определяли плотность культуры методом йодатной окисляемости (Геворгиз и др., 2015) и величину pH с точностью 0,01 посредством pH-контроллера Aqua Medic, снабжённого комбинированным электродом.

Второй этап эксперимента. На 4-й день эксперимента в культуру добавили 1 г NaHCO_3 и 2 мл 0,1 н соляной кислоты, чтобы снизить pH до 8,6.



Рис. 1. Культивирование *C. closterium* на питательной среде с гидрокарбонатом натрия как единственным источником углерода

Fig. 1. *C. closterium* cultivation on a nutrient medium with sodium bicarbonate as the sole carbon source

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика плотности культуры и pH среды представлена на рис. 2. На первом этапе эксперимента культуру в течение суток адаптировали к питательной среде с гидрокарбонатом натрия; при этом часть клеток погибла, о чём свидетельствует снижение плотности культуры до $0,9 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$ и величины pH среды до 8,77. Со 2-го дня эксперимента отмечен активный рост культуры с максимальной продуктивностью $0,6 \text{ г} \cdot (\text{л} \cdot \text{сут})^{-1}$. Этому росту сопутствовало значительное повышение pH среды, то есть клетки активно ассимилировали углерод в форме HCO_3^- . После добавления в активно растущую культуру $1 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$ гидрокарбоната натрия и снижения pH до 8,6 на втором этапе эксперимента зарегистрировано снижение скорости роста культуры практически до нуля, однако, судя по скорости повышения pH среды за время адаптации, культура активно поглощала гидрокарбонат-ионы (рис. 2). После адаптации наблюдался активный рост культуры с максимальной продуктивностью $0,7 \text{ г} \cdot (\text{л} \cdot \text{сут})^{-1}$, который также сопровождался высокой скоростью защелачивания среды. При достижении pH среды 9,4 рост культуры замедлился, при pH = 9,9 полностью прекратился. Спустя сутки отмечен переход культуры в фазу отмирания.

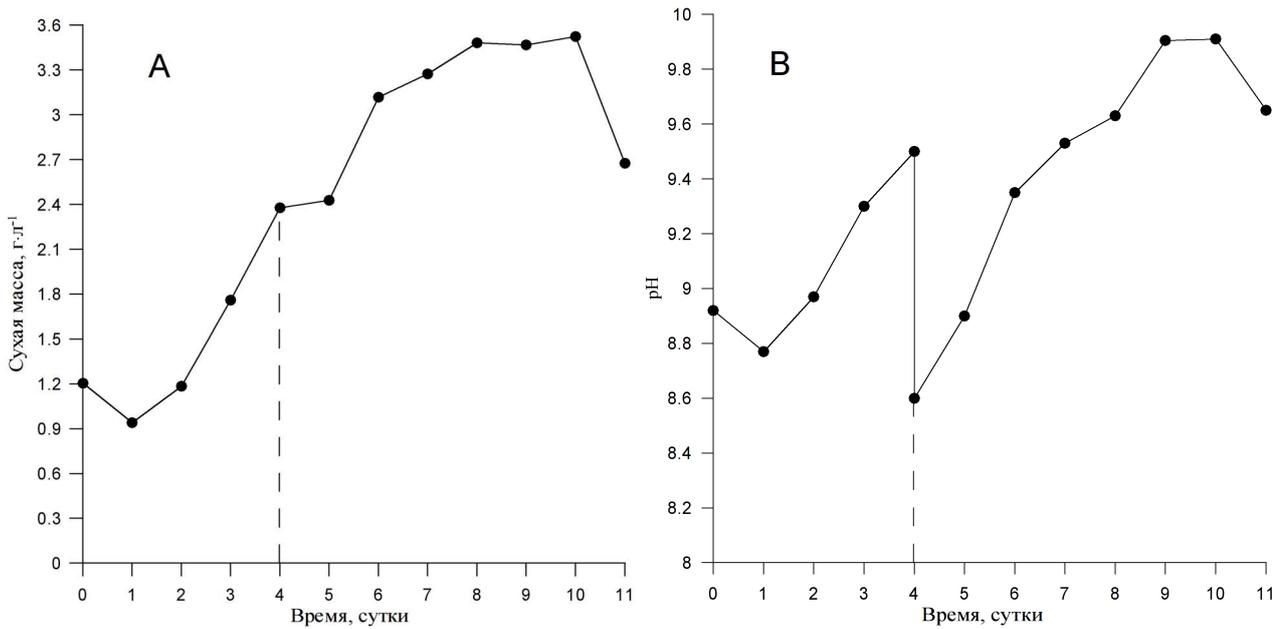


Рис. 2. Динамика плотности культуры при использовании бикарбоната натрия в качестве единственного источника углерода (А) и динамика pH в процессе культивирования (В). Пунктирная линия указывает момент добавления в культуру 1 г NaHCO_3 и снижения pH среды до 8,6

Fig. 2. Dynamics of the culture density when using sodium bicarbonate as the sole source of carbon (A) and pH dynamics during cultivation (B). The dotted line indicates the moment of adding 1 g of NaHCO_3 to the culture and lowering pH down to 8.6

На основании полученных результатов и с учётом того факта, что в питательной среде при $\text{pH} > 8,4$ практически отсутствует растворённый углекислый газ (Краткая химическая энциклопедия, 1961 ; Сонненфелд, 1988 ; Хорн, 1972), можно утверждать, что культура *C. closterium* активно росла, поглощая ионы HCO_3^- из питательной среды (Куприянова и Самылина, 2015). Таким образом, в питательных средах для интенсивного культивирования морских диатомовых водорослей вполне возможно использование NaHCO_3 ($1 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$ и более) в качестве единственного источника углерода.

Составим предельную оценку для урожая, полученного на питательной среде с гидрокарбонатом натрия. В общем случае, когда биогенный элемент из растворённой неорганической соли полностью, без потерь преобразуется в органическую массу, причём потери, связанные с синтезом экзометаболитов, также отсутствуют, максимально возможный урожай (B_{MAX}) составит:

$$B_{\text{MAX}} = \frac{M(S)}{Y_S \cdot M(SX)} \cdot m(SX), \quad (1)$$

где Y_S — доля биогенного элемента в биомассе;

$M(S)$ и $M(SX)$ — молярная масса биогенного элемента и соли, содержащей биогенный элемент, соответственно, $\text{г} \cdot \text{моль}^{-1}$;

$m(SX)$ — масса соли, растворённой в питательной среде, $\text{г} \cdot \text{л}^{-1}$.

Углерод в биомассе многих видов микроводорослей составляет примерно 50 % (Хорн, 1972 ; Allen et al., 2011). Однако из-за большой доли зольного остатка в биомассе у бентосных диатомовых водорослей эта величина колеблется в значительных пределах (Anderson, 1995 ; Brown & Jeffrey, 1995). Из литературы известно, что в фазе активного роста в состав биомассы микроводорослей *Cylindrotheca* sp. входят: суммарные белки — 41 % от сухой массы

(Brown & Jeffrey, 1995 ; Brown et al., 1997); углеводы — 25 % (Gügi et al., 2015 ; Nesara & Bedi, 2019); липиды — 1 % (Ying & Kangsen, 2005). Если учесть, что доля углерода в белках в среднем составляет 52 %, в углеводах 40 %, а в липидах 75 % (Краткая химическая энциклопедия, 1961), можно считать, что доля углерода в органической части биомассы *C. closterium* составляет 48 %.

С учётом доли зольного остатка у микроводорослей выражение (1) принимает вид:

$$B_{MAX} = \frac{M(C)}{(1 - z) \cdot Y_C^{ORG} \cdot M(NaHCO_3)} \cdot m(NaHCO_3), \quad (2)$$

где z — доля зольного остатка в биомассе;

Y_C^{ORG} — доля углерода в органической части биомассы;

$M(C)$ и $M(NaHCO_3)$ — молярная масса углерода и гидрокарбоната натрия соответственно, г·моль⁻¹;

$m(NaHCO_3)$ — масса гидрокарбоната натрия, растворённого в питательной среде, г·л⁻¹.

По нашим данным, доля зольного остатка в биомассе *C. closterium* составляет 33 % (Геворгиз и др., 2015); в эксперименте навеска $NaHCO_3$, растворённая в питательной среде, — 1,2 г·л⁻¹. Следовательно, подставляя эти величины в (2), можно увидеть, что максимальный прирост биомассы (урожай, B_{MAX}) составит 0,53 г·л⁻¹. Если учесть углерод (суммарный углерод в форме HCO_3^- и CO_3^{2-}), содержащийся в черноморской воде, концентрация которого достигает 0,007 г·л⁻¹ (Краткая химическая энциклопедия, 1961), B_{MAX} составит 0,575 г·л⁻¹.

В эксперименте за 4 суток урожай составил 1,2 г·л⁻¹ (см. рис. 2А), что более чем вдвое превышает предельную оценку. С другой стороны, в питательную среду добавлено 1,2 г $NaHCO_3$, но если в эксперименте прирост составил 1,2 г·л⁻¹ сухой массы водорослей, то с учётом углерода в черноморской воде должно быть затрачено минимум 2,66 г $NaHCO_3$. Это следует из того, что в 1,2 г биомассы органическая часть составляет $1,2 \times (1 - 0,33) = 0,8$ г; доля углерода в органической части — $0,8 \times 0,48 = 0,384$ г; доля углерода в $NaHCO_3$ — 14,3 %. Необходимо учесть и тот факт, что в питательной среде при $pH > 8,4$ из-за гидролиза гидрокарбонат-ионов (Скопинцев, 1975 ; Сонненфелд, 1988 ; Хорн, 1972) равновесие



смещено вправо, в сторону образования CO_3^{2-} , то есть в питательной среде при высоких значениях pH часть углерода находится в недоступной для фотосинтеза форме (Куприянова и Самылина, 2015 ; Jansson & Northen, 2010). Следовательно, заведомо не весь углерод из соли $NaHCO_3$, растворённой в питательной среде, поглотился клетками для фотосинтеза; часть углерода в карбонатной форме осталась в питательной среде.

Оценим количество $NaHCO_3$, которое необходимо затратить для прироста 1,2 г биомассы при значении pH среды $> 8,4$. Известно, что клетки фототрофов при поглощении 1 моля гидрокарбонат-ионов HCO_3^- для фотосинтеза в питательную среду выделяют 1 моль гидроксид-ионов OH^- (Jansson & Northen, 2010), что приводит к смещению равновесия (3) вправо и к образованию 1 моля карбонат-ионов CO_3^{2-} . Таким образом, убыль HCO_3^- в питательной среде связана не только с изъятием гидрокарбонат-ионов клетками для фотосинтеза, но и с образованием в питательной среде карбонат-ионов. Поэтому, чтобы получить 1,2 г биомассы, необходимо затратить минимум $1,2 \times (1 - 0,33) \times 0,48 / 0,143 \times 2 = 5,4$ г $NaHCO_3$, что более чем в 4 раза превышает навеску гидрокарбоната натрия, растворённого в питательной среде, в эксперименте.

Такое явное несоответствие связано, возможно, с тем, что в культуральной среде активно растворялся атмосферный CO_2 . Несмотря на то, что удельная поверхность раздела фаз в эксперименте была небольшой, скорость растворения углекислоты в питательной среде была достаточной для интенсивного роста *C. closterium*. Со 2-го по 4-й день эксперимента прирост

составил $1,2 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$ биомассы (см. рис. 2А); $1,2 \text{ г}$ сухой биомассы *C. closterium* содержит $0,387 \text{ г}$ органического углерода. В питательную среду было внесено $0,171 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$ неорганического углерода. Следовательно, за двое суток в питательной среде растворилось минимум $0,387 - 0,171 = 0,216 \text{ г}$ углерода, или $0,4 \text{ г} \cdot (\text{л} \cdot \text{сут})^{-1} \text{ CO}_2$. Отметим, что данная оценка носит приближённый характер; для расчёта скорости поглощения атмосферного CO_2 культурой *C. closterium* в дальнейшем необходимо проведение специальных исследований.

Заключение. Экспериментально показана возможность культивирования бентосной диатомовой водоросли *C. closterium* на питательной среде с высоким содержанием гидрокарбоната натрия. Установлено, что на питательной среде RS с добавлением $1,2 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$ гидрокарбоната натрия в условиях интенсивного культивирования продуктивность *C. closterium* достигает $0,7 \text{ г} \cdot (\text{л} \cdot \text{сут})^{-1}$, при этом отмечено значительное повышение pH среды. По нашим данным, оптимальное значение pH среды для роста *C. closterium* находится в диапазоне 8,4–9,4. При $\text{pH} > 9,4$ рост диатомовых водорослей замедляется, а при достижении $\text{pH} = 9,9$ культура переходит в фазу отмирания.

Разработка питательных сред с гидрокарбонатом натрия для интенсивного культивирования диатомовых водорослей является перспективной задачей, поскольку в значительной мере облегчает обеспечение культуры углеродом, особенно в промышленных масштабах. Добавление гидрокарбонатов в питательную среду способствует увеличению буферности системы и исключает резкие изменения pH, а также потери углерода в виде CO_2 . Кроме того, использование питательных сред с гидрокарбонатами не исключает процессов абсорбции CO_2 из атмосферы даже при малой площади раздела фаз. По данным эксперимента, во время активного роста культура получала минимум 50 % атмосферного углерода.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ гос. регистрации 121030300149-0) и при финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-34-00672.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Геворгиз Р. Г., Железнова С. Н., Никонова Л. Л., Бобко Н. И., Нехорошев М. В. Оценка плотности культуры фототрофных микроорганизмов методом йодатной окисляемости. Севастополь : ФГБУН ИМБИ, 2015. 31 с. [Gevorgiz R. G., Zheleznova S. N., Nikonova L. L., Bobko N. I., Nekhoroshev M. V. *Otsenka plotnosti kul'tury fototrofnnykh mikroorganizmov metodom iodatnoi okislyaemosti*. Sevastopol : FGBUN IMBI, 2015, 31 p. (in Russ.). <https://repository.marine-research.org/handle/299011/43>
2. Железнова С. Н., Геворгиз Р. Г., Бобко Н. И., Лелеков А. С. Питательная среда для интенсивной культуры диатомовой водоросли *Cylindrotheca closterium* (Ehrenb.) Reimann et Lewin – перспективного объекта биотехнологий // *Актуальная биотехнология*. 2015. № 3 (14). С. 46–48. [Zheleznova S. N., Gevorgiz R. G., Bobko N. I., Lelekov A. S. The culture medium for the intensive culture of diatomic alga *Cylindrotheca closterium* (Ehrenb.)
3. Reimann et Lewin – promising biotech facility. *Aktual'naya biotekhnologiya*, 2015, no. 3 (14), pp. 46–48. (in Russ.)
3. Куприянова Е. В., Самылина О. С. CO_2 -концентрирующий механизм и его особенности у галоалкалофильных цианобактерий // *Микробиология*. 2015. Т. 84, № 2. С. 144–159. [Kupriyanova E. V., Samylina O. S. CO_2 -concentrating mechanism and its traits in haloalkaliphilic cyanobacteria. *Mikrobiologiya*, 2015, vol. 84, no. 2, pp. 144–159. (in Russ.). <https://doi.org/10.7868/S0026365615010073>
4. *Краткая химическая энциклопедия* / ред. И. Л. Кнунянц. Москва : Советская энциклопедия, 1961. 931 с. [*Kratkaya khimicheskaya entsiklopediya* / I. L. Knunyants (Ed.). Moscow : Sovetskaya entsiklopediya, 1961, 931 p. (in Russ.)]
5. Скопинцев Б. А. *Формирование современного химического состава вод Чёрного моря*. Ленинград : Гидрометеиздат, 1975. 336 с. [Skopintsev B. A. *Formirovanie sovremennogo*

- khimicheskogo sostava vod Chernogo morya*. Leningrad : Gidrometeoizdat, 1975, 336 p. (in Russ.)]
6. Сонненфелд П. *Рассолы и эвапориты* : пер. с англ. Москва : Мир, 1988. 480 с. [Sonnenfeld P. *Pickles and Evaporates*. Moscow : Mir, 1988, 480 p. (in Russ.)]
 7. Хорн Р. А. *Морская химия (структура воды и химия гидросферы)* : пер. с англ. Москва : Мир, 1972. 400 с. [Horne R. A. *Marine Chemistry: The Structure of Water and the Chemistry of the Hydrosphere*. Moscow : Mir, 1972, 400 p. (in Russ.)]
 8. Allen A. E., Dupont C. L., Oborník M., Horák A., Nunes-Nesi A., McCrow J. P., Zheng H., Johnson D. A., Hu H., Fernie A. R., Bowler C. Evolution and metabolic significance of the urea cycle in photosynthetic diatoms. *Nature*, 2011, vol. 473, iss. 7346, pp. 203–207. <https://doi.org/10.1038/nature10074>
 9. Anderson L. A. On the hydrogen and oxygen-content of marine phytoplankton. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 1995, vol. 42, iss. 9, pp. 1675–1680. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(95\)00072-E](https://doi.org/10.1016/0967-0637(95)00072-E)
 10. Berges J. A., Varela D. E., Harrison P. J. Effects of temperature on growth rate, cell composition and nitrogen metabolism in the marine diatom *Thalassiosira pseudonana* (Bacillariophyceae). *Marine Ecology Progress Series*, 2002, vol. 225, pp. 139–146. <https://doi.org/10.3354/meps225139>
 11. Brown M. R., Jeffrey S. W. The amino acid and gross composition of marine diatoms potentially useful for mariculture. *Journal of Applied Phycology*, 1995, vol. 7, iss. 6, pp. 521–527. <https://doi.org/10.1007/BF00003938>
 12. Brown M. R., Jeffrey S. W., Volkman J. K., Dunstan G. A. Nutritional properties of microalgae for mariculture. *Aquaculture*, 1997, vol. 151, iss. 1–4, pp. 315–331. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(96\)01501-3](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(96)01501-3)
 13. Gügi B., Le Costaouec T., Burel C., Lerouge P., Helbert W., Bardor M. Diatom-specific oligosaccharide and polysaccharide structures help to unravel biosynthetic capabilities in diatoms. *Marine Drugs*, 2015, vol. 13, iss. 9, pp. 5993–6018. <https://doi.org/10.3390/md13095993>
 14. Jansson C., Northen T. Calcifying cyanobacteria – The potential of biomineralization for carbon capture and storage. *Current Opinion in Biotechnology*, 2010, vol. 21, iss. 3, pp. 365–371. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2010.03.017>
 15. Jensen E. L., Clement R., Kosta A., Maberly S. C., Gontero B. A new widespread subclass of carbonic anhydrase in marine phytoplankton. *The ISME Journal*, 2019, vol. 13, pp. 2094–2106. <https://doi.org/10.1038/s41396-019-0426-8>
 16. Keeling P. J. The endosymbiotic origin, diversification and fate of plastids. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 2010, vol. 365, iss. 1541, pp. 729–748. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0103>
 17. Lebeau T., Robert J.-M. Diatom cultivation and biotechnologically relevant products. Part I: Cultivation at various scales. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2003, vol. 60, iss. 6, pp. 612–623. <https://doi.org/10.1007/s00253-002-1176-4>
 18. Matsuda Y., Hopkinson B. M., Nakajima K., Dupont C. L., Tsuji Y. Mechanisms of carbon dioxide acquisition and CO₂ sensing in marine diatoms: A gateway to carbon metabolism. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 2017, vol. 372, art. no. 20160403 (12 p.). <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0403>
 19. Matsuda Y., Kroth P. G. Carbon fixation in diatoms. In: *The Structural Basis of Biological Energy Generation* / M. F. Hohmann-Marriott (Ed.). Dordrecht, Heidelberg : Springer, 2014, pp. 335–362. (Advances in Photosynthesis and Respiration ; vol. 39.)
 20. Matsumoto M., Nojima D., Nonoyama T., Ikeda K., Maeda Y., Yoshino T., Tanaka T. Outdoor cultivation of marine diatoms for year-round production of biofuels. *Marine Drugs*, 2017, vol. 15, no. 4, art. no. 94 (12 p.). <https://doi.org/10.3390/md15040094>
 21. Nesara K. M., Bedi C. S. Diatomix: A diatoms enhancer. *Journal of Fisheries Sciences.com*, 2019, vol. 13, iss. 2, pp. 12–15. <https://www.fisheriessciences.com/fisheries-aqua/diatomix-a-diatoms-enhancer.pdf>
 22. Obata T., Fernie A. R., Nunes-Nesi A. The central carbon and energy metabolism of marine diatoms. *Metabolites*, 2013, vol. 3, iss. 2, pp. 325–346. <https://doi.org/10.3390/metabo3020325>
 23. Reinfelder J. R., Milligan A. J., Morel F. M. The role of the C₄ pathway in carbon accumulation and fixation in a marine diatom. *Plant Physiology*,

- 2004, vol. 135, iss. 4, pp. 2106–2111. <https://doi.org/10.1104/pp.104.041319>
24. Roberts K., Granum E., Leegood R. C., Raven J. A. Carbon acquisition by diatoms. *Photosynthesis Research*, 2007, vol. 93, iss. 1–3, pp. 79–88. <https://doi.org/10.1007/s11120-007-9172-2>
25. Ying L., Kangsen M. Effect of growth phase on the fatty acid compositions of four species of marine diatoms. *Journal of Ocean University of China*, 2005, vol. 4, iss. 2, pp. 157–162. <https://doi.org/10.1007/s11802-005-0010-x>

**INTENSIVE CULTURE
OF *CYLINDROTHECA CLOSTERIUM* (EHRENBERG) REIMANN ET LEWIN
ON THE NUTRIENT MEDIUM WITH SODIUM BICARBONATE**

S. N. Zheleznova and R. G. Gevorgiz

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: zheleznovasveta@yandex.ru

The possibility is shown experimentally of using sodium bicarbonate in a nutrient medium to provide *C. closterium* culture with carbon under conditions of intensive cultivation without supplying CO₂ to the suspension. After *C. closterium* adaptation to a nutrient medium with sodium bicarbonate with a concentration of 1.2 g·L⁻¹, active growth is observed, with a maximum productivity of 0.6–0.7 g·(L·day)⁻¹ of dry weight. Carbon penetrates into diatom cells both in the form of carbon dioxide and bicarbonate ions. However, all nutrient media for artificial cultivation of diatoms still require using CO₂ from the atmosphere or from a gas cylinder. The aim of this work is to assess the possibility of using sodium bicarbonate to provide *C. closterium* with carbon under conditions of intensive cultivation without supplying CO₂ to the suspension. The culture was grown in the mode of accumulative cultivation in a 1-L flask on the RS nutrient medium prepared with sterile Black Sea water; its composition was as follows (g·L⁻¹): NaNO₃ – 0.775; NaH₂PO₄·2H₂O – 0.0641; Na₂SiO₃·9H₂O – 0.386; Na₂EDTA – 0.0872; FeSO₄·7H₂O – 0.045; CuSO₄·5H₂O – 0.2·10⁻³; ZnSO₄·7H₂O – 0.44·10⁻³; CoCl₂·6H₂O – 0.2·10⁻³; MnCl₂·4H₂O – 0.36·10⁻³; and NaMoO₄·H₂O – 0.12·10⁻³. Previously, 1.2 g·L⁻¹ of sodium bicarbonate was dissolved there. Cell suspension was stirred with a magnetic stirrer (250 rpm). On the 4th day of the experiment, 1 g of NaHCO₃ and 2 mL of 0.1 N hydrochloric acid were added to the culture in order to lower the medium pH down to 8.6. From the 2nd day of the experiment, active growth was observed, with a maximum productivity of 0.6 g·(L·day)⁻¹. After adding 1 g·L⁻¹ of sodium bicarbonate to the actively growing culture and lowering pH down to 8.6, the growth rate approached almost zero, but considering the increase rate of the medium pH during adaptation, the culture actively absorbed bicarbonate ions. The possibility of cultivating the benthic diatom *C. closterium* on a nutrient medium with a high sodium bicarbonate content is experimentally shown. As found, on the RS nutrient medium with 1.2 g·L⁻¹ of sodium bicarbonate added under conditions of intensive cultivation, *C. closterium* maximum productivity reaches 0.7 g·(L·day)⁻¹, with a significant increase in the medium pH. According to our data, optimal medium pH for *C. closterium* growth is in the range of 8.4–9.4. At higher values (pH > 9.4), the growth of diatoms slows down; at pH = 9.9, the culture enters the dying phase.

Keywords: nutrient medium, cultivation, diatoms, sodium bicarbonate



УДК 594.124-116:[546+577.17]

СТЕРОИДНЫЕ ГОРМОНЫ, СЕЛЕН И ЦИНК В БИОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЕ ГОНАДЫ — ПОЛОВЫЕ ПРОДУКТЫ — ЛИЧИНКИ МИДИИ *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAM.

© 2021 г. Л. Л. Капанова, В. И. Рябушко, М. В. Нехорошев, С. В. Капанов

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация
E-mail: lar_sa1980@mail.ru

Поступила в редакцию 20.07.2020; после доработки 27.08.2020;
принята к публикации 29.09.2021; опубликована онлайн 30.11.2021.

Оценка взаимодействия морских хозяйств с окружающей средой при промышленном выращивании мидии *Mytilus galloprovincialis* весьма актуальна. В системе мидийная ферма — среда важную роль играют биотические потоки веществ через гонады, половые продукты (сперма и яйцеклетки) и личинки. Поскольку гонады выполняют ключевую роль в размножении мидий, представляется интересным рассмотреть элементы баланса веществ, принимающих непосредственное участие в этом процессе. Тестостерон, эстрадиол, жирные кислоты, а также селен и цинк, потребляемые моллюсками вместе с пищей и водой, прежде всего необходимы им для осуществления нереста, а также для роста и развития. Часть потребляемых веществ задействуется организмом мидий в процессе метаболизма, а часть экскретируется в водную среду вместе с половыми продуктами. Цель данной статьи — провести количественное определение элементов баланса стероидных гормонов, жирных кислот и биогенных микроэлементов в гонадах, половых продуктах и личинках моллюсков, играющих важную роль в метаболизме их организма. Концентрацию общего тестостерона и эстрадиола в гонадах и половых продуктах определяли методом твёрдофазного иммуноферментного анализа. Содержание микроэлементов измеряли методом масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой. Относительный состав жирных кислот гонад, половых продуктов и личинок мидий определяли методом хромато-масс-спектрометрии. Концентрации селена и цинка в гонадах и половых продуктах мидий зависят от стадии репродуктивного цикла. В женских гонадах содержание селена и цинка выше, чем в мужских. Наибольшая концентрация селена обнаружена в яйцеклетках — $(14,7 \pm 2,9) \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}_{\text{сух}}$. Концентрация в сперматозоидах — $(14,4 \pm 1,8) \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}_{\text{сух}}$. Содержание цинка в гонадах до нереста выше, чем в половых продуктах. В гонадах самцов до нереста концентрация цинка составляет $(27,5 \pm 3,7) \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}_{\text{сух}}$, в сперматозоидах — $(19,3 \pm 6,4) \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}_{\text{сух}}$. В гонадах самок — $(53,6 \pm 10,9) \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}_{\text{сух}}$, в яйцеклетках — $(49,3 \pm 8,2) \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}_{\text{сух}}$. В весенний период значения степени усвоения селена и цинка из пищи (q) в гонадах мидий колеблются в диапазоне от 0,1 до 0,6. Значения предельного коэффициента пищевого накопления селена и цинка (K_p) составляют от 0,6 до 1,4. Мидии служат источником полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК), которые, вероятно, используются другими гидробионтами. Со спермой выделяется до 56,2 % ПНЖК, с яйцеклетками — 48,1 %, тогда как в личинках этот показатель не превышает 10,2 %. Полученные данные свидетельствуют о том, что моллюски потребляют гормоны, жирные кислоты, селен и цинк из пищи и воды для поддержания жизненных процессов: из ПНЖК в организме образуются простагландины, из тестостерона — сложные эфиры тестостерона. Селен и цинк, соединяясь с белками, играют ключевую роль в размножении и формировании оболочек личинок.

Ключевые слова: мидия *Mytilus galloprovincialis*, половые продукты, личинки, селен, цинк, тестостерон, эстрадиол, жирные кислоты, Чёрное море

Тестостерон, эстрадиол, полиненасыщенные жирные кислоты (далее — ПНЖК) и микроэлементы обладают высокой биологической активностью (Kapranova et al., 2019 ; Nikonova et al., 2017). Селен обеспечивает защиту организма от активных форм кислорода, а также жизнеспособность сперматозоидов. Его отсутствие во время сперматогенеза влияет на качество спермы и плодовитость животных (Ahsan et al., 2014). Известно, что цинк используется для поддержки функций репродуктивной системы, а также для активации ферментов, синтеза ДНК и белков в организме. Поэтому особую актуальность приобретают исследования, позволяющие оценить содержание стероидов, жирных кислот (далее — ЖК), селена и цинка в репродуктивной системе гидробионтов.

Морские фермы по выращиванию моллюсков являются значимым компонентом прибрежных морских экосистем. Во взаимоотношении мидийная ферма — среда важную роль играют биотические потоки вещества и энергии в системе вещество → гонады → половые продукты (сперма и яйцеклетки) → личинки. Оценить потоки вещества через эти компоненты позволяет балансовый подход. Наиболее подробно изучен энергетический баланс поселений черноморских мидий в естественных популяциях (Финенко и др., 1990). Для морских ферм подобный подход реализован при исследовании потока каротиноидов в системе среда — мидия (*Mytilus galloprovincialis*) — биоотложения мидий на основе определения качественного и количественного состава каротиноидов в различных органах *M. galloprovincialis* в зависимости от сезона года и оценки усвояемости пигментов моллюском (Поспелова и Нехорошев, 2003). В результате изучения трансформации отдельных каротиноидов в процессе метаболизма и количественной оценки их ассимиляции установлено, сколько животное потребляет и выделяет каротиноидов.

Между тем данные по элементам баланса иных биологически активных веществ, выполняющих важную роль в метаболизме организма, таких как стероидные гормоны, ЖК и биогенные микроэлементы, в гонадах и половых продуктах моллюсков весьма ограничены, что обусловило цель выполнения этой работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследований выбран двустворчатый моллюск *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819, выращиваемый в морских хозяйствах г. Севастополя: в Ласпинской бухте (44°24.56'N, 33°42.19'E) и бухте Карантинной (44.61°N, 33.49°E). Мидий добывали водолазным способом с глубины 2–3 м в апреле — мае 2020 г. Температурный диапазон воды — +7...+21 °С. Всего обработано около 600 экз. одноразмерных мидий с длиной раковины 50–60 мм. Перед началом эксперимента моллюсков 3–6 ч выдерживали в профильтрованной морской воде для очистки пищеварительных трактов. Половую принадлежность и стадию репродуктивного цикла мидий определяли на мазках гонад с помощью микроскопа, основываясь на анализе гистологических препаратов гонад (Пиркова и др., 2019). Сперматозоиды и яйцеклетки мидий получали по методике, ранее описанной Л. Л. Никоновой с соавторами (Nikonova et al., 2017). Сухую массу половых продуктов определяли после высушивания 1 мл взвеси гомогенизированных сперматозоидов и яйцеклеток при +105 °С. При этой же температуре определяли сухую массу гонад.

Концентрацию общего тестостерона и эстрадиола в гонадах и половых продуктах определяли методом твёрдофазного иммуноферментного анализа (Nikonova et al., 2017). Содержание микроэлементов измеряли методом масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой с применением многоэлементного стандарта IV-ICPMS-71A Inorganic Ventures (США). Относительный состав жирных кислот определяли по методике, разработанной Л. Л. Капрановой с соавторами (Kapranova et al., 2019). Получение личинок и определение их ЖК-состава проводили по методике, указанной в публикации (Капранова и др., 2020). Измерения содержания микроэлементов и ЖК-состава выполнены в ЦКП «Спектрометрия и хроматография» ФИЦ ИнБЮМ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведём анализ содержания стероидных гормонов, селена и цинка в гонадах мидии на разных стадиях зрелости, а также в яйцеклетках и сперматозоидах (табл. 1).

Таблица 1. Концентрация стероидных гормонов, селена и цинка в гонадах, яйцеклетках и сперматозоидах мидии *M. galloprovincialis*

Table 1. Concentration of steroid hormones, selenium, and zinc in gonads, eggs, and sperm of the mussel *M. galloprovincialis*

Стадия зрелости гонад (половые продукты)	Концентрация стероидных гормонов, $\times 10^{-6}$ мкг·г ⁻¹ _{сух}				Концентрация микроэлементов, мкг·г ⁻¹ _{сух}			
	Общий тестостерон		Эстрадиол		Селен		Цинк	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1	7757,8 ± 2315,2	2154,5 ± 643,1	90,1 ± 28,6	512,5 ± 33,1	н. д.	н. д.	н. д.	н. д.
2	2453,1 ± 1409,8	592,1 ± 112,8	120,9 ± 27,8	623,0 ± 40,8	12,0 ± 1,5	н. д.	33,3 ± 6,6	н. д.
3	781,1 ± 60,1	210,3 ± 30,0	104,7 ± 30,1	747,0 ± 30,0	8,7 ± 0,7	10,8 ± 1,7	24,6 ± 3,6	35,6 ± 11,8
4	979,0 ± 83,9	352,0 ± 192,0	119,5 ± 26,3	636,7 ± 22,0	9,3 ± 1,9	9,0 ± 2,5	16,3 ± 1,9	45,5 ± 31,2
5А	975,1 ± 464,3	859,0 ± 116,1	132,2 ± 34,3	529,0 ± 26,1	10,7 ± 2,8	9,7 ± 3,3	22,9 ± 5,7	56,3 ± 17,9
5В	692,2 ± 115,4	144,2 ± 14,4	110,6 ± 20,4	501,8 ± 34,4	8,8 ± 1,4	13,7 ± 1,9	27,5 ± 3,7	53,6 ± 10,9
Я	н. о.	10,1 ± 4,8	н. о.	539,5 ± 122,8	н. о.	14,7 ± 2,9	н. о.	49,3 ± 8,2
С	14 284,8 ± 259,2	н. о.	194,4 ± 59,2	н. о.	14,4 ± 1,8	н. о.	19,3 ± 6,4	н. о.

Примечание: н. о. — не обнаружено; н. д. — нет данных; 5А и 5В — гонады до и после нереста; Я — яйцеклетки; С — сперматозоиды.

Note: н. о. denotes not found; н. д., no data; 5A and 5B, gonads before and after spawning; Я, eggs; С, sperm.

Концентрации селена в гонадах и половых продуктах самок и самцов мидий (табл. 1, рис. 1) изменяются аналогично концентрациям стероидных гормонов (Nikonova et al., 2017) и зависят от репродуктивного цикла моллюсков (Goede et al., 1993). Концентрация селена в гонадах самцов положительно коррелирует с концентрацией тестостерона. Коэффициент корреляции по Пирсону составил 0,89 ($p = 0,045$).

Максимальная концентрация селена отмечена в половых продуктах: в яйцеклетках — $(14,7 \pm 2,9)$ мкг·г⁻¹_{сух}, в сперматозоидах — $(14,4 \pm 1,8)$ мкг·г⁻¹_{сух}. Снижение концентрации селена в гонадах мидии после нереста объясняется началом фазы посленерестовой перестройки.

Селен является эссенциальным элементом для мидий. Приоритетный путь его поступления в организм — алиментарный с кормом (90 %) и водой (10 %) (Ahsan et al., 2014). Весь этот селен находится в двухвалентной органической форме, причём в животных продуктах преобладает селеноцистеин (SeCys), а в растительных — селенометионин (SeMet). Селен поступает в организм животных в основном в виде селенометионина. Транспорт и депонирование селена осуществляются селенопротеинами, содержащими селеноцистеин. Селенопротеин представляет собой селеноцистеинсодержащий белок с окислительно-восстановительной активностью, участвующий в антиоксидантной реакции. Se является составной частью селенопротеинов, которые защищают

сперматозоиды в процессе их созревания от окислительного повреждения, а также служат структурными компонентами зрелых сперматозоидов. Таким образом, селен и селенопротеины обеспечивают жизнеспособность сперматозоидов и защиту от активных форм кислорода. Исследования селенопротеинов на генном уровне показали, что их отсутствие во время сперматогенеза приводит к аномальному развитию сперматозоидов, что, в свою очередь, влияет на качество спермы, фертильность и либидо (Ahsan et al., 2014).

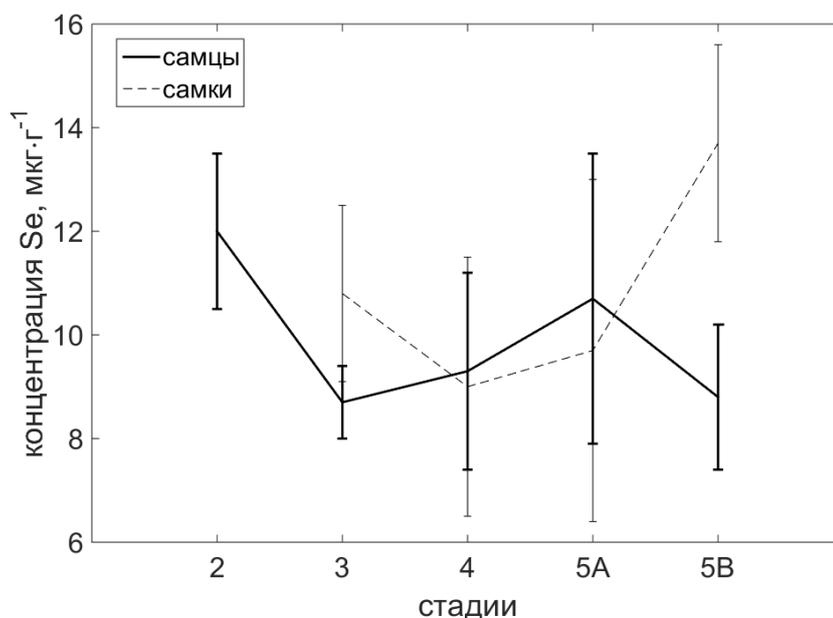


Рис. 1. Концентрация селена в гонадах мидии *M. galloprovincialis*: 5A — гонады перед нерестом, 5B — гонады после нереста

Fig. 1. Concentration of selenium in gonads of the mussel *M. galloprovincialis*: 5A and 5B denote gonads before and after spawning

При изучении селенопротеина из жемчужной мидии *Cristaria plicata* удалось экспрессировать матричную рибонуклеиновую кислоту (мРНК) из тканей мантии, жабр, гемоцитов, мышц и гепатопанкреаса. Самой высокой была экспрессия из тканей гепатопанкреаса (Hu et al., 2014 ; Kopp et al., 2018).

Цинк используется организмом животных для активации ферментов, синтеза ДНК и белков и для поддержки функций репродуктивной системы. Он также действует как антиоксидант, подавляя способность соединений свободных радикалов повреждать клеточную ткань и генетический материал. Экскреция Zn из мягких тканей мидий проходит, по-видимому, через ооциты при нересте (Lowe & Moore, 1979). У *M. galloprovincialis*, собранных в некоторых портах Западного Алжира, концентрация цинка изменялась в диапазоне от 87,1 до 731,5 мкг·г⁻¹_{сух} (Hadj et al., 2012). В сперматозоидах мидии из Чёрного моря содержание Zn составило (30,4 ± 6,4) мкг·г⁻¹_{сух}, в яйцеклетках — (115,4 ± 24,2) мкг·г⁻¹_{сух} (Караванцева и др., 2012). В настоящей работе отмечено более высокое содержание цинка в гонадах до нереста, чем в половых продуктах, что говорит о частичной экскреции Zn вместе со спермой и яйцеклетками. В гонадах самцов до нереста концентрация Zn составляла (27,5 ± 3,7) мкг·г⁻¹_{сух}, а в сперматозоидах — (19,3 ± 6,4) мкг·г⁻¹_{сух}. Содержание в гонадах самок — (53,6 ± 10,9) мкг·г⁻¹_{сух}, в яйцеклетках — (49,3 ± 8,2) мкг·г⁻¹_{сух}.

Цинк, полученный из пищи, связан в основном с мягкими тканями мидий, а Zn из морской воды — с раковинами (Fisher et al., 1996). Изменение массы мягких тканей и раковин у мидий *M. galloprovincialis* может быть обусловлено различными уровнями накопления цинка.

Например, вес раковин мидий, загрязнённых Zn, увеличился после 51-дневного периода очистки (Soto et al., 2000).

В наших исследованиях отмечена отрицательная корреляция между концентрацией цинка и концентрацией эстрадиола в гонадах самок на разных стадиях полового созревания. Коэффициент корреляции по Пирсону составил $-0,98$ ($p = 0,024$). Как известно, эстрадиол признан важным регулятором как потребления пищи, так и расхода энергии (Mauvais-Jarvis et al., 2013). Эстрадиол регулирует массу тела, способствуя её увеличению (Mauvais-Jarvis et al., 2013).

В работе (Soto et al., 2000) показано, что Zn накапливался в мягких тканях пропорционально его концентрации в морской воде, в то время как концентрация в гемолимфе была немного выше, чем в окружающей среде. Поглощение Zn происходило через кишечник, мантию и жабры. Zn транспортировался из жабр и кишечника ($t_{1/2} \approx 8$ дней) через гемолимфу либо в виде комплекса с высокой молекулярной массой, либо в виде гранулированных амёбоцитов в почку. Большая часть Zn в организме присутствовала в зернистых амёбоцитах, которые находились во всех тканях организма, или в кишечнике и почках. Например, у мидии *Mytilus edulis* почка является органом, в котором хранятся многие микроэлементы; она содержит 30 % (около $1000 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}_{\text{сух}}$) от общего количества цинка в организме. При этом цинк локализуется в виде нерастворимых гранул в мембранно-элиминированных везикулах, занимающих около 20 % объёма клеток. Экскреция Zn происходит путём дефекации, экзоцитоза почечных гранул в мочу и диапедеза амёбоцитов (George & Pirie, 1980).

Для оценки степени усвоения гидробионтами селена и цинка из пищи применяли математическую модель, где в качестве базового использовали уравнение Г. Г. Поликарпова и В. Н. Егорова (1986):

$$\frac{dC_r}{dt} = R(C_p q - C_r q_p) - C_r p, \quad (1)$$

где C_r и C_p — концентрация химического элемента в гидробионте и его пище, $\text{мкг} \cdot \text{г}^{-1}$;

R — относительный рацион, сут^{-1} ;

q — степень усвоения элемента из пищи;

q_p — степень усвоения пищи для роста ($= K_2$);

p — показатель скорости обмена элемента гидробионтом, сут^{-1} .

Уравнение, предложенное Г. Г. Поликарповым и В. Н. Егоровым (1986) для описания кинетики обмена микроэлементов в гидробионтах при пищевом поглощении элементов, может быть применено для мидий, если измерено содержание микроэлементов в гонадах моллюсков и в половых продуктах с учётом известного коэффициента K_2 . Степень усвоения микроэлементов из пищи оценивают коэффициентом q , который может являться важной характеристикой, определяющей потребность морских организмов в рассматриваемых нами микроэлементах.

Преобразованием данного уравнения (Поспелова и др., 2018a) была получена формула для оценки степени усвоения селена (цинка) q по данным измерений концентраций элементов в тканях мидии и половых продуктах:

$$q = \frac{C_r q_p}{C_r q_p + C_p (1 - q_p)}, \quad (2)$$

где q — степень усвоения элемента из пищи;

C_r — концентрация химического элемента в гонадах, $\text{мкг} \cdot \text{г}^{-1}_{\text{сух}}$;

C_p — его концентрация в сперматозоидах или яйцеклетках мидии, $\text{мкг} \cdot \text{г}^{-1}_{\text{сух}}$;

q_p — степень усвоения пищи для роста ($= K_2$).

Следует отметить, что при данном подходе не учитывались доли селена и цинка, которые могли бы экскретироваться вместе с биоотложениями.

Ранее исследование кинетики содержания микроэлементов в *M. galloprovincialis* показало, что концентрация и обмен химического микроэлемента в мидиях может рассматриваться как интегральный процесс во всём онтогенезе (Поликарпов и Егоров, 1986). В первом приближении для оценки усвояемости элементов моллюсками можно использовать среднегодовое значение степени усвоения пищи на рост $q_{\text{п}}$ (K_2) (Финенко и др., 1990). Для границ диапазона $q_{\text{п}}$ — 0,14 и 0,42 — определим значения q для селена (цинка) в весенний период (табл. 2).

Таблица 2. Значение степени усвоения селена и цинка из пищи (q) мидией *Mytilus galloprovincialis*
Table 2. Assimilation of selenium and zinc from food (q) by the mussel *Mytilus galloprovincialis*

Стадия зрелости гонад	q селена ($q_{\text{п}} = 0,14$)		q цинка ($q_{\text{п}} = 0,14$)	
	♂	♀	♂	♀
1	н. д.	н. д.	н. д.	н. д.
2	$0,12 \pm 0,03$	н. д.	$0,22 \pm 0,08$	н. д.
3	$0,09 \pm 0,03$	$0,11 \pm 0,07$	$0,17 \pm 0,01$	$0,11 \pm 0,01$
4	$0,10 \pm 0,04$	$0,09 \pm 0,07$	$0,12 \pm 0,05$	$0,13 \pm 0,02$
5A	$0,11 \pm 0,06$	$0,10 \pm 0,08$	$0,16 \pm 0,01$	$0,16 \pm 0,01$
5B	$0,09 \pm 0,04$	$0,13 \pm 0,08$	$0,19 \pm 0,01$	$0,15 \pm 0,01$
Стадия зрелости гонад	q селена ($q_{\text{п}} = 0,42$)		q цинка ($q_{\text{п}} = 0,42$)	
	♂	♀	♂	♀
1	н. д.	н. д.	н. д.	н. д.
2	$0,38 \pm 0,09$	н. д.	$0,55 \pm 0,07$	н. д.
3	$0,30 \pm 0,06$	$0,35 \pm 0,02$	$0,48 \pm 0,01$	$0,34 \pm 0,03$
4	$0,32 \pm 0,01$	$0,31 \pm 0,01$	$0,38 \pm 0,08$	$0,40 \pm 0,06$
5A	$0,35 \pm 0,02$	$0,32 \pm 0,02$	$0,46 \pm 0,02$	$0,45 \pm 0,03$
5B	$0,31 \pm 0,11$	$0,40 \pm 0,20$	$0,51 \pm 0,07$	$0,44 \pm 0,20$

Примечание: н. д. — нет данных; 5A и 5B — гонады до и после нереста.

Note: н. д. denotes no data; 5A and 5B, gonads before and after spawning.

В гонадах мидий в весенний период среднегодовые значения q для селена колеблются в диапазоне от 0,1 до 0,4, что ниже степени усвоения пищи на рост (K_2). Известно: если эффективность усвоения микроэлементов из пищи ниже степени усвоения пищи на рост, передача вещества по трофической цепи будет идти с понижением темпа загрязнения последующего звена (Поликарпов и Егоров, 1986). Среднегодовые значения q для цинка — от 0,1 до 0,6.

При известных значениях степени усвоения элемента из пищи (q) и степени усвоения пищи на рост ($q_{\text{п}}$) можно определить предельный коэффициент пищевого накопления микроэлемента по уравнению $K_{\text{п}} = Rq / (Rq_{\text{п}} + p)$ (Поликарпов и Егоров, 1986), откуда (при $p = 0$, где p — показатель скорости обмена элемента гидробионтом, сут⁻¹) $K_{\text{п}} = q / q_{\text{п}}$, то есть $K_{\text{п}}$ равен отношению степени усвоения селена или цинка из пищи к степени усвоения пищи на рост (табл. 3).

Значения $K_{\text{п}}$ для селена и цинка в гонадах мидий в весенний период составляют от 0,64 до 1,36, что выше степени усвоения и вовлечения в биохимические процессы (q) рассматриваемых микроэлементов. Этот факт показывает, что селен и цинк экскретируются вместе с половыми продуктами в окружающую среду.

Поскольку мы использовали мидий, выращиваемых в морских хозяйствах, рассчитаем, сколько стероидных гормонов, селена и цинка содержится в половых продуктах одной тонны моллюсков [это 71124 экз. размером 51–60 мм (Холодов и др., 2017)] (табл. 4).

Таблица 3. Максимальный коэффициент пищевого накопления микроэлемента (K_{Π}) мидией *M. galloprovincialis***Table 3.** Maximum coefficient of food accumulation of trace element (K_{Π}) by the mussel *M. galloprovincialis*

Стадия зрелости гонад	K_{Π} селена ($q_{\Pi} = 0,14$)		K_{Π} цинка ($q_{\Pi} = 0,14$)	
	♂	♀	♂	♀
1	н. д.	н. д.	н. д.	н. д.
2	$0,86 \pm 0,21$	н. д.	$1,57 \pm 0,59$	н. д.
3	$0,64 \pm 0,23$	$0,79 \pm 0,52$	$1,21 \pm 0,07$	$0,79 \pm 0,07$
4	$0,71 \pm 0,31$	$0,64 \pm 0,53$	$0,86 \pm 0,35$	$0,93 \pm 0,12$
5A	$0,79 \pm 0,42$	$0,71 \pm 0,62$	$1,14 \pm 0,07$	$1,14 \pm 0,07$
5B	$0,64 \pm 0,74$	$0,93 \pm 0,61$	$1,36 \pm 0,07$	$1,07 \pm 0,07$
Стадия зрелости гонад	K_{Π} селена ($q_{\Pi} = 0,42$)		K_{Π} цинка ($q_{\Pi} = 0,42$)	
	♂	♀	♂	♀
1	н. д.	н. д.	н. д.	н. д.
2	$0,90 \pm 0,20$	н. д.	$1,31 \pm 0,2$	н. д.
3	$0,71 \pm 0,12$	$0,83 \pm 0,05$	$1,14 \pm 0,02$	$0,81 \pm 0,07$
4	$0,76 \pm 0,02$	$0,74 \pm 0,02$	$0,90 \pm 0,23$	$0,95 \pm 0,14$
5A	$0,83 \pm 0,05$	$0,76 \pm 0,05$	$1,10 \pm 0,05$	$1,07 \pm 0,07$
5B	$0,74 \pm 0,23$	$0,95 \pm 0,54$	$1,21 \pm 0,22$	$1,05 \pm 0,54$

Примечание: н. д. — нет данных; 5A и 5B — гонады до и после нереста.

Note: н. д. denotes no data; 5A and 5B, gonads before and after spawning.

Таблица 4. Содержание тестостерона, эстрадиола, селена и цинка в одной тонне мидии *M. galloprovincialis***Table 4.** Concentration of testosterone, estradiol, selenium, and zinc per one ton of the mussel *M. galloprovincialis*

Стадии зрелости гонад (половые продукты)	Содержание стероидных гормонов, $\times 10^{-6} \text{ г} \cdot \text{г}^{-1} \text{ сух}$				Содержание микроэлементов, $\text{г} \cdot \text{г}^{-1} \text{ сух}$			
	Общий тестостерон		Эстрадиол		Se		Zn	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
5A	$975,1 \pm 464,3$	$859,0 \pm 116,1$	$132,2 \pm 34,3$	$529,0 \pm 26,1$	$10,7 \pm 2,8$	$9,7 \pm 3,3$	$22,9 \pm 5,7$	$56,3 \pm 17,9$
5B	$692,2 \pm 115,4$	$144,2 \pm 14,4$	$110,6 \pm 20,4$	$501,8 \pm 34,4$	$8,8 \pm 1,4$	$13,7 \pm 1,9$	$27,5 \pm 3,7$	$53,6 \pm 10,9$
Я	н. о.	$10,1 \pm 4,8$	н. о.	$539,5 \pm 122,8$	н. о.	$14,7 \pm 2,9$	н. о.	$49,3 \pm 8,2$
С	$14284,8 \pm 259,2$	н. о.	$194,4 \pm 59,2$	н. о.	$14,4 \pm 1,8$	н. о.	$19,3 \pm 6,4$	н. о.

Примечание: н. о. — не обнаружено; 5A и 5B — гонады до и после нереста; Я — яйцеклетки; С — сперматозоиды.

Note: н. о. denotes not found; 5A and 5B, gonads before and after spawning; Я, eggs; С, sperm.

Согласно данным табл. 4 и литературным сведениям (Капанова, 2020 ; Scott, 2018), стероиды и микроэлементы экскретируются моллюсками в водную среду вместе с половыми продуктами. В весенний период во время массового нереста в половые продукты полностью переходят тестостерон, а также эстрадиол и селен. Цинк экскретируется частично, что связано, скорее всего, с порционным нерестом мидий. Массовый нерест мидий в Чёрном море повторяется два раза в год — весной и осенью. Максимальное количество нерестящихся мидий зарегистрировано

в середине апреля. Осенний массовый нерест начинается в сентябре — октябре и продолжается в ноябре — декабре (Холодов и др., 2017). Пик нереста мидий в юго-восточной части крымского побережья Чёрного моря отмечен в декабре — январе; менее значительный зарегистрирован в мае — июне. Таким образом, сезонная средняя продолжительность массового нереста достигает четырёх месяцев в год.

В работе А. В. Пирковой с соавторами (Пиркова и др., 2019) указаны динамика созревания гонад и соотношение полов мидий в зависимости от времени года. Максимальное число самцов нерестится в июле, соотношение самок и самцов в выборке (%) составляет 25,0 : 75,0.

Элементы баланса ЖК у мидии *M. galloprovincialis* можно представить в условной системе гонады — половые продукты — трохофоры (табл. 5).

Таблица 5. Содержание жирных кислот (% от общих липидов) в гонадах, половых продуктах и трохофорах мидии *M. galloprovincialis*

Table 5. Fatty acid content (% of total lipids) in gonads, reproductive products, and trochophores of the mussel *M. galloprovincialis*

Стадии зрелости гонад (половые продукты)	НЖК			МНЖК			ПНЖК		
	♂	♀	Личинки	♂	♀	Личинки	♂	♀	Личинки
1	100	100	58,2	н. о.	н. о.	31,6	н. о.	н. о.	10,2
2	48,2	100		15,8	н. о.		36,0	н. о.	
3	35,1	100		11,3	н. о.		53,6	н. о.	
4	42,5	81,1		35,9	3,7		21,6	15,2	
5	100	44,4		н. о.	22,1		н. о.	33,5	
Я	н. о.	46,7		н. о.	5,2		н. о.	48,1	
С	34,0	н. о.		9,8	н. о.		56,2	н. о.	

Примечание: н. о. — не обнаружено; Я — яйцеклетки; С — сперматозоиды.

Note: н. о. denotes not found; Я, eggs; С, sperm.

Изменение ЖК-профиля в гонадах и половых продуктах мидий в зависимости от стадии полового созревания уже обсуждалось в работе (Капранова и др., 2020). Содержание НЖК в трохофорах мидий примерно равно суммарному содержанию НЖК в яйцеклетках и сперматозоидах (Капранова и др., 2020) (табл. 5). Такую зависимость можно объяснить тем, что до закладки органов и тканей трохофоры мидий находятся на пассивном питании; видимо, НЖК выполняют преимущественно защитную функцию, формируя оболочки клеточных мембран (Фокина и др., 2010). Кроме того, на начальных стадиях полового созревания ЖК, вероятно, участвуют в этерификации стероидных гормонов, так как в этот процесс вовлечены преимущественно НЖК С16 и С18 (Scott, 2018).

Содержание МНЖК как в женских, так и в мужских половых продуктах мидий практически в два раза меньше, чем в гонадах. Этот факт показывает, что и насыщенные, и ненасыщенные ЖК поступают в организм мидий вместе с пищей и водой, а затем используются в процессах, поддерживающих их жизнедеятельность (Поспелова и др., 2018b ; Urban et al., 2002). Аналогично содержанию МНЖК, содержание ПНЖК в личинках на порядок меньше, чем суммарное содержание ПНЖК в половых продуктах самцов и самок, так как большая часть ЖК поступает в ткани мидий из микроводорослей и накапливается на протяжении жизненного цикла. ПНЖК необходимы для адаптации к условиям окружающей среды (температура, солёность и другие факторы) (Фокина и др., 2010 ; Urban et al., 2002). У моллюсков ПНЖК, вероятно, также являются предшественниками простагландинов (Rowley et al., 2005). Суммарное содержание простагландинов в моллюсках невысокое (Tadasi & Hiroshi, 1976); тем не менее простагландины и родственные

им эйкозаноиды, являясь кислородсодержащими метаболитами ПНЖК C20, оказывают физиологическое воздействие на нерест у двустворчатых моллюсков (Stanley-Samuelson, 1994). Избыточное количество ПНЖК, возможно, выделяется в водную среду, а затем потребляется другими гидробионтами.

Заключение. Полученные данные свидетельствуют о том, что мидии, скорее всего, не способны синтезировать тестостерон, эстрадиол и жирные кислоты. Моллюски потребляют селен, цинк, половые стероиды и жирные кислоты из пищи и воды для поддержания жизненных функций. В процессе биохимических превращений из ПНЖК в организме мидий образуются простагландины, из тестостерона — сложные эфиры тестостерона. Селен и цинк выполняют ключевую роль в размножении моллюсков. Концентрация Se в гонадах самцов положительно коррелирует с концентрацией тестостерона. Цинк влияет на массу гонад мидий. Концентрация Zn в гонадах самок отрицательно коррелирует с концентрацией эстрадиола. На примере селена и цинка в весенний период рассчитаны значения степени усвоения этих элементов гонадами мидий из пищи (q) и предельный коэффициент пищевого накопления данных микроэлементов (K_p). Значения q для рассматриваемых микроэлементов ниже степени усвоения пищи на рост (K_2), что указывает на активное взаимодействие мидий с окружающей средой. Избыточное количество свободных форм тестостерона, эстрадиола, жирных кислот, селена и цинка экскретируется с половыми продуктами с целью поддержания баланса между свободными и связанными формами этих веществ. Вместе с половыми продуктами передаются необходимые количества стероидов и микроэлементов образующимся личинкам, которые находятся первые несколько суток на эндогенном питании. Одна тонна мидий во время нереста способна выделять в окружающую среду вместе со спермой до $14,28 \cdot 10^{-3}$ мг тестостерона, $0,19 \cdot 10^{-3}$ мг эстрадиола, 14,4 г цинка и 19,3 г селена. С яйцеклетками одной тонны мидий экскретируется $0,54 \cdot 10^{-3}$ мг эстрадиола, 14,7 г селена и 49,3 г цинка. Мидии служат источником ПНЖК, которые, вероятно, используются другими гидробионтами. Со спермой выделяется до 56,2 % ПНЖК, с яйцеклетками — 48,1 %, тогда как в личинках этот показатель не превышает 10,2 %.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по темам «Фундаментальные исследования популяционной биологии морских животных, их морфологического и генетического разнообразия» (№ 121040500247-0) и «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ 121030300149-0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Капранова Л. Л. Экскреция тестостерона и эстрадиола культивируемой мидией *Mytilus galloprovincialis* Lam. (Чёрное море) // *Труды Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского — природного заповедника РАН*. 2020. Вып. 2 (14). С. 56–66. [Kapránova L. L. Testosterone and estradiol excretion by cultivated mussels *Mytilus galloprovincialis* Lam. (Black Sea). *Trudy Karadagskoi nauchnoi stantsii im. T. I. Vyazemskogo – prirodnogo zapovednika RAN*, 2020, iss. 2 (14), pp. 56–66. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/eco.2021.14.06>
2. Капранова Л. Л., Малахова Л. В., Нехорошев М. В., Лобко В. В., Рябушко В. И. Состав жирных кислот в трохофорах мидий *Mytilus galloprovincialis*, выращенных в условиях загрязнённости полихлорбифенилами // *Морской биологический журнал*. 2020. Т. 5, № 2. С. 38–49. [Kapránova L. L., Malakhova L. V., Nekhoroshev M. V., Lobko V. V., Ryabushko V. I. Fatty acid composition in trochophores of mussel *Mytilus galloprovincialis* grown under contamination with polychlorinated biphenyls. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2020, vol. 5, no. 2, pp. 38–49. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2020.05.2.04>
3. Караванцева Н. В., Пospelова Н. В., Бобко Н. И., Нехорошев М. В. Методика отбора половых продуктов мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam. // *Системы контроля окружающей среды*.

2012. № 17. С. 184–187. [Karavantseva N. V., Pospelova N. V., Bobko N. I., Nekhoroshev M. V. Technique for collection of mussel *Mytilus galloprovincialis* Lam. gametes. *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy*, 2012, no. 17, pp. 184–187. (in Russ.)]
4. Пиркова А. В., Ладыгина Л. В., Щуров С. В. Формирование поселений мидий *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) на коллекторах фермы в бухте Ласпи в зависимости от экологических факторов // *Учёные записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. Биология. Химия*. 2019. Т. 5 (71), № 1. С. 92–106. [Pirkova A. V., Ladygina L. V., Shchurov S. V. Formation of settlements of mussel *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) on collectors of the Laspi Bay farm depending on environmental factors. *Uchenye zapiski Krymskogo federal'nogo universiteta imeni V. I. Vernadskogo. Biologiya. Khimiya*, 2019, vol. 5 (71), no. 1, pp. 92–106. (in Russ.)]
 5. Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н. *Морская динамическая радиохемокология*. Москва : Энергоатомиздат, 1986. 176 с. [Polikarpov G. G., Egorov V. N. *Morskaya dinamicheskaya radio-khemoekologiya*. Moscow : Energoatomizdat, 1986, 176 p. (in Russ.)]
 6. Пospelova Н. В., Егоров В. Н., Челябинина Н. С., Нехорошев М. В. Содержание меди в органах и тканях *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 и поток её седиментационного депонирования в донные осадки в хозяйствах черноморской аквакультуры // *Морской биологический журнал*. 2018а. Т. 3, № 4. С. 64–75. [Pospelova N. V., Egorov V. N., Chelyadina N. S., Nekhoroshev M. V. The copper content in the organs and tissues of *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 and the flow of its sedimentary deposition into bottom sediments in the farms of the Black Sea aquaculture. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2018a, vol. 3, no. 4, pp. 64–75. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.4.07>
 7. Пospelova Н. В., Нехорошев М. В. Содержание каротиноидов в системе «взвешенное вещество – мидия (*Mytilus galloprovincialis* Lmk.) – биоотложения мидий» // *Экология моря*. 2003. Вып. 64. С. 62–66. [Pospelova N. V., Nekhoroshev M. V. Balance researches of carotenoids in system “suspended substance – mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lmk.) – biodeposits of mussels”. *Ekologiya morya*, 2003, iss. 64, pp. 62–66. (in Russ.)]
 8. Пospelova Н. В., Трощенко О. А., Субботин А. А. Изменчивость кормовой базы двустворчатых моллюсков в двухлетнем цикле выращивания на мидийно-устричной ферме (Чёрное море, Голубой залив) // *Учёные записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. Биология. Химия*. 2018b. Т. 4 (70), № 4. С. 148–164. [Pospelova N. V., Troshchenko O. A., Subbotin A. A. Variability of food reserve of bivalves in the two-year growing cycle on the mussel-oyster farm (Black Sea, Blue Gulf). *Uchenye zapiski Krymskogo federal'nogo universiteta imeni V. I. Vernadskogo. Biologiya. Khimiya*, 2018b, vol. 4 (70), no. 4, pp. 148–164. (in Russ.)]
 9. Финенко Г. А., Романова З. А., Аболмасова Г. И. Экологическая энергетика черноморских мидий // *Биоэнергетика гидробионтов* / под ред. Г. Е. Шульмана, Г. А. Финенко. Киев : Наукова думка, 1990. С. 32–72. [Finenko G. A., Romanova Z. A., Abolmasova G. I. *Ekologicheskaya energetika chernomorskikh midii*. In: *Bioenergetika gidrobiontov* / G. E. Shulman, G. A. Finenko (Eds). Kiev : Naukova dumka, 1990, pp. 32–72. (in Russ.)]
 10. Фокина Н. Н., Нефедова З. А., Немова Н. Н. *Липидный состав мидий *Mytilus edulis* L. Белого моря. Влияние некоторых факторов среды обитания*. Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 2010. 243 с. [Fokina N. N., Nefedova Z. A., Nemova N. N. *Lipidnyi sostav midii Mytilus edulis L. Belogo morya. Vliyanie nekotorykh faktorov sredy obitaniya*. Petrozavodsk : Izd-vo KarNTs RAN, 2010, 243 p. (in Russ.)]
 11. Холодов В. И., Пиркова А. В., Ладыгина Л. В. *Выращивание мидий и устриц в Чёрном море*. Воронеж : Изд-во ООО «Издат-Принт», 2017. 508 с. [Kholodov V. I., Pirkova A. V., Ladygina L. V. *Cultivation of Mussels and Oysters in the Black Sea*. Voronezh : Izd-vo ООО “Izdat-Print”, 2017, 508 p. (in Russ.)]
 12. Ahsan U., Kamran Z., Raza I., Ahmad S., Babar W., Riaz M. H., Iqbal Z. Role of selenium in male reproduction – A review. *Animal Reproduction Science*, 2014, vol. 146, iss. 1–2, pp. 55–62. <https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2014.01.009>

13. Hu B.-Q., Liu Y., Wen C.-G., Li A.-H., Hu X.-P., Wu D., Hu X.-J., Tao Z.-Y. Cloning and expression of selenoprotein W from pearl mussels *Cristaria plicata*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 2014, vol. 167, pp. 8–15. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2013.09.008>
14. Fisher N. S., Teyssié J.-L., Fowler S. W., Wang W.-X. Accumulation and retention of metals in mussels from food and water: A comparison under field and laboratory conditions. *Environmental Science & Technology*, 1996, vol. 30, iss. 11, pp. 3232–3242. <https://doi.org/10.1021/es960009u>
15. Goede A. A., Wolterbeek H. Th., Koese M. J. Selenium concentrations in the marine invertebrates *Macoma balthica*, *Mytilus edulis*, and *Nereis diversicolor*. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 1993, vol. 25, pp. 85–89. <https://doi.org/10.1007/BF00230716>
16. Hadj Z., Boutiba Z., Belbachir B. *Mytilus galloprovincialis* as mussel watch for butyltins, tin, copper and zinc contamination, from antifouling paint particles, in West Algerian coastal waters. *Journal of Environmental Protection*, 2012, vol. 3, iss. 9, pp. 1047–1053. <https://doi.org/10.4236/jep.2012.39122>
17. Kapranova L. L., Nekhoroshev M. V., Malakhova L. V., Ryabushko V. I., Kapranov S. V., Kuznetsova T. V. Fatty acid composition of gonads and gametes in the Black Sea bivalve mollusk *Mytilus galloprovincialis* Lam. at different stages of sexual maturation. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 2019, vol. 55, iss. 6, pp. 448–455. <https://doi.org/10.1134/S0022093019060024>
18. Kopp T. I., Outzen M., Olsen A., Vogel U., Ravn-Haren G. Genetic polymorphism in selenoprotein P modifies the response to selenium-rich foods on blood levels of selenium and selenoprotein P in a randomized dietary intervention study in Danes. *Genes and Nutrition*, 2018, vol. 13, art. no. 20 (10 p.). <https://doi.org/10.1186/s12263-018-0608-4>
19. Lowe D. M., Moore M. N. The cytochemical distributions of zinc (Zn II) and iron (Fe III) in the common mussel, *Mytilus edulis*, and their relationship with lysosomes. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1979, vol. 59, iss. 4, pp. 851–858. <https://doi.org/10.1017/S0025315400036882>
20. Mauvais-Jarvis F., Clegg D. J., Hevener A. L. The role of estrogens in control of energy balance and glucose homeostasis. *Endocrine Reviews*, 2013, vol. 34, iss. 3, pp. 309–338. <https://doi.org/10.1210/er.2012-1055>
21. Nikonova L. L., Nekhoroshev M. V., Ryabushko V. I. Total testosterone and estradiol in the gonads and gametes of the mussel *Mytilus galloprovincialis* Lam. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 2017, vol. 53, iss. 6, pp. 519–522. <https://doi.org/10.1134/S0022093017060114>
22. Orban E., Di Lena G., Navigato T., Casini I., Marzetti A., Caproni R. Seasonal changes in meat content, condition index and chemical composition of mussels (*Mytilus galloprovincialis*) cultured in two different Italian sites. *Food Chemistry*, 2002, vol. 77, iss. 1, pp. 57–65. [https://doi.org/10.1016/S0308-8146\(01\)00322-3](https://doi.org/10.1016/S0308-8146(01)00322-3)
23. Rowley A. F., Vogan C. L., Taylor G. W., Clare A. S. Prostaglandins in non-insectan invertebrates: Recent insights and unsolved problems. *Journal of Experimental Biology*, 2005, vol. 208, iss. 1, pp. 3–14. <https://doi.org/10.1242/jeb.01275>
24. Scott A. P. Is there any value in measuring vertebrate steroids in invertebrates? *General and Comparative Endocrinology*, 2018, vol. 265, pp. 77–82. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2018.04.005>
25. Soto M., Ireland M. P., Marigómez I. Changes in mussel biometry on exposure to metals: Implications in estimation of metal bioavailability in ‘Mussel-Watch’ programmes. *Science of the Total Environment*, 2000, vol. 247, iss. 2–3, pp. 175–187. [https://doi.org/10.1016/s0048-9697\(99\)00489-1](https://doi.org/10.1016/s0048-9697(99)00489-1)
26. Stanley-Samuelson D. W. The biological significance of prostaglandins and related eicosanoids in invertebrates. *American Zoologist*, 1994, vol. 34, iss. 6, pp. 589–598. <https://doi.org/10.1093/icb/34.6.589>
27. George S. G., Pirie B. J. S. Metabolism of zinc in the mussel, *Mytilus edulis* (L.): A combined ultrastructural and biochemical study. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1980, vol. 60, iss. 3, pp. 575–590. <https://doi.org/10.1017/S0025315400040273>
28. Tadasi N., Hiroshi O. Distribution of prostaglandins in the animal kingdom. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Lipids and Lipid Metabolism*, 1976, vol. 431, iss. 1, pp. 127–131. [https://doi.org/10.1016/0005-2760\(76\)90266-6](https://doi.org/10.1016/0005-2760(76)90266-6)

**STEROID HORMONES, SELENIUM, AND ZINC
IN THE GONADS – GAMETES – LARVAE BIOLOGICAL SYSTEM
OF THE MUSSEL *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LAM.**

L. L. Kapranova, V. I. Ryabushko, M. V. Nekhoroshev, and S. V. Kapranov

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: lar_sa1980@mail.ru

Assessment of the interaction of marine farms with the environment in the industrial cultivation of the mussel *Mytilus galloprovincialis* is very important. In the mussel farm – environment system, biotic fluxes of chemical compounds through gonads, gametes (sperm and eggs), and larvae make a considerable contribution to this interaction. Since gonads play a key role in the mussel reproduction, it is interesting to study the budget of materials, that are directly involved in this process. Out of these materials, testosterone, estradiol, fatty acids, and some trace minerals, such as Se and Zn, are known to affect spawning, growth, and development. The molluscs absorb these materials from food and water. These materials are partly metabolically assimilated by mussels and partly excreted into the environment with gametes. The aim of this study was to estimate the components of the budget of steroid hormones, fatty acids, and two essential trace elements (Zn and Se) in mussel gonads, gametes, and larvae. The total testosterone and estradiol in gonads and gametes were quantified by enzyme-linked immunosorbent assay. The contents of the trace elements were found using inductively coupled plasma mass spectrometry. The fatty acid composition was determined by means of gas chromatography–mass spectrometry. The contents of Se and Zn in mussel gonads and gametes were found to depend on the stage of the reproductive cycle. In female gonads, Se and Zn concentrations were higher than in male ones. The highest concentration of Se was recorded in eggs: $(14.7 \pm 2.9) \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ dry weight (d. w.). In sperm, it was $(14.4 \pm 1.8) \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ d. w. Zn content in gonads before spawning was higher than in gametes. In male gonads and in sperm, its values were (27.5 ± 3.7) and $(19.3 \pm 6.4) \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ d. w., respectively. In female gonads and eggs, the contents of zinc were (53.6 ± 10.9) and $(49.3 \pm 8.2) \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ d. w., respectively. In spring, the mean values of Se and Zn assimilation degree (q) in gonads of the mussel were within 0.1–0.6. The limit values of the alimentary accumulation coefficient (K_{lim}) of Se and Zn ranged 0.6 to 1.4. While spawning, mussels excrete polyunsaturated fatty acids (PUFA), which are probably used by other marine organisms. Up to 56.2 % of PUFA are excreted with sperm, and 48.1 %, with eggs, whereas in larvae this fraction does not exceed 10.2 %. The data obtained indicate that the molluscs assimilate sex hormones, fatty acids, selenium, and zinc to maintain vital processes: prostaglandins are synthesized from PUFA in the body, and testosterone esters are formed from testosterone. Se and Zn, when coupled with proteins, play a key role in the reproduction and formation of larval shells.

Keywords: mussel *Mytilus galloprovincialis*, gametes, larvae, selenium, zinc, testosterone, estradiol, fatty acids, Black Sea



УДК [556.535.8:549.2](282.247.13.05)

ОЦЕНКА ЗАГРЯЗНЕНИЯ УСТЬЕВОЙ ОБЛАСТИ РЕКИ СЕВЕРНОЙ ДВИНЫ МЕТОДОМ РАСЧЁТА ФОНОВЫХ КОНЦЕНТРАЦИЙ (Fe, Mn, Zn, Cu, Cd, Pb, Ni)

© 2021 г. Н. В. Неверова, А. В. Чупаков

Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики
имени академика Н. П. Лаврова УрО РАН, Архангельск, Россия
E-mail: nevnata@yandex.ru

Поступила в редакцию 29.03.2021; после доработки 01.06.2021;
принята к публикации 29.09.2021; опубликована онлайн 30.11.2021.

Данная публикация является продолжением работ по количественной оценке уровня загрязнения тяжёлыми металлами (Fe, Mn, Zn, Cu, Cd, Pb, Ni) компонентов экосистемы устьевой области реки Северной Двины. Для оценки уровней загрязнения указанными металлами экосистемы устьевой области Северной Двины в районе наибольшего антропогенного воздействия (район городской агломерации Новодвинск — Архангельск — Северодвинск) мы используем метод сравнительного анализа объекта исследования с условно-фоновым участком, приняв за него участок реки, расположенный выше городской застройки. С применением пространственного картирования значений коэффициентов обогащения для компонентов водной экосистемы были выделены районы с аномальным превышением содержания металлов в тканях моллюсков, донных отложениях и придонном слое воды. Установлено, что наибольшей антропогенной нагрузке в акватории вершины дельты реки подвержен район, примыкающий к центральной части города и к промышленной зоне на левом берегу. Наиболее вероятными источниками загрязнения рассмотренными тяжёлыми металлами можно назвать попадание поверхностных сточных вод (талые и дождевые ливневые стоки), неочищенные коммунально-бытовые стоки и прямой ближний атмосферный перенос. Анализ тканей моллюсков проявил себя как более информативный и показательный подход к оценке загрязнения тяжёлыми металлами акватории со сложными гидрологическими и гидрохимическими градиентами среды, чем анализ придонного слоя воды и донных отложений.

Ключевые слова: устьевая область реки Северной Двины, фоновые содержания, тяжёлые металлы, коэффициент обогащения, двустворчатые моллюски

Реки, дренируя огромные территории водосбора, являются основным источником поступления с суши в море растворённых и взвешенных веществ, в том числе органического вещества, микроэлементов и биогенных веществ. Основная масса веществ, поступивших с водосбора, оседает в устьевых областях рек, в зоне смешения пресных и солёных вод, а значит, устьевые области рек — объекты, информация о состоянии которых может применяться для характеристики как морской среды, так и территории водосбора (Котова и др., 2020). Кроме того, именно в устьях рек сосредоточена основная часть приморских городов и производств, поскольку там есть необходимость в постоянном источнике пресной воды. Проведённые работы по оценке содержания тяжёлых металлов в компонентах экосистемы устьевой области реки Северной Двины (Неверова и др., 2014, 2016) с учётом предельно допустимых концентраций (далее — ПДК) выявили необходимость применения подхода с расчётом условно-фоновых концентраций, характерных

для района исследований. Также были обнаружены мозаичность и высокая изменчивость содержания металлов в абиотических и биотических компонентах водной экосистемы устья Северной Двины. Наибольшие значения концентраций тяжёлых металлов в воде, донных отложениях и тканях гидробионтов наблюдали (без каких-либо закономерностей) на локальных участках и для отдельных металлов.

На первом этапе работы (Неверова и др., 2014) для количественной оценки содержания тяжёлых металлов в придонной воде, донных отложениях и тканях макробентосных организмов дельты Северной Двины мы сравнивали получаемые результаты с общепринятыми государственными нормативами — ПДК. При данном подходе концентрации всех металлов на всей исследуемой территории превышали норматив. Результаты наблюдений Северного управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (Обзоры загрязнения окружающей среды, 2021) также ежегодно показывают повышенные концентрации (до 2–6 ПДК) марганца, железа, цинка и меди. В различных документах природоохранных организаций такие превышения связывают с последствиями хозяйственной деятельности, однако в устьевой области р. Северной Двины нет предприятий с высоким содержанием тяжёлых металлов в технологических процессах. Этот факт демонстрирует то, что существующие государственные нормативы (ПДК) не могут быть едиными для всех типов водных экосистем и разных климатогеографических и геохимических условий. На сегодняшний день большинство исследователей, занимающихся этой проблемой (Веницианов и др., 2015 ; Возняк и Лепихин, 2018 ; Хоруджая, 2002), сходятся во мнении, что распространять на все регионы единые нормы ПДК недопустимо и что необходимо нормирование техногенных воздействий на экосистемы исходя из региональных геохимических особенностей. К тому же и сами ПДК не установлены для подавляющего большинства компонентов водных экосистем, как в случае с донными отложениями и тканями донных животных.

При отсутствии ПДК для оценки уровня загрязнённости компонентов экосистем обычно применяют различные варианты сравнения полученных концентраций тяжёлых металлов с их естественным содержанием в экосистеме (фоновые значения). В качестве фоновых могут выступать значения показателя, установленные для территории, которая не испытывает прямого антропогенного пресса. Однако в настоящее время практически все виды водных экосистем подвержены влиянию деятельности человека (например, в результате дальнего атмосферного переноса или сельскохозяйственных работ в глубине водосборных площадей), то есть мы можем говорить лишь об условно-фоновых значениях. В данной работе за условно-фоновый участок акватории реки мы приняли район, расположенный выше территории наибольшей антропогенной нагрузки (выше района городской агломерации Новодвинск — Архангельск — Северодвинск). Для оценки фоновых значений концентраций исследуемых тяжёлых металлов в воде, донных отложениях и тканях моллюсков мы используем медиану и медианное абсолютное отклонение (*mean absolute deviation, MAD*), полученные для выборки точек наблюдений в условно-фоновом районе. Этот метод признан наиболее чувствительным для расчёта фоновых уровней содержания металлов при анализе загрязнения компонентов окружающей среды (Лукашев, 2007 ; Reimann et al., 2005).

Цель работы — количественно оценить уровень загрязнения тяжёлыми металлами участка р. Северной Двины в районе наибольшей антропогенной нагрузки на неё с использованием метода сравнительного анализа с условно-фоновыми значениями, рассчитав средние концентрации металлов в тканях гидробионтов и в среде их обитания методами непараметрической статистики; по картине пространственного распределения коэффициентов обогащения сделать вывод об основных источниках загрязнения на изучаемом нами участке р. Северной Двины (хозяйственно-бытовые сточные воды Архангельска и Новодвинска, промышленные предприятия этих городов и др.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Река Северная Двина и её притоки, расположенные в северной части Русской равнины, относятся к бассейну Белого моря. В бассейне Северной Двины сосредоточена основная часть промышленного потенциала региона. Устьевую часть реки возможно отнести к числу наиболее промышленно и транспортно освоенных территорий на севере Российской Федерации; она испытывает значительную антропогенную нагрузку. Устьевая область Северной Двины включает обширный участок нижнего течения реки от впадения Пинеги до морского края дельты и юго-восточную часть Двинского залива Белого моря (рис. 1). «Верхняя граница устьевой области проходит у устья р. Пинеги, где уже не отмечаются приливные колебания уровня. Морская граница проходит по свалу глубин в Двинском заливе, примерно по восьмиметровой изобате. Входящий в устьевую область участок реки имеет протяжённость по судоходному фарватеру 135 км» (Гидрология устьевой области Северной Двины, 1965).

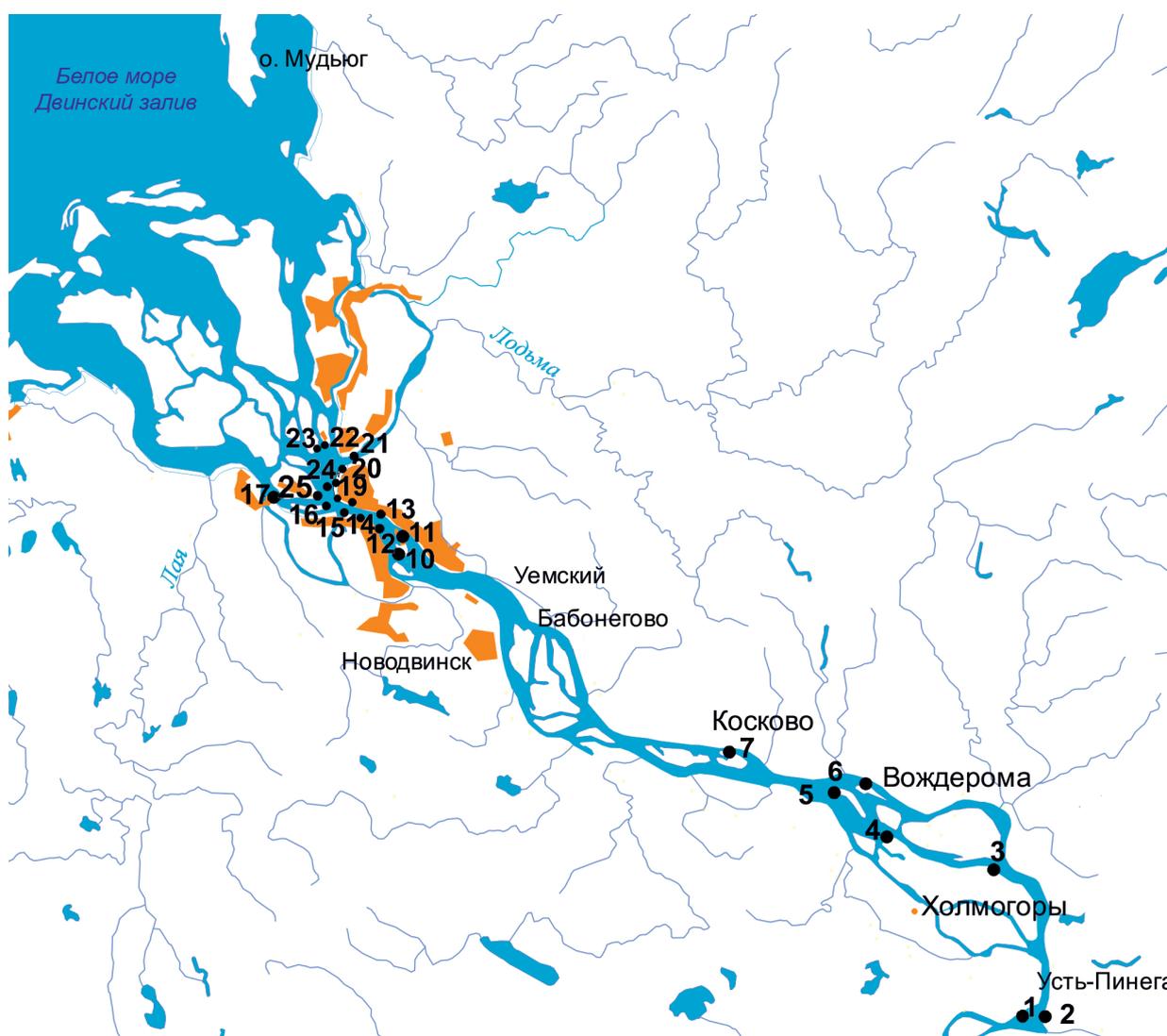


Рис. 1. Карта-схема устьевой области реки Северной Двины с точками отбора проб придонного слоя воды, донных отложений и двустворчатых моллюсков (т. 1–7 — фоновый участок; т. 10–25 — г. Архангельск)

Fig. 1. Schematic map of the estuarine area of the Northern Dvina River with sampling points of bottom water layer, bottom sediments, and bivalves (points 1–7, the background plot; points 10–25, Arkhangelsk)

На берегу Северной Двины примерно в 50 км от места впадения в Белое море находится Архангельск, городские кварталы протянулись почти на 40 км по правому берегу реки. На левом берегу, в черте г. Архангельска, расположены многочисленные промышленные площадки и малоэтажные жилые кварталы преимущественно деревянной застройки, которые тянутся вплоть до г. Новодвинска.

Чтобы провести сравнительный анализ содержания тяжёлых металлов, за фоновый мы приняли участок реки от деревни Косково до верхней границы приустьевой части (пос. Усть-Пинега) (см. рис. 1, точки отбора 1–7). Двустворчатых моллюсков отбирали из мест их обитания одновременно с донными отложениями и водой в устьевой области Северной Двины в конце июля — августе в 2009–2018 гг. Моллюсков отбирали стандартными методами ([Руководство по методам, 1983](#)) вручную, используя гидрологический сачок либо (на глубинах более 1,5 м) водолазное оборудование. Для проведения анализа из отобранной пробы выбирали моллюсков одного возраста и размера и помещали в сосуды с водой для очистки кишечника; после этой процедуры мягкие ткани извлекали из раковины и подвергали минерализации концентрированной азотной кислотой при нагревании. Полностью методика подготовки биологических образцов к анализу изложена в ГОСТ 26929-94 ([2010](#)).

Доминирующими, в зависимости от биотопа, видами донных организмов на изучаемом участке реки являются: для твёрдых субстратов — двухстворчатые моллюски *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771); для заиленных песков — *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758), *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758) и *Pisidium* sp.; для ила — малощетинковые черви (Oligochaeta) и представители насекомых Ghironomidae. Для определения вида двустворчатых моллюсков проводили молекулярно-генетический анализ по методике ([Bolotov et al., 2015](#)). Он показал, что в качестве объектов для исследования накопления тяжёлых металлов в тканях были отобраны наиболее типичные для нашего региона представители крупных двустворок: *Anodonta anatina* (далее — беззубка) и *Unio pictorum* (далее — перловица). Для двустворчатых моллюсков рода *Dreissena* генетический анализ не проводили, так как, согласно ([Махнович, 2016](#)), дрейссены Северной Двины относятся к виду *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771). Проведённый ранее анализ ([Неверова и др., 2014, 2016](#)) выявил, что максимальное количество металлов накапливают представители малощетинковых червей — олигохеты, однако из-за технических трудностей при их отборе (прежде всего из-за их малых размеров) более удобным объектом исследования накопления тяжёлых металлов являются крупные двустворчатые моллюски.

Пробы придонного слоя воды отбирали по ГОСТ Р 51592-2000 ([2008](#)), фиксировали азотной кислотой и при поступлении в лабораторию подвергали минерализации при нагревании для анализа по ПНД Ф 14.1:2.214-06 ([2006](#)). Пробы донных отложений после предварительного высушивания до воздушно-сухого состояния подвергали экстракции на водяной бане с раствором 5 М азотной кислоты по РД 52.18.191-89 ([Методика выполнения измерений, 1990](#)). Все полученные растворы (экстрагированные ткани и донные отложения, вода) анализировали методом атомно-абсорбционной спектроскопии на спектрометре povAA 315 (Analytik Jena AG); в них определяли валовое содержание таких металлов, как Fe, Mn, Zn, Cu, Cd, Pb и Ni. Анализ проводили в центре коллективного пользования научным оборудованием «Критические технологии РФ в области экологической безопасности Арктики» в ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН (г. Архангельск).

Все полученные эмпирические данные предварительно оценили на соответствие закону нормального распределения, используя критерий Шапиро — Уилка ([Субботина и Гржибовский, 2014](#)). Он показал, что распределение большинства полученных нами данных по концентрации металлов в тканях моллюсков, придонной воде и донных отложениях отличается от нормального, поэтому для оценки среднего показателя содержания тяжёлых металлов в тканях моллюсков

и среде их обитания на фоновом участке мы пользовались критериями непараметрической статистики — медианой и MAD , определяемым как медиана абсолютных отклонений от медианы всех данных (Лукашев, 2007 ; Reimann et al., 2005 ; Tukey, 2008). Фоновые значения при этом рассчитывали по формуле:

$$C_f = Me_f \pm 2MAD, \quad (1)$$

где C_f — фоновое значение исследуемого показателя;

Me_f — значение медианы выборки измеренных значений (X_f) для фонового участка;

MAD — медиана выборки абсолютных значений разностей измеренного значения X_f и медианы выборки измеренных значений фонового участка ($|X_f - Me_f|$).

Для количественной оценки загрязнённости отдельных районов русла реки сравнивали содержание металла в отдельной точке со значением верхнего предела фоновой концентрации, используя их соотношение — коэффициент обогащения:

$$X_i / (Me_f + 2MAD), \quad (2)$$

где X_i — измеренное значение концентрации в i -й точке наблюдений.

Если отношение полученной нами концентрации металла в точке отбора к величине верхнего предела фонового значения ≤ 1 , концентрацию металла в этой точке будем считать в пределах колебания фона; если > 1 , концентрацию будем считать повышенной.

В рамках статистического анализа для проверки однородности выборок концентраций тяжёлых металлов, полученных для фонового участка и для участка, который испытывает явное прямое антропогенное воздействие, был проведён анализ с применением непараметрического U -критерия Манна — Уитни.

Для оценки пространственного распределения коэффициентов обогащения компонентов экосистемы тяжёлыми металлами по данным, полученным в точках наблюдений, мы использовали карты-схемы изолиний. Построение проводили в программном пакете Surfer, сетку данных создавали методом радиальной базисной функции. Ввиду того что метод не является методом точной интерполяции, пределы максимального и минимального значений мы задавали вручную.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Придонный слой воды. В результате обработки данных с использованием критериев непараметрической статистики (медианы и MAD) были получены следующие концентрации тяжёлых металлов в придонном слое воды для фонового участка реки (точки 1–7): Ni — $(0,005 \pm 0,003)$ мг·дм⁻³; Cd — $(0,0038 \pm 0,0026)$ мг·дм⁻³; Zn — $(0,015 \pm 0,011)$ мг·дм⁻³; Cu — $(0,006 \pm 0,001)$ мг·дм⁻³; Mn — $(0,087 \pm 0,023)$ мг·дм⁻³; Fe — $(0,420 \pm 0,060)$ мг·дм⁻³. Содержание свинца было меньше предела обнаружения. При проверке гипотезы о принадлежности двух сравниваемых выборок (для фонового участка и для участка реки в районе городской черты) к одной и той же генеральной совокупности с помощью U -критерия Манна — Уитни мы получили статистически значимые различия при $p \leq 0,05$ только для концентрации никеля.

Донные отложения. Показатели фоновой концентрации для верхнего слоя донных отложений имели следующие значения (точки 1–7): Ni — $(3,64 \pm 1,10)$ мг·кг⁻¹; Pb — $(1,02 \pm 0,68)$ мг·кг⁻¹; Cd — $(0,14 \pm 0,05)$ мг·кг⁻¹; Zn — $(9,91 \pm 6,44)$ мг·кг⁻¹; Cu — $(4,65 \pm 6,94)$ мг·кг⁻¹; Mn — $(86,85 \pm 43,30)$ мг·кг⁻¹; Fe — $(422,53 \pm 298,60)$ мг·кг⁻¹. Проверка гипотезы о принадлежности двух сравниваемых выборок к одной и той же генеральной совокупности показала статистически значимые различия при $p \leq 0,05$ для содержания в донных отложениях кадмия и свинца для участков выше и ниже городской черты. При этом медиана концентрации кадмия на участке точек 1–7 (см. рис. 1) была выше, чем на участке реки, примыкающем к городским кварталам.

Мы связываем такой результат с отмеченным повышенным содержанием кадмия в почвах на водосборе Северной Двины в фоновом районе (Зимовец и Федоров, 2013) и с поведением Cd на химическом барьере смешения рек Пинеги и Северной Двины, при котором кадмий может вытесняться из соединений с органическими лигандами и осаждаться в донных отложениях в виде малорастворимого гидроксида (Дину и Шкинев, 2020).

Двустворчатые моллюски. Для оценки различий в накоплении тяжёлых металлов в тканях двух видов двустворок мы воспользовались тестом Манна — Уитни для всей совокупности образцов, отобранных на приустьевом участке реки. Этот тест не выявил отличий в процессах накопления тяжёлых металлов в тканях перловицы и беззубки при $p \leq 0,05$ для всех исследуемых металлов. Дополнительно к рассмотрению основной пары видов — *Anodonta* и *Unio* — было проведено попарное сравнение выборок с ещё одним видом двустворок — *Dreissena polymorpha*. Оно показало для этого вида отличие в накоплении всех металлов. Однако в данной работе мы не используем этот перспективный для экотоксикологических исследований вид, поскольку не было получено достаточно натурального материала на изучаемом участке Северной Двины. В связи с неблагоприятным воздействием абиотических факторов на моллюсков этого вида (отсутствие субстратов для прикрепления, высокие скорости течений, достаточно низкие летние температуры воды и т. п.) (Махнович, 2016), плотности поселений дрейссены не дают достаточно материала для мониторинга. Возможно, подобная работа на основе анализа *Dreissena polymorpha* будет выполнена нами в дальнейшем.

Для выборок моллюска перловицы для участков выше и ниже городской черты тест не выявил достоверных отличий при $p \leq 0,05$ для всех изучаемых металлов. Для беззубки статистически достоверные различия при $p \leq 0,05$ зарегистрированы для цинка, меди и никеля. Для перловицы фоновые показатели, рассчитанные по формуле (1), имели следующие значения: Ni — $(0,13 \pm 0,04)$ мг·кг⁻¹; Pb — $(0,10 \pm 0,09)$ мг·кг⁻¹; Cd — $(0,09 \pm 0,03)$ мг·кг⁻¹; Zn — $(18,46 \pm 8,93)$ мг·кг⁻¹; Cu — $(1,01 \pm 0,33)$ мг·кг⁻¹; Mn — $(308,91 \pm 128,21)$ мг·кг⁻¹; Fe — $(91,38 \pm 93,93)$ мг·кг⁻¹. Для беззубки значения составили: Ni — $(0,06 \pm 0,08)$ мг·кг⁻¹; Pb — $(0,12 \pm 0,01)$ мг·кг⁻¹; Cd — $(0,06 \pm 0,03)$ мг·кг⁻¹; Zn — $(11,61 \pm 5,37)$ мг·кг⁻¹; Cu — $(0,59 \pm 0,11)$ мг·кг⁻¹; Mn — $(252,33 \pm 182,83)$ мг·кг⁻¹; Fe — $(86,06 \pm 86,06)$ мг·кг⁻¹. Подробнее сведения по фоновому содержанию тяжёлых металлов в двустворках устьевой области р. Северной Двины ранее изложены нами в (Неверова и Чупаков, 2018).

Таким образом, сравнительный анализ выборок концентраций металлов для фонового участка реки (Ф) и района городской черты (Г) с помощью критерия Манна — Уитни выявил ряд различий между ними. Установлены следующие достоверные соотношения: придонный слой воды — $\Phi(\text{Ni}) < \Gamma(\text{Ni})$; донные отложения — $\Phi(\text{Pb}) < \Gamma(\text{Pb})$ и $\Phi(\text{Cd}) > \Gamma(\text{Cd})$; *Anodonta* — $\Phi(\text{Ni}) < \Gamma(\text{Ni})$, $\Phi(\text{Zn}) < \Gamma(\text{Zn})$ и $\Phi(\text{Cu}) < \Gamma(\text{Cu})$. Эти результаты характеризуют влияние хозяйственно-бытовой деятельности на содержание Ni, Pb, Zn и Cu в компонентах экосистемы приустьевом участка реки. Однако, анализируя полученные данные, мы отмечаем высокую мозаичность концентрации металлов по акватории реки (Неверова и др., 2014, 2016), что говорит о существенной роли локальных особенностей района отбора образцов (наличие локального источника загрязнения, наличие мест с другими гидродинамическими характеристиками вод и иным гранулометрическим составом донных отложений, а также многие другие локальные факторы, вплоть до преобладающих видов макрофитов). Именно поэтому, наряду с «классической» схемой анализа полученных результатов (сравнение выборок), для количественной оценки различий в содержании металлов в тканях моллюсков между условно-фоновым участком и участком реки, расположенным в акватории г. Архангельска, мы провели сравнение содержания металла в отдельной точке со значением верхнего предела фоновой концентрации (формула (2), табл. 1).

Таблица 1. Значения коэффициента обогащения $X_i / (Mef + 2MAD)$ в объектах исследования**Table 1.** Values of $X_i / (Mef + 2MAD)$ enrichment factor in the study objects

№ точки отбора	Объект	Ni	Pb	Cd	Zn	Cu	Mn	Fe
10	Придонная вода	0,56	–	0,25	1,00	1,07	0,27	0,41
	Донные отложения	0,81	0,65	0,47	0,46	0,20	0,39	1,37
	<i>Anodonta</i>	–	–	–	–	–	–	–
	<i>Unio</i>	–	–	–	–	–	–	–
11	Придонная вода	0,78	–	0,26	0,67	1,21	0,36	0,45
	Донные отложения	1,24	1,05	0,37	0,79	0,61	1,13	1,90
	<i>Anodonta</i>	0,95	1,12	0,77	0,96	0,97	0,88	0,4
	<i>Unio</i>	–	–	–	–	–	–	–
12	Придонная вода	1,05	–	0,65	0,38	0,52	0,21	0,16
	Донные отложения	0,74	0,05	0,03	0,29	0,31	0,35	0,33
	<i>Anodonta</i>	0,8	0,41	1,08	0,87	1,21	0,16	0,19
	<i>Unio</i>	–	–	–	–	–	–	–
13	Придонная вода	3,44	–	0,45	2,00	0,52	0,23	0,23
	Донные отложения	0,60	0,40	0,07	0,32	0,29	0,41	0,33
	<i>Anodonta</i>	–	–	–	–	–	–	–
	<i>Unio</i>	–	–	–	–	–	–	–
14	Придонная вода	1,00	–	–	0,39	0,50	0,37	0,42
	Донные отложения	1,27	0,47	0,08	0,51	0,28	0,76	0,31
	<i>Anodonta</i>	0,6	–	1,58	1,37	1,63	0,44	0,71
	<i>Unio</i>	–	–	–	–	–	–	–
15	Придонная вода	2,13	–	–	0,95	0,52	0,29	0,33
	Донные отложения	1,45	0,54	0,14	0,63	0,31	0,93	0,36
	<i>Anodonta</i>	–	–	–	–	–	–	–
	<i>Unio</i>	0,22	0,07	0,96	0,34	0,8	0,44	1,18
16	Придонная вода	–	–	0,43	0,50	0,36	0,42	0,67
	Донные отложения	3,12	2,03	0,63	1,48	3,44	2,01	1,71
	<i>Anodonta</i>	1,46	1,06	0,95	1,38	1,56	0,92	1,79
	<i>Unio</i>	–	–	1,84	1,53	0,08	0,13	0,53
17	Придонная вода	0,56	–	0,32	1,23	0,36	0,17	0,24
	Донные отложения	1,16	0,14	0,56	0,52	0,36	0,48	0,38
	<i>Anodonta</i>	–	–	–	–	–	–	–
	<i>Unio</i>	–	–	–	–	–	–	–
18	Придонная вода	0,56	–	0,02	0,67	0,71	0,49	0,62
	Донные отложения	0,94	0,90	0,14	0,84	0,26	0,28	0,32
	<i>Anodonta</i>	2,07	–	54,15	1,05	1,44	0,42	1,31
	<i>Unio</i>	0,31	0,16	0,73	0,59	0,55	0,22	0,54
19	Придонная вода	1,34	–	0,04	1,70	0,50	0,47	0,22
	Донные отложения	0,83	6,42	0,04	0,39	0,27	0,49	0,33
	<i>Anodonta</i>	0,91	0,58	0,69	1,72	1,08	0,92	0,83
	<i>Unio</i>	–	–	–	–	–	–	–
20	Придонная вода	1,89	–	0,08	0,90	0,50	0,25	0,13
	Донные отложения	0,83	0,28	0,10	0,31	0,25	0,75	0,34
	<i>Anodonta</i>	0,8	0,12	0,83	1,15	0,99	0,4	0,61
	<i>Unio</i>	–	–	–	–	–	–	–
21	Придонная вода	0,11	–	0,11	1,00	0,50	0,31	0,54
	Донные отложения	0,54	0,38	0,33	0,26	0,31	0,36	0,96
	<i>Anodonta</i>	1,09	1,55	0,85	1,15	1,27	0,44	0,96
	<i>Unio</i>	–	–	–	–	–	–	–

Продолжение на следующей странице...

№ точки отбора	Объект	Ni	Pb	Cd	Zn	Cu	Mn	Fe
22	Придонная вода	0,44	–	0,16	0,10	0,71	0,09	0,23
	Донные отложения	2,77	1,25	0,63	1,45	1,08	1,47	0,66
	<i>Anodonta</i>	0,56	0,42	0,68	0,48	0,71	0,45	0,14
	<i>Unio</i>	–	–	–	–	–	–	–
23	Придонная вода	0,67	–	–	0,47	0,52	0,33	0,50
	Донные отложения	0,83	0,13	0,05	0,31	0,21	0,28	0,36
	<i>Anodonta</i>	2,02	–	1,19	1,07	1,41	0,15	0,52
	<i>Unio</i>	–	–	–	–	–	–	–
24	Придонная вода	1,91	–	–	0,41	0,51	0,15	0,13
	Донные отложения	0,58	0,17	0,09	0,20	0,20	0,44	0,30
	<i>Anodonta</i>	0,53	–	2,29	1,62	0,67	0,45	0,35
	<i>Unio</i>	0,4	1,09	0,61	0,26	0,20	0,16	0,17
25	Придонная вода	–	–	0,18	1,00	0,71	1,34	1,41
	Донные отложения	0,95	0,38	0,12	0,68	0,33	0,44	2,37
	<i>Anodonta</i>	–	–	–	–	–	–	–
	<i>Unio</i>	0,60	0,62	0,69	0,77	0,66	0,58	0,98

Примечание: прочерк (–) означает, что моллюски не обнаружены или концентрации металлов ниже предела обнаружения; жирным шрифтом выделены значения, соответствующие превышению фонового уровня.

Note: a dash (–) denotes either no molluscs found or metal concentrations being below the detection limit; in bold, the values corresponding to excess of the calculated background level are highlighted.

Визуализируя полученные результаты (см. табл. 1), мы построили карты-схемы наличия загрязнения в акватории реки тяжёлыми металлами (рис. 2–5). Проведённый тест Манна — Уитни не показал различий в процессах накопления между двумя видами моллюсков, поэтому при создании карт-схем при наличии данных для беззубки и перловицы мы брали среднее арифметическое значений коэффициентов в их тканях. Как говорилось выше, в качестве метода расчёта сетки данных для карт с изолиниями мы использовали не точный интерполятор, а метод радиальной базисной функции: расположение точек отбора отличается неоднородностью, и применение точных методов, например треугольной линейной интерполяции, затруднено. На картах-схемах 2–5 окрашенные поля значений коэффициентов обогащения > 1 могут несущественно отклоняться от точек отбора, заходить на участки суши и т. д.; это обычные ошибки при построении карт изолиний. Между тем общие тенденции распределения данных, безусловно, сохраняются, а наглядность представления информации перекрывает незначительные неточности.

На всех точках отбора, которые расположены на участке реки, протекающем через центральную часть города, отмечено (см. табл. 1) превышение рассчитанных фоновых концентраций по содержанию никеля в придонном слое воды (рис. 2А) и донных отложениях (рис. 2С) и по содержанию цинка в мягких тканях моллюсков (рис. 2F). На локальных участках отбора в центральной части города зафиксированы концентрации выше рассчитанных фоновых для двух тяжёлых металлов: для цинка — в верхнем слое донных отложений (рис. 2D); для никеля — в тканях двустворок (рис. 2E).

Содержание таких металлов, как железо и марганец, в придонном слое воды в основном не превышает рассчитанные нами фоновые величины по всему участку (рис. 3А, В). В верхнем слое донных отложений концентрации марганца были выше фоновых на всём участке р. Северной Двины, прилегающем к центральным районам города, а концентрации железа (рис. 3С) — на локальных участках выше и ниже по течению от центральных городских кварталов. Отметим, что именно соединения железа и марганца в воде называют основными загрязняющими веществами по всему водотоку Северной Двины от верховьев до устьевой области (Государственный доклад, 2013 ; Характеристика загрязнения, 2021). В тканях моллюсков концентрации железа выше рассчитанных фоновых зафиксированы во всех точках в центральной части города; концентрации марганца были ниже фоновых во всех точках отбора (рис. 3E).

Концентрации кадмия на изучаемом участке реки не превышали рассчитанных фоновых показателей в придонном слое воды и в донных отложениях (рис. 4А, С). Как сказано выше, медиана концентрации кадмия на фоновом участке была выше, чем на участке реки, примыкающем к городским кварталам. В тканях моллюсков концентрации этого металла были выше рассчитанных по всей акватории в центральной части города (рис. 4Е). В 2014 г. на этом участке было зафиксировано максимальное абсолютное значение концентрации кадмия ($5,12 \text{ мг} \cdot \text{кг}^{-1}$ вл. веса) в тканях беззубки, что превышало расчётные фоновые показатели более чем в 50 раз (табл. 1); при этом ткани моллюска были тёмного цвета. Данный показатель исключён из выборки при построении карт, поскольку имеет экстремальное значение.

Концентрация меди в придонном слое воды выше рассчитанной фоновой зафиксирована на локальных участках водотока по правому берегу, вплотную прилегающему к центральной части Архангельска (рис. 4В, D). Сравнение показателя с ПДК_{рыб.хоз.} показало, что на данных участках содержание меди было в десятки раз выше нормируемого (Неверова и др., 2016). Концентрация меди в донных отложениях выше рассчитанной фоновой отмечена в точках ниже по течению от центральных городских кварталов, в местах замедления течений из-за морфологических особенностей русла (рис. 4D).

Содержание свинца в придонном слое воды по всему изучаемому участку было ниже предела обнаружения методики, а в верхнем слое донных отложений превышало рассчитанные нами фоновые показатели на всех точках отбора на участке реки, протекающем через центральные городские кварталы (рис. 5А). В тканях моллюсков концентрации свинца превышали фоновые в точках выше и ниже центральных городских районов (рис. 5В).

По донным отложениям выделяются участки, где фоновые концентрации превышены по всем металлам. Это т. 16 (участок при входе в Никольский рукав) и т. 22 (рядом с островом Молодёжным) (см. рис. 1). Точка 16 находится ниже по течению многочисленных промышленных площадок, расположенных по левому берегу Северной Двины, в зонах замедления течений, которые связаны с морфологическими особенностями русла. Точка 22 находится в зоне зарослей макрофитов, также в зоне замедления течения. В результате таких особенностей на этих участках оседают и аккумулируются переносимые течениями донные отложения с сорбированными на них металлами.

В отличие от концентраций в придонном слое воды и донных отложениях, в тканях моллюсков наблюдается превышение содержания большинства исследуемых металлов: значения выше рассчитанных верхних фоновых зарегистрированы во всех точках отбора по руслу реки в центральной части города — и на правом берегу, и на левом (рис. 2Е, F; 3Е; 4Е, F; 5Е, F).

Из полученных данных можно сделать вывод о поступлении в придонный слой воды никеля и цинка из единого источника (есть значимая положительная корреляция Ni/Zn; $R = 0,55$; $p \leq 0,05$; $N = 16$), со стоками дренажно-ливневой канализации в акваторию реки по правому берегу, а также о локальных поступлениях металлов из промышленного узла, расположенного вдоль левого берега Северной Двины, куда по её течению поступают и недостаточно очищенные бытовые и дренажно-ливневые стоки южной части г. Архангельска. Упоминание о поступлении неочищенных бытовых стоков в районе городского пляжа (т. 18–20, рис. 1) Северной Двины можно встретить уже в публикации 1920-х гг. (Лопато, 1927). Донные отложения изучаемого участка реки обогащены свинцом [> 6 фоновых концентраций (ф. к.)] и никелем (> 3 ф. к.) на всём участке Северной Двины, протекающем через центральную часть города, как по правому, так и по левому берегу. Железом (> 1 ф. к.), марганцем (> 1 ф. к.), медью (> 3 ф. к.) и цинком (> 1 ф. к.) обогащены локальные участки реки в центре города и выше и ниже его центральных районов. В тканях моллюсков расчётные фоновые показатели были превышены по всем металлам, кроме марганца.

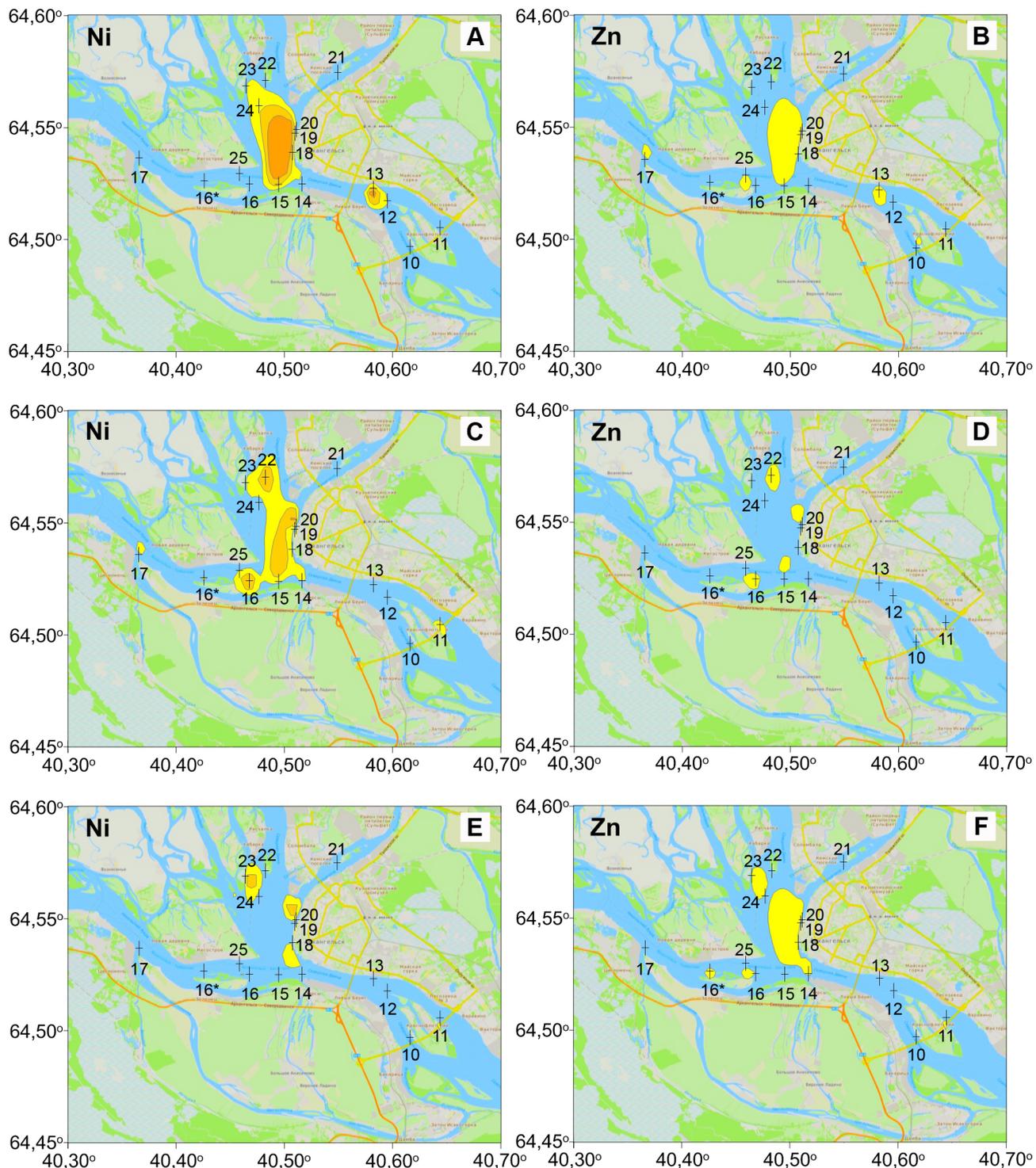


Рис. 2. Превышение фонового уровня по содержанию никеля (А — в придонном слое воды; С — в донных отложениях; Е — в тканях моллюсков) и цинка (В — в придонном слое воды; D — в донных отложениях; F — в тканях моллюсков). Шкала градации значений приведена на рис. 5

Fig. 2. Excess of the background level of Ni content (A, in bottom water layer; C, in bottom sediments; E, in mollusc tissues) and Zn content (B, in bottom water layer; D, in bottom sediments; F, in mollusc tissues). The gradation scale is shown in Fig. 5

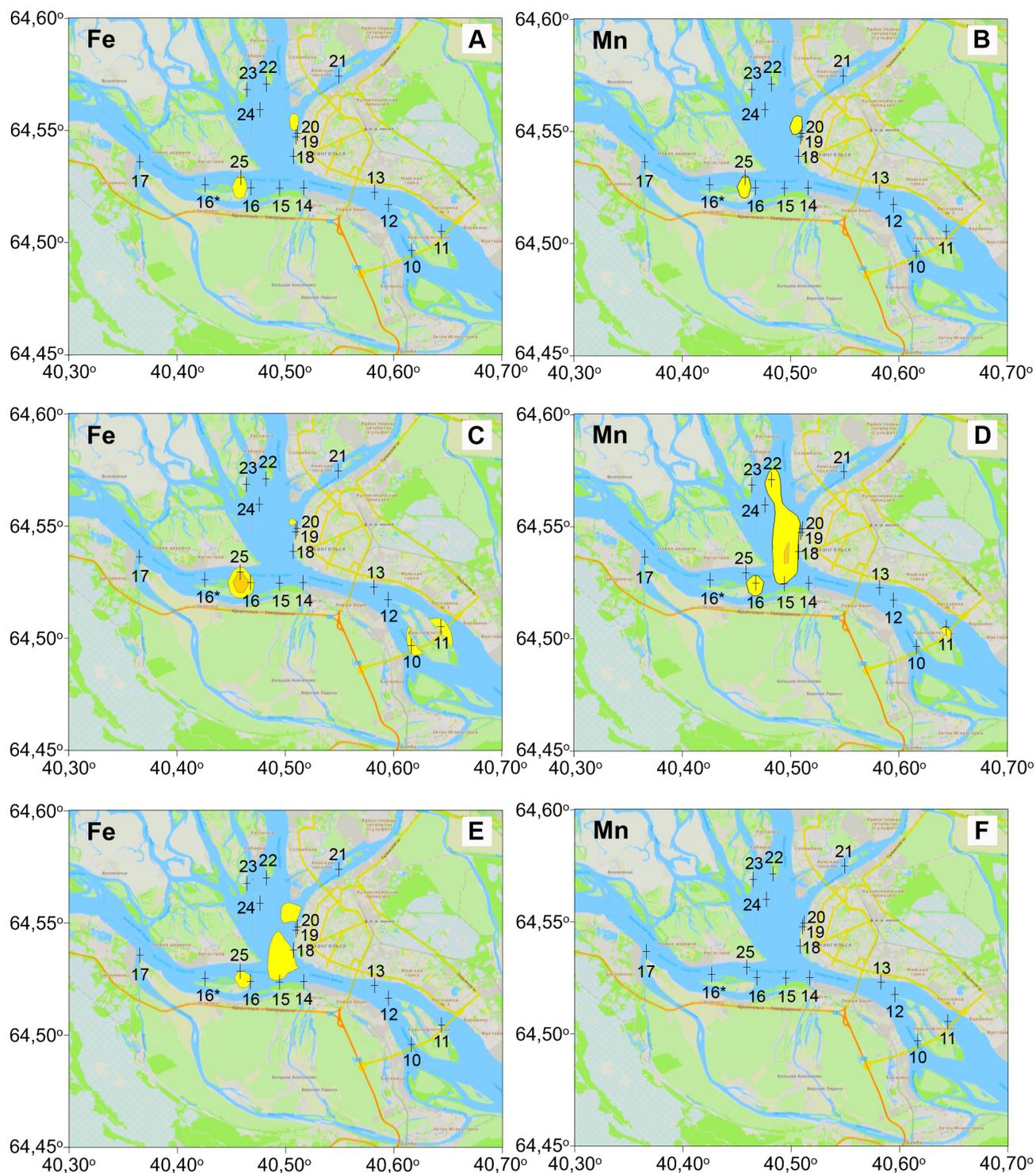


Рис. 3. Превышение фонового уровня по содержанию железа (А — в придонном слое воды; С — в донных отложениях; Е — в тканях моллюсков) и марганца (В — в придонном слое воды; D — в донных отложениях; F — в тканях моллюсков). Шкала градации значений приведена на рис. 5

Fig. 3. Excess of the background level of Fe content (A, in bottom water layer; C, in bottom sediments; E, in mollusc tissues) and Mn content (B, in bottom water layer; D, in bottom sediments; F, in mollusc tissues). The gradation scale is shown in Fig. 5

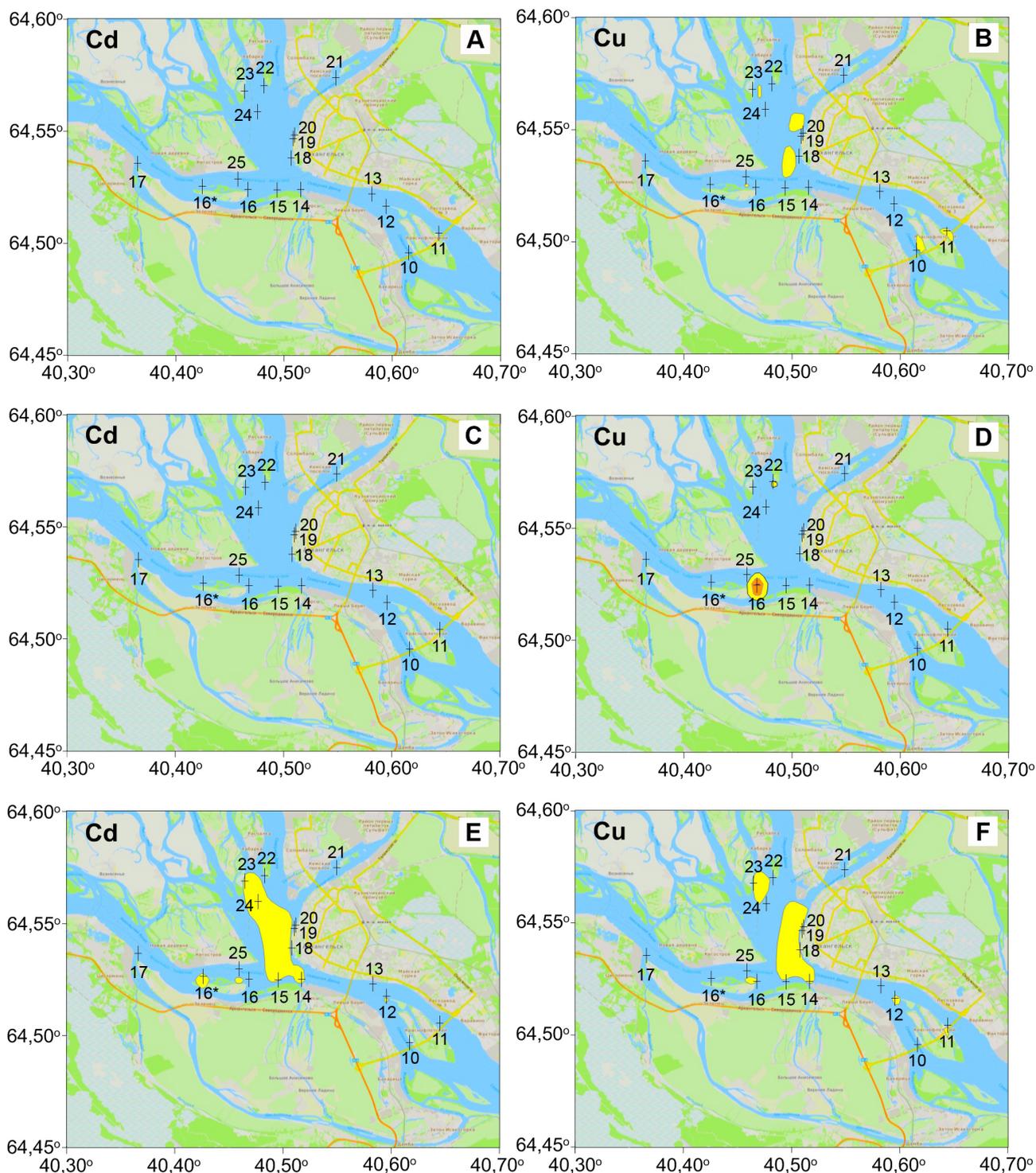


Рис. 4. Превышение фонового уровня по содержанию кадмия (А — в придонном слое воды; С — в донных отложениях; Е — в тканях моллюсков) и меди (В — в придонном слое воды; D — в донных отложениях; F — в тканях моллюсков). Шкала градации значений приведена на рис. 5

Fig. 4. Excess of the background level of Cd content (A, in bottom water layer; C, in bottom sediments; E, in mollusc tissues) and Cu content (B, in bottom water layer; D, in bottom sediments; F, in mollusc tissues). The gradation scale is shown in Fig. 5

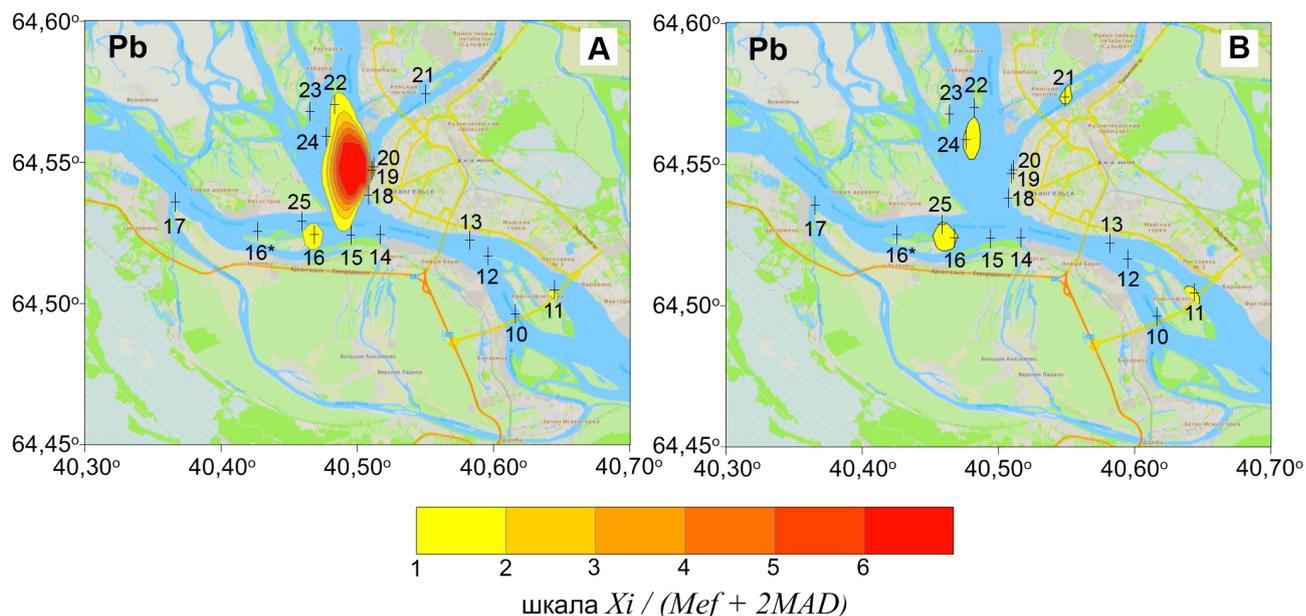


Рис. 5. Превышение фонового уровня по содержанию свинца (А — в донных отложениях; В — в тканях моллюсков)

Fig. 5. Excess of the background level of Pb content (A, in bottom sediments; B, in mollusc tissues)

Выводы:

1. Выявлены превышения содержания тяжёлых металлов над условно-фоновыми концентрациями на участке р. Северной Двины, который примыкает к центральным городским кварталам, связанные с поступлением в акваторию дождевых и талых вод с ливневыми и недостаточно очищенными коммунально-бытовыми сточными водами. Для Cd и Pb ещё одним крупным источником поступления может служить ближний атмосферный перенос: как показано в работе по изучению загрязнения водосборного бассейна Белого моря тяжёлыми металлами, поступающими из атмосферы (Шевченко и др., 2020), близость автотранспортной магистрали существенно влияет на обогащение снежного покрова именно этими двумя элементами.
2. Анализ содержания тяжёлых металлов в тканях моллюсков более информативен и показателен, чем анализ придонного слоя воды и донных отложений. Малоподвижные бентосные организмы, в частности двустворчатые моллюски, могут служить индикаторами данного загрязнения в водных экосистемах: будучи организмами-фильтраторами, они накапливают в своих тканях сравнительно большие концентрации тяжёлых металлов при питании и дыхании, чем в среде обитания. Кроме того, являясь, менее мобильными, чем донные отложения и вода, моллюски могут фиксировать загрязняющие вещества в пространственном аспекте.

Исследование выполнено в рамках темы ФНИР № 0409-2019-0028 «Комплексные исследования биотических и абиотических компонентов водных экосистем водосборного бассейна Белого и юго-востока Баренцева морей», а также при поддержке гранта РФФИ № 19-05-00938_A.

Благодарность. Выражаем искреннюю благодарность своим коллегам за помощь в отборе проб и за конструктивную критику при написании этой работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Веницианов Е. В., Лепихин А. П., Мирошниченко С. А., Губернаторова Т. Н. Разработка и обоснование региональных показателей качества воды по содержанию тяжёлых металлов для водных объектов бассейна Верхней Камы // *Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление*. 2015. № 3. С. 50–64. [Venitsianov E. V., Lepikhin A. P., Miroshnichenko S. A., Gubernatorova T. N. Development and substantiation of regional water quality standards in respect of heavy metals content for the Upper Kama basin water bodies. *Vodnoe khozyaistvo Rossii: problemy, tekhnologii, upravlenie*, 2015, no. 3, pp. 50–64. (in Russ.)]
2. Возняк А. А., Лепихин А. П. Разработка региональных ПДК: необходимость, методика, пример // *Географический вестник*. 2018. № 2 (45). С. 103–115. [Wozniak A. A., Lepikhin A. P. Development of regional MPC: Necessity, methodology, example. *Geographicheskii vestnik*, 2018, no. 2 (45), pp. 103–115. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.17072/2079-7877-2018-2-103-115>
3. Гидрология устьевой области Северной Двины / под ред. М. И. Зотина, В. Н. Михайлова. Москва : Гидрометеиздат. Моск. отд-ние, 1965. 241 с. [*Gidrologiya ust'evoi oblasti Severnoi Dviny* / M. I. Zotin, V. N. Mikhailov (Eds). Moscow : Gidrometeoizdat. Mosk. otd-nie, 1965, 241 p. (in Russ.)]
4. Государственный доклад «О состоянии и использовании водных ресурсов Российской Федерации в 2013 году» // *Вода России : научно-популярная энциклопедия* : [сайт]. [Gosudarstvennyi doklad "O sostoyanii i ispol'zovanii vodnykh resursov Rossiiskoi Federatsii v 2013 godu". In: *Voda Rossii : nauchno-populyarnaya entsiklopediya* : [site]. (in Russ.)]. URL: <https://water-rf.ru/water/gosdoc/183.html> [accessed: 27.03.2021].
5. ГОСТ 26929-94. *Сырьё и продукты пищевые. Подготовка проб. Минерализация для определения токсичных элементов* : межгосударственный стандарт : утверждён и введён в действие Постановлением Комитета Российской Федерации по стандартизации, метрологии и сертификации от 21.02.1995 № 78 : взамен ГОСТ 26929-86 : дата введения 01.01.1996 / разработан Всероссийским научно-исследовательским институтом консервной и овощесушильной промышленности (ВНИИКОП) и др. Москва : Стандартиформ, 2010. 12 с. [GOST 26929-94. *Raw Material and Food-stuffs. Preparation of Samples. Decomposition of Organic Matters for Analysis of Toxic Elements* : mezhgosudarstvennyi standart : utverzhden i vveden v deistvie Postanovleniem Komiteta Rossiiskoi Federatsii po standartizatsii, metrologii i sertifikatsii ot 21.02.1995 No. 78 : vzamen GOST 26929-86 : data vvedeniya 01.01.1996 / razrabotan Vserossiiskim nauchno-issledovatel'skim institutom konservnoi i ovoshcheshushil'noi promyshlennosti (VNI IKOP). Moscow : Standartinform, 2010, 12 p. (in Russ.)]
6. ГОСТ Р 51592-2000. *Вода. Общие требования к отбору проб* : национальный стандарт Российской Федерации : издание официальное : утверждён и введён в действие Постановлением Госстандарта России от 21.04.2000 № 117-ст : введён впервые : дата введения 01.07.2001 / разработан Техническим комитетом по стандартизации ТК 343 «Качество воды». Москва : Стандартиформ, 2008. 48 с. [GOST R 51592-2000. *Water. General Requirements for Sampling* : natsional'nyi standart Rossiiskoi Federatsii : izdanie ofitsial'noe : utverzhden i vveden v deistvie Postanovleniem Gosstandarta Rossii ot 21.04.2000 No. 117-st : vveden v pervye : data vvedeniya 01.07.2001 / razrabotan Tekhnicheskim komitetom po standartizatsii TK 343 "Kachestvo vody". Moscow : Standartinform, 2008, 48 p. (in Russ.)]
7. Дину М. И., Шкинев В. М. Комплексообразование ионов металлов с органическими веществами гумусовой природы: методы исследования и структурные особенности лигандов, распределение элементов по формам // *Геохимия*. 2020. Т. 65, вып. 2. С. 165–177. [Dinu M. I., Shkinev V. M. Complexation of metal ions with organic substances of humus nature: Methods of study and structural features of ligands, and distribution of elements between species. *Geokhimiya*, 2020, vol. 65, iss. 2, pp. 165–177. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.31857/S001675252002003X>
8. Зимовец А. А., Федоров Ю. А. Тяжёлые металлы в почвах устьевой области реки Северная Двина // *Известия высших учебных заведений*.

- Северо-Кавказский регион. Серия: естественные науки. 2013. № 5 (177). С. 70–74. [Zimovets A. A., Fedorov Yu. A. Heavy metals in the soils of the Northern Dvina River. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Severo-Kavkazskii region. Seriya: estestvennye nauki*, 2013, no. 5 (177), pp. 70–74. (in Russ.)]
9. Котова Е. И., Коробов В. Б., Шевченко В. П., Иглин С. М. Экологическая ситуация в устьевой области реки Северной Двины (Белое море) // *Успехи современного естествознания*. 2020. № 5. С. 121–129. [Kotova E. I., Korobov V. B., Shevchenko V. P., Iglin S. M. Environmental situation in the Severnaya Dvina mouth zone (the White Sea). *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya*, 2020, no. 5, pp. 121–129. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.17513/use.37402>
 10. Лопато В. А. Исследования воды р. Северной Двины у берега города Архангельска осенью 1925 г. // *Труды Государственного полярного химико-бактериологического института имени профессора Тимирязева 1924–1927 гг.* Архангельск : Химико-бактериологический институт, 1927. 233 с. [Lopato V. A. Issledovaniya vody r. Severnoi Dviny u berega goroda Arkhangel'ska osen'yu 1925 g. In: *Trudy Gosudarstvennogo polyarnogo khimiko-bakteriologicheskogo instituta imeni professora Timiryazeva 1924–1927 gg.* Arkhangel'sk : Khimiko-bakteriologicheskii institut, 1927, 233 p. (in Russ.)]
 11. Лукашев Д. В. Метод расчёта фоновых концентраций тяжёлых металлов в мягких тканях двусторчатых моллюсков для оценки загрязнения р. Днепр // *Биология внутренних вод*. 2007. № 4. С. 97–106. [Lukashev D. V. The method of calculation of background concentrations of trace metals in freshwater mussel tissue for assessment of pollution in river Dnieper. *Biologiya vnutrennikh vod*, 2007, no. 4, pp. 97–106. (in Russ.)]
 12. Махнович Н. М. Исследование *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) как объекта биомониторинга в устье реки Северная Двина // *Проблемы региональной экологии*. 2016. № 1. С. 39–43. [Makhnovich N. M. The study of *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) as an object of bio-monitoring in the mouth of the Northern Dvina river. *Problemy regional'noi ekologii*, 2016, no. 1, pp. 39–43. (in Russ.)]
 13. Методика выполнения измерений массовой доли кислоторастворимых форм металлов в пробах почв атомно-абсорбционным методом : методические указания : РД 52.18.191-89 ; введён в действие 01.01.1991 / Государственный комитет СССР по гидрометеорологии. Москва, 1990. 32 с. [*Metodika vypolneniya izmerenii massovoi doli kislotorastvorimykh form metallov v probakh pochv atomno-absorbtsionnym metodom* : metodicheskie ukazaniya : RD 52.18.191-89 ; vveden v deistvie 01.01.1991 / Gosudarstvennyi komitet SSSR po gidrometeorologii. Moscow, 1990, 32 p. (in Russ.)]. URL: <http://gostrf.com/normadata/1/4293849/4293849262.pdf> [accessed: 27.03.2021].
 14. Неверова Н. В., Лебедев А. А., Морева О. Ю., Чупаков А. В., Ершова А. А. Тяжёлые металлы в донных отложениях, придонном слое воды и бентосных организмах устьевой части реки Северной Двины // *Вода: химия и экология*. 2014. № 4 (70). С. 3–10. [Neverova N. V., Lebedev A. A., Moreva O. Yu., Chupakov A. V., Ershova A. A. Heavy metals in the sediments, bottom water and benthic organisms in the estuary of the Northern Dvina river. *Voda: khimiya i ekologiya*, 2014, no. 4 (70), pp. 3–10. (in Russ.)]
 15. Неверова Н. В., Чупаков А. В. Оценка загрязнения тяжёлыми металлами гидробионтов устьевой области реки Северной Двины (Россия) с использованием метода расчёта абсолютного отклонения медианы // *Загрязнение морской среды: экологический мониторинг, биоиндикация, нормирование* : сб. ст. Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвящ. 125-летию проф. В. А. Водяницкого, Севастополь, 28 мая – 1 июня 2018 г. Севастополь : Колорит, 2018. С. 159–166. [Neverova N. V., Chupakov A. V. Evaluation of the heavy metals pollution in aquatic organisms from estuarian area of the river Northern Dvina (Russia) using the estimation of absolute deviation of the median. In: *Pollution of Marine Environment: Ecological Monitoring, Bioassay, Standardization* : sb. st. Vseros. nauch. konf. s mezhdunar. uchastiem, posvyashch. 125-letiyu prof. V. A. Vodyanitskogo, Sevastopol, 20 May – 1 June, 2018. Sevastopol : Kolorit, 2018, pp. 159–166. (in Russ.)]
 16. Неверова Н. В., Чупаков А. В., Ершова А. А., Лебедев А. А., Морева О. Ю. Биогеохимические исследования в экологическом

- мониторинге для оценки состояния экосистемы в условиях сложных средовых градиентов (на примере макробентоса устьевой области р. Северной Двины) // *Вода: химия и экология*. 2016. № 7 (97). С. 40–48. [Neverova N. V., Chupakov A. V., Ershova A. A., Lebedev A. A., Moreva O. Yu. Biogeochemical studies in environmental monitoring to assess the state of ecosystems under complex environmental gradients (on the example of macrobenthos of mouth area of the Northern Dvina River). *Voda: khimiya i ekologiya*, 2016, no. 7 (97), pp. 40–48. (in Russ.)]
17. Обзоры загрязнения окружающей среды на территории деятельности Северного УГМС за 2010–2020 годы // *Северное Управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды* : сайт / Министерство природных ресурсов ; Росгидромет. Москва, 2021. [Obzory zagryazneniya okruzhayushchei sredy na territorii deyatelnosti Severnogo UGMS za 2010–2020 gody. In: *Severnoe Upravlenie po gidrometeorologii i monitoringu okruzhayushchei sredy* : site / Ministerstvo prirodnykh resursov ; Rosgidromet. Moscow, 2021. (in Russ.)]. URL: <http://www.sevmeteo.ru/monitoring/reviews/> [accessed: 27.03.2021].
 18. ПНД Ф 14.1:2.214-06 (ФР.1.31.2007.03809). *Количественный химический анализ вод. Методика выполнения измерений массовой концентрации железа, кадмия, кобальта, марганца, никеля, меди, цинка, хрома и свинца в пробах природных и сточных вод методом пламенной атомно-абсорбционной спектrophотометрии* : утверждён ФГУ «Федеральный центр анализа и оценки техногенного воздействия» 17.04.2006. [Москва, 2006]. 23 с. [PND F 14.1:2.214-06 (FR.1.31.2007.03809). *Kolichestvennyi khimicheskii analiz vod. Metodika vypolneniya izmerenii massovoi kontsentratsii zheleza, kadmiya, kobal'ta, margantsa, nikelya, medi, tsinka, khroma i svintsya v probakh prirodnykh i stochnykh vod metodom plamennoi atomno-absorbtsionnoi spektrofotometrii* : utverzhden FGU "Federal'nyi tsentr analiza i otsenki tekhnogennogo vozdeistviya" 17.04.2006. [Moscow, 2006], 23 p. (in Russ.)]. URL: <https://www.alppp.ru/law/okruzhayushchaja-sreda-i-prirodnye-resursy/ispolzovanie-i-ohrana-vod/4/pnd-f-14-12-214-06-fr-1-31-2007-03809--kolichestvennyj-khimicheskij-analiz-vod--metodika-vy.pdf> [accessed: 27.03.2021].
 19. *Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений*. Ленинград : Гидрометеиздат, 1983. 239 с. [*Rukovodstvo po metodam gidrobiologicheskogo analiza poverkhnostnykh vod i donnykh otlozhenii*. Leningrad : Gidrometeoizdat, 1983, 239 p. (in Russ.)]
 20. Субботина А. В., Гржибовский А. М. Описательная статистика и проверка нормальности распределения количественных данных // *Экология человека*. 2014. № 2. С. 51–57. [Subbotina A. V., Grzhibovskii A. M. Descriptive statistics and normality testing for quantitative data. *Ekologiya cheloveka*, 2014, no. 2, pp. 51–57. (in Russ.)]
 21. Характеристика загрязнения поверхностных вод суши в марте 2019 г. // *Северное Управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды* : сайт / Министерство природных ресурсов ; Росгидромет. Москва, 2021. [Kharakteristika zagryazneniya poverkhnostnykh vod sushi v marte 2019 g. In: *Severnoe Upravlenie po gidrometeorologii i monitoringu okruzhayushchei sredy* : site / Ministerstvo prirodnykh resursov ; Rosgidromet. Moscow, 2021. (in Russ.)]. URL: <http://www.sevmeteo.ru/monitoring/water/6545/> [accessed: 27.03.2021].
 22. Хоруджая Т. А. *Оценка экологической опасности*. Москва : Книга-Сервис, 2002. 208 с. [Khorudzhaya T. A. *Otsenka ekologicheskoi opasnosti*. Moscow : Kniga-Servis, 2002, 208 p. (in Russ.)]
 23. Шевченко В. П., Стародымова Д. П., Коробов В. Б., Алиев Р. А., Булохов А. В., Кокрятская Н. М., Котова Е. И., Лохов А. С., Чупаков А. В. Исследование загрязнения водосборного бассейна Двинского залива Белого моря тяжёлыми металлами, поступающими из атмосферы // *Экологические проблемы. Взгляд в будущее* : сб. тр. IX Междунар. науч.-практ. конф., БП и СОТ «Витязь» – БП и СОТ «Лиманчик», 22–23 октября 2020 г. / под ред. Ю. А. Федорова. Таганрог : Изд-во Южного федерального университета, 2020. С. 710–715. [Shevchenko V. P., Starodymova D. P., Korobov V. B., Aliev R. A., Bulokhov A. V., Kokryatskaya N. M., Kotova E. I., Lokhov A. S., Chupakov A. V. Issledovanie zagryazneniya vodosbornogo basseina Dvinskogo zaliva Belogo morya tyazhelymi metallami, postupyayushchimi

- iz atmosfery. In: *Ekologicheskie problemy. Vzglyad v budushchee* : sb. tr. IX Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., BP i SOT "Vityaz" – BP i SOT "Limanchik", 22–23 Oct., 2020 / Yu. A. Fedorov (Ed.). Taganrog : Izd-vo Yuzhnogo federal'nogo universiteta, 2020, pp. 710–715. (in Russ.)]
24. Bolotov I. N., Bespalaya Yu. V., Vikhrev I. V., Aksenova O. V., Aspholm P. E., Gofarov M. Y., Klishko O. K., Kolosova Yu. S., Kondakov A. V., Lyubas A. A., Paltser I. S., Konopleva E. S., Tumpeesuwan S., Bolotov N. I., Voroshilova I. S. Taxonomy and distribution of freshwater pearl mussels (Unionoida: Margaritiferidae) of the Russian Far East. *PLoS One*, 2015, vol. 10, iss. 5, art. no. e0122408. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122408>
25. Reimann C., Filzmoser P., Garrett R. Background and threshold: Critical comparison of methods of determination. *Science of the Total Environment*, 2005, vol. 346, iss. 1–3, pp. 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2004.11.023>
26. Tukey J. W. Exploratory data analysis. In: *The Concise Encyclopedia of Statistics*. New York, NY : Springer, 2008, pp. 177–195. https://doi.org/10.1007/978-0-387-32833-1_136

**ASSESSMENT OF CONTAMINATION
OF THE ESTUARINE AREA OF THE NORTHERN DVINA RIVER
BY CALCULATING BACKGROUND CONCENTRATIONS
(Fe, Mn, Zn, Cu, Cd, Pb, and Ni)**

N. V. Neverova and A. V. Chupakov

N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch
of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russian Federation
E-mail: nevnata@yandex.ru

This publication is a continuation of research on the quantitation of the heavy metal contamination level (Fe, Mn, Zn, Cu, Cd, Pb, and Ni) in the ecosystem components of the estuarine area of the Northern Dvina River. To assess the contamination level with these metals in the ecosystem of the Northern Dvina estuarine area in the spot of the highest anthropogenic load (the area of Novodvinsk – Arkhangelsk – Severodvinsk urban agglomeration), we use the method of comparative analysis of the study object with the background plot – the river section above urban development. Using spatial mapping of the enrichment factor values for the aquatic ecosystem components, areas with abnormal excess of metal content in mollusc tissues, bottom sediments, and bottom water layer were determined. As established, the area adjacent to the city center and to an industrial zone on the left bank is subject to the highest anthropogenic load in the water area of the river delta top. The most likely sources of contamination with the considered heavy metals are the inflow of surface wastewater (meltwater and rain storm runoff), untreated municipal wastewater, and direct short-range atmospheric transport. The analysis of mollusc tissues proved to be a more informative and indicative approach to the assessment of the heavy metal contamination in water areas with complex hydrological and hydrochemical environmental gradients than the analysis of bottom water layer and bottom sediments.

Keywords: estuarine area of the Northern Dvina River, background concentrations, heavy metals, enrichment factor, bivalves



УДК [574.587:[502.51:504.5]](262.5.04)

ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЕ УСЛОВИЯ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ И ХАРАКТЕРИСТИКИ МАКРОЗООБЕНТОСА БУХТ КРУГЛОЙ И КАЗАЧЬЕЙ (Г. СЕВАСТОПОЛЬ)

© 2021 г. Н. А. Орехова

ФИЦ Морской гидрофизический институт РАН, Севастополь, Российская Федерация

E-mail: natalia.orekhova@mhi-ras.ruПоступила в редакцию 09.06.2020; после доработки 26.02.2021;
принята к публикации 29.09.2021; опубликована онлайн 30.11.2021.

Отсутствие системного и экологически рационального подхода при эксплуатации бухт Севастопольского региона (бухт Круглой и Казачьей) привело к значительному их загрязнению. Комбинация ряда естественных и антропогенных факторов обусловила ухудшение условий существования бентосных сообществ. Целью данной работы было провести комплексные исследования экосистем бухт Круглой и Казачьей для изучения особенностей формирования окислительно-восстановительных условий в донных отложениях и придонном слое вод, а также их влияния на характеристики макрозообентоса. Пробы донных отложений отбирал вододлаз трубками из оргстекла, герметично закрываемыми сверху и снизу, что позволило сохранить тонкую структуру донных отложений и придонного слоя вод. Для изучения бентосных сообществ в этом же месте отбирали пробы с помощью ручного пробоотборника. Для получения химического состава поровых вод с высоким вертикальным разрешением использовали полярографический метод анализа. Расчёт потока кислорода на границе и в верхней части донных отложений выполняли по данным вертикального профиля концентрации кислорода в поровых водах и геохимического анализа, используя уравнение для первого закона Фика с учётом градиента концентраций и молекулярной диффузии кислорода в поровых водах. Для анализа бентосного материала применяли стандартные гидробиологические методы. При расчёте значений индекса разнообразия Шеннона (H') использовали логарифм по основанию 2. Анализ полученных данных показал, что высокий уровень антропогенного воздействия и ограниченная динамика вод привели к заиливанию донных отложений исследуемых акваторий, что затрудняло поступление кислорода в них, а накопление в осадках органического углерода обусловили активное его расходование. Стратификация водной толщи за счёт ограниченного водообмена, высокая температура придонного слоя вод, сопровождающаяся снижением растворимости кислорода, и мелкодисперсный характер донных отложений способствовали тому, что скорость поступления кислорода была меньше скорости его потребления на окисление органического вещества; это сопровождалось развитием зон дефицита кислорода и появлением восстановленных соединений, в частности сероводорода. Отмечено, что в верхнем слое донных отложений преобладали субкислородные условия, ниже — анаэробные. Это привело к тому, что основными формами макрозообентоса являлись виды, толерантные к дефициту кислорода и к загрязнению органическими веществами. Так, на некоторых участках бухты Казачьей присутствовали только полихеты. При этом отмечено, что в районе выхода из бухты Круглой интенсивная динамика вод и морфологические особенности дна способствуют насыщению верхнего слоя отложений кислородом. На основании данных о концентрации кислорода в поверхностном (0–5 мм) слое осадка (в поровых водах), а также данных о геохимических характеристиках (влажность, пористость) донных отложений рассчитан поток кислорода на ст. 4 (бухта Солёная); его величина составила $0,73 \text{ М}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$. Принимая в расчёт концентрацию

кислорода в придонном слое вод (259 мкМ), можно сказать, что время развития аноксии с учётом только биогеохимических процессов составляет около 5 месяцев. Таким образом, можно предположить, что экосистемы бухт Круглой и Казачьей находятся в стадии деградации. Дальнейшая их эксплуатация без выработанного комплексного и рационального подхода приведёт к критическому ухудшению их экосистем — к появлению и распространению зон экологического риска, что снизит рекреационную и социально-экономическую привлекательность данных районов.

Ключевые слова: донные отложения, поровые воды, кислород, сероводород, органический углерод, макрозообентос, прибрежные акватории, Чёрное море

Морские прибрежные экосистемы играют важную роль в жизни человека (Harley et al., 2006). Их эксплуатируют во всех сферах хозяйственной деятельности, они в значительной степени подвержены антропогенному воздействию, что отражается на их физико-химических и биологических характеристиках, а также на экологическом состоянии экосистемы в целом (Cabral et al., 2019 ; Ducrotoy, 2021 ; Rabalais et al., 2009). Любые воздействия извне имеют достаточно быстрый отклик. При благоприятных условиях экосистемы способны самовосстанавливаться, однако при продолжительном воздействии антропогенного и ряда естественных физических и физико-химических факторов происходит нарушение природных равновесий, и система деградирует (Rabalais et al., 2009). Среди прибрежных морских экосистем наиболее подвержены разрушению системы с ограниченным водообменом. В них при определённых условиях устанавливается стратификация вод и происходят заиливание грунта и накопление загрязняющих веществ и органического углерода в донных отложениях, что отражается на состоянии бентосных сообществ и приводит к формированию зон экологического риска (Овсяный и Орехова, 2019 ; Орехова и др., 2019а).

Бухты Севастопольского региона относятся к типу экосистем, где процессы накопления органических веществ в донных отложениях преимущественно преобладают над деструкцией (Игнатьева и др., 2008 ; Orekhova & Kononov, 2018b ; Orekhova et al., 2019b ; Osadchaya et al., 2003). Исчерпание кислорода на окисление органического вещества и других восстановленных соединений приводит к смещению процессов, протекающих за счёт анаэробного окисления органического вещества, ближе к поверхности отложений (Орехова и Коновалов, 2018а ; Orekhova & Kononov, 2018b). Таким образом, в верхнем слое донных осадков преобладающими становятся восстановленные формы азота, металлов и серы, формируются бескислородные зоны с анаэробными условиями. Увеличение содержания восстановленных соединений, в частности концентрации сульфидов, приводит к увеличению их потока в придонный слой воды (Orekhova & Kononov, 2018b). В этом случае анаэробные условия формируются не только в донных отложениях, но и в водной толще (Берлинский и др., 2003 ; Meysman et al., 2003). Подобные изменения физико-химических характеристик экосистем отражаются на их экологическом статусе и, как результат, на социально-экономической привлекательности региона.

Для изучения экологического состояния прибрежных акваторий г. Севастополя были выбраны бухты Казачья и Круглая, имеющие высокую социально-рекреационную значимость для региона.

Более ранние исследования этих бухт (Заика и др., 2011 ; Миронов и др., 2002, 2003 ; Миροнова и Панкеева, 2019 ; Санитарно-биологические исследования, 2018 ; Соловьёва и др., 2019) показали, что за последние 10–15 лет в их экосистемах произошли изменения вследствие увеличения антропогенного прессинга. Между тем комплексных работ по изучению накопления органических веществ в донных отложениях, а также исследований окислительно-восстановительных условий среды (в том числе дефицита кислорода) в них и их влияния на бентосное сообщество не проводили. Данные работы актуальны для региона в связи с увеличением количества источников и потока органических веществ, поступающих в акватории бухт.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы данные анализа придонного слоя вод, поровых вод и донных отложений, отобранных в двух бухтах в сентябре 2019 г.

Бухта Казачья расположена в юго-западной части Гераклейского полуострова (рис. 1) (Миронов и др., 2002 ; Овсянный и Орехова, 2019). Эта акватория характеризуется свободным водообменом с глубоководной частью моря и относится к числу объектов природно-заповедного фонда Севастопольского региона (Миронов и др., 2003). До недавнего времени она считалась одной из самых чистых в системе севастопольских бухт (Миронов и др., 2003). В настоящее время её побережье активно используют как рекреационную зону: в вершинной части бухты расположены песчано-галечные пляжи. Однако активная застройка берегов бухты и развитие новой селитебной зоны с соответствующей инфраструктурой, площадь и население которой с каждым годом растут, привели к значительному увеличению антропогенной нагрузки на её экосистему (Соловьёва и др., 2019).

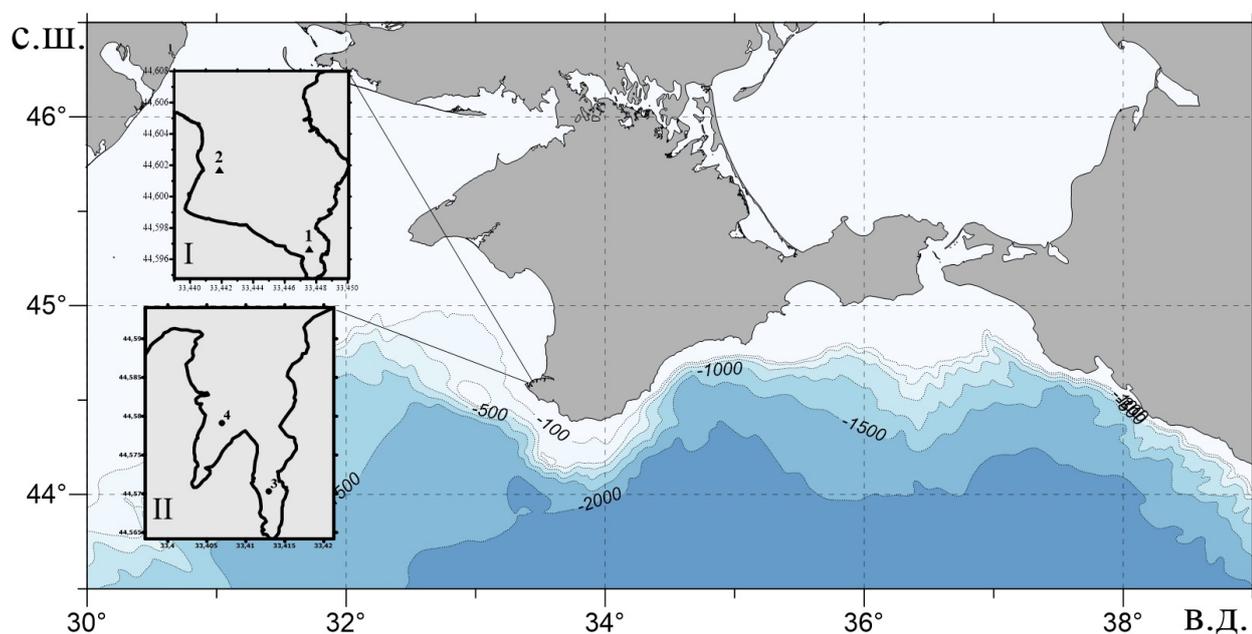


Рис. 1. Схема точек отбора проб в бухтах Севастопольского региона: I — бухта Круглая; II — бухта Казачья

Fig. 1. Scheme of sampling stations in the bays of the Sevastopol region: I, the Kruglaya Bay; II, the Kazachya Bay

Мелководная бухта Круглая расположена на северном побережье Гераклейского полуострова между Двойной и Стрелецкой бухтами (рис. 1); она относится к полуоткрытому типу (Миронова и Панкеева, 2019) с ограниченным водообменом (Заика и др., 2011). Воды бухты хорошо аэрированы в холодный период года за счёт своей динамики и вертикального конвективного перемешивания. Для тёплого периода из-за наличия сезонного термоклина, определяющего двухслойную структуру вод, характерны вертикальная стратификация вод и слабое вентилирование придонного слоя при относительно высокой температуре (Заика и др., 2011). Увеличение температуры способствует интенсивному потреблению кислорода при его вовлечении в различные биолого-химические процессы (Заика и др., 2011). Бухта Круглая также является районом рекреационного назначения с местами отдыха, городским пляжем и развлекательными центрами. При этом в неё выходит аварийный сток канализационных вод, в связи с чем в летний период

санитарно-эпидемиологические показатели часто не соответствуют нормам ([Санитарно-биологические исследования, 2018](#)). Интенсивная застройка микрорайона, обустройство пляжной зоны и увеличение числа маломерных судов на восточном берегу привели к возрастанию антропогенной нагрузки на экосистему бухты ([Санитарно-биологические исследования, 2018](#)). Всё это негативно отражается на её экологическом состоянии. Дополнительным источником поступления органического вещества и загрязняющих веществ в воды бухты вследствие водообмена с сопредельной акваторией могут являться прилегающие полузамкнутые бухты с многочисленными постоянно действующими, локальными, аварийными, несанкционированными выпусками сточных вод ([Куфтаркова и др., 1999](#)). Максимальная нагрузка на воды бухты приходится на летний период.

Пробы были отобраны водолазом трубками из оргстекла, герметично закрываемыми сверху и снизу. Глубина погружения трубки лимитировалась характером грунта. Отобранные колонки перемещали в строго вертикальном положении, что позволило сохранить тонкую структуру донных отложений и придонного слоя вод. В каждой исследуемой точке колонки донных отложений были отобраны в одной повторности. Для изучения бентосных сообществ в этом же месте отбирали пробы в двух повторностях с помощью ручного пробоотборника площадью 0,025 м². Температура воды в исследуемых образцах составляла +22...+24 °С.

В бухте Круглой колонки донных отложений были отобраны в кутовой части (ст. 1; N44.597°, E33.448°; рис. 1) и в районе выхода из бухты (ст. 2; N44.602°, E33.442°; рис. 1). Выбор точек отбора проб был обусловлен разными условиями осадконакопления и источниками поступления органического вещества. Мелководная (глубина отбора проб 0,5 м) кутовая часть бухты в наибольшей степени испытывает антропогенный прессинг, а вследствие удалённости от входа в бухту здесь достаточно часто развиваются застойные явления. Кроме того, в кутовой части бухты находятся источники загрязнения — стоки из ливневой канализации и постоянно действующие выпуски неочищенных бытовых сточных вод ([Куфтаркова и др., 2008](#)). Это способствует накоплению органического вещества и потреблению кислорода в донных отложениях и придонном слое вод. В районе выхода из бухты (ст. 2) глубина составляет 10 м, здесь расположен подводный береговой абразионный склон ([Миронова и Панкеева, 2019](#)). Активное гидродинамическое воздействие, особенности рельефа дна и отсутствие значимых и постоянных источников органического вещества способствуют насыщению придонного слоя вод и поверхности донных отложений кислородом в этом районе.

В бухте Казачьей пробы были отобраны в центральных частях восточного рукава (ст. 3; N44.570°, E33.413°; рис. 1) и западного — в бухте Солёной (ст. 4; N44.579°, E33.407°; рис. 1). Глубина отбора проб составила 3,5 и 13,6 м для ст. 3 и ст. 4 соответственно. Несмотря на отсутствие затруднённого водообмена ([Миронов и др., 2003](#)), эти районы подвержены значительному антропогенному воздействию вследствие плотного заселения берегов и расположения здесь объектов инфраструктуры ([Овсяный и Орехова, 2019](#)).

Для получения химического профиля поровых вод с высоким вертикальным разрешением (1–5 мм) использовали полярографический метод анализа с применением стеклянного Au/Hg микроэлектрода ([Brendel & Luther, 1995](#); [Orekhova & Konovalov, 2009](#)). Метод позволяет количественно определять в поровых водах электрохимически активные соединения, в первую очередь кислород, сульфиды и другие восстановленные формы серы, восстановленные формы железа и марганца; ошибка метода не превышает 10 % ([Orekhova & Konovalov, 2018b](#)).

Содержание органического углерода ($C_{\text{орг}}$; % сухой массы) в донных отложениях определяли кулонометрически на экспресс-анализаторе АН-7529 по методике, адаптированной для морских донных отложений ([Люцарев, 1986](#)). Ошибка метода не превышает 10 % (около $\pm 0,2$ % от массы сухого вещества).

Расчёт потока кислорода на границе и в верхней части донных отложений выполняли по данным полярографического и геохимического анализа, используя уравнение для первого закона Фика с учётом градиента концентраций и молекулярной диффузии кислорода в поровых водах (Hyacinthe et al., 2001):

$$J = -\varphi D_s dC/dZ, \quad (1)$$

где J — поток, моль·(год⁻¹·м⁻²);

φ — пористость;

D_s — коэффициент молекулярной диффузии кислорода с учётом вязкости, м²·год⁻¹;

dC/dZ — градиент концентрации, моль·м⁻⁴.

Коэффициенты молекулярной диффузии кислорода в поровых водах взяты из (Meysman et al., 2003). При расчёте коэффициентов диффузии учитывали температуру придонного слоя воды, измеренную непосредственно в момент отбора проб.

С учётом высокой скорости седиментационных процессов в прибрежной зоне, короткого времени для протекания диагенетических процессов уплотнения донных отложений, высокой интенсивности внутригодовой динамики донных отложений, а также высокой скорости окислительно-восстановительных биогеохимических процессов, в расчёт не брали влияние адвективных потоков.

Бентосные пробы промывали через сито с диаметром ячеек 1 мм и фиксировали этиловым спиртом. Дальнейшую обработку фиксированного материала проводили в лабораторных условиях. Видовой состав устанавливали по (Определитель, 1968, 1969, 1972). Взвешивание двусторчатых моллюсков выполняли после их вскрытия и удаления фиксирующего раствора из мантийной полости. На каждой станции из суммарной бентосной пробы рассчитывали биомассу (г·м⁻²) и численность (экз·м⁻²) отдельного вида. Расчёт значений индекса разнообразия Шеннона (H') (использовали логарифм по основанию 2) и индекса Пиелу произвели в приложении Diverse пакета PRIMER-5.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Высота колонки, отобранной в кутовой части бухты Круглой (ст. 1), составила 25 см. Осадок представлен заиленным песком серого и тёмно-серого цвета. Поверхность осадка в районе отбора проб была покрыта слоем растительности. Исходя из работ Мироновой и Панкеевой с соавторами (Миронова и Панкеева, 2019; Панкеева и др., 2019), можно предположить, что это сообщество из морских трав и зелёных водорослей, которые представлены преимущественно видами кладофор на илистых осадках.

Мелкодисперсный характер осадка и содержание органического вещества около 1,97 % способствовали активному расходованию кислорода. Так, в придонном слое вод наблюдалось 56%-ное насыщение кислородом, а непосредственно над поверхностью морских трав и на поверхности осадка значение снижалось до 19 % насыщения, что соответствует гипоксии (Зайка и др., 2011). В слое до 7 мм не было зафиксировано полярографически активных компонентов (Brendel & Luther, 1995; Orekhova & Konovalov, 2009), что может указывать на протекание в этом интервале глубин процессов с участием окисленных форм азота (Orekhova & Konovalov, 2009). Ниже появляется сероводород, его распределение неоднородно (рис. 2). В интервале глубин 8–30 мм концентрация сероводорода изменяется в пределах 9–31 мкМ. Далее следует интервал 32–40 мм, в котором содержание сероводорода ниже предела определения (3 мкМ) либо он отсутствует; потом — слой 42–140 мм, в котором концентрация сероводорода увеличивается с глубиной, достигая максимального значения 207 мкМ на 120 мм, и затем убывает. В интервале глубин 150–180 мм концентрация сероводорода постоянна и составляет 9 мкМ, а с 190 мм резко увеличивается, достигая 175 мкМ на 200 мм. Далее профилирование не выполняли.

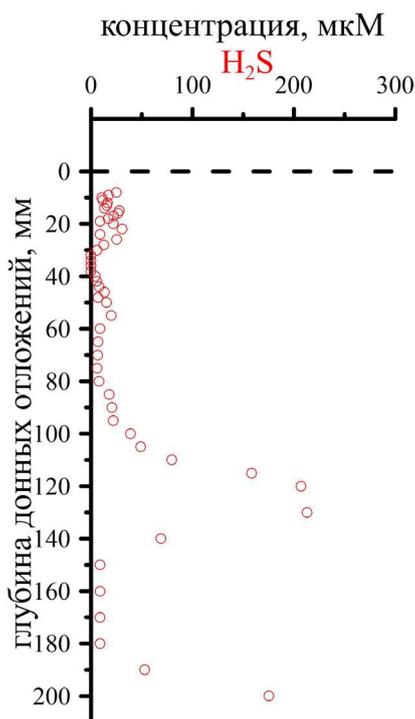


Рис. 2. Вертикальный профиль сероводорода в поровых водах донных отложений, отобранных в бухте Круглой (ст. 1)

Fig. 2. Vertical profile of hydrogen sulfide in pore waters of bottom sediments sampled in the Kruglaya Bay (st. 1)

С 1 до 20 мм не обнаружено полярографически активных компонентов (Orekhova & Kononov, 2009, 2018b), что позволяет предположить протекание биогеохимических процессов минерализации органического вещества преимущественно с участием нитратов/нитритов. Мозаичные сигналы, соответствующие восстановленному железу и марганцу с концентрацией около 2 и 3 мкМ (рис. 3a), могут указывать на протекание здесь также процессов с участием этих соединений. Ниже появляется сероводород (рис. 3a). С глубиной концентрация сульфидов изменяется в пределах 36–346 мкМ; другие компоненты не обнаружены.

Глубина отбора проб в бухте Солёной (ст. 4, рис. 1), расположенной в западном рукаве бухты Казачьей, составила 13,6 м. Высота колонки — 34 см, осадок был представлен преимущественно мелкодисперсной фракцией. Однако внешний вид отобранного осадка отличался от такового предыдущих: в верхнем 2-мм слое был обнаружен наилок, в интервале глубин 2–20 мм присутствовал серо-коричневый песок, а ниже — однородный тёмно-серый заиленный песок.

В придонном слое вод концентрация кислорода соответствует 97 % насыщения. На поверхности осадка концентрация кислорода снижается до 200 мкМ (80 % насыщения). В осадок он проникал до 4 мм (рис. 3b). С 5 мм появляется Fe(III); его интенсивность [аналитически концентрацию Fe(III) определить нельзя из-за образования коллоидных растворов (Brendel & Luther, 1995)] с глубиной увеличивается, достигая максимума на 9 мм, потом снижается; с 14 мм его сигнал исчезает. В слое 5–11 мм отмечены сигналы, соответствующие восстановленным формам железа и марганца. Концентрация Fe и Mn в среднем — 230 и 365 мкМ соответственно (рис. 3b). С 11 мм появляется сероводород, его концентрация составляет 82 мкМ; с глубиной она увеличивается до 942 мкМ. В распределении сероводорода можно выделить два «интервала глубин»: 12–110 мм (здесь концентрация сульфидов сначала увеличивается,

На ст. 2 (см. рис. 1) осадок представлен песком; высота отобранной колонки — 9 см. Хороший водообмен, особенности дна (Миронова и Панкеева, 2019) и отсутствие источников поступления органического вещества способствуют насыщению кислородом придонного слоя вод. В придонном слое вод и в верхнем слое осадка отмечено 100%-ное насыщение кислородом.

В центральной части восточного рукава бухты Казачьей (ст. 3, рис. 1) значительное преобладание илистого материала способствовало накоплению органического углерода (в настоящее время его концентрация — около 7 %). Высокое содержание органического вещества приводит к потреблению кислорода в придонном слое вод и на поверхности осадка на его окисление (Orekhova & Kononov, 2009). Концентрация кислорода в придонном слое вод (10 см над поверхностью осадка) соответствовала 65 % насыщения. Подобная концентрация кислорода при глубине отбора проб 3,5 м указывает на развитие дефицита кислорода.

На поверхности осадка концентрация кислорода снижается до 100 мкМ (40 % насыщения), ниже весь кислород исчерпан (рис. 3a).

достигая максимального значения (942 мкМ) на 70 мм, а потом снижается) и 120–200 мм (это слой незначительного роста и снижения концентрации сульфида, однако изменяется она в пределах 767–852 мкМ).

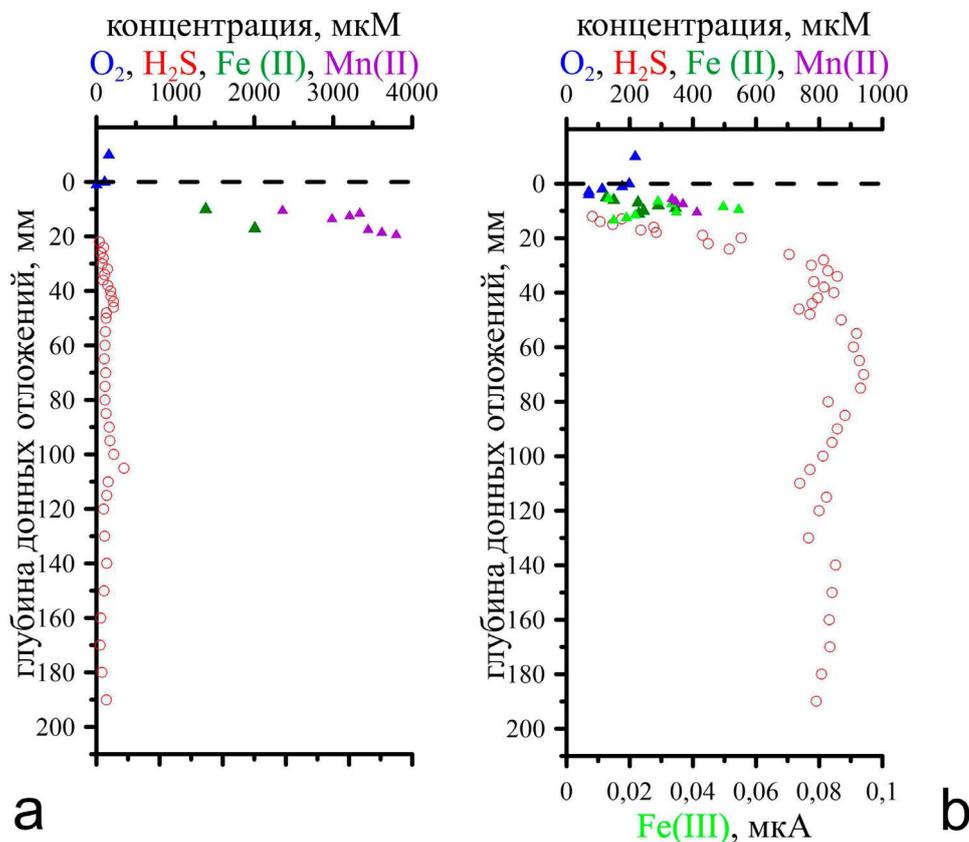


Рис. 3. Вертикальный профиль химических компонентов поровых вод донных отложений, отобранных на станциях 3 (а) и 4 (б) бухты Казачьей

Fig. 3. Vertical profile of the chemical composition of pore waters of bottom sediments sampled at stations 3 (a) and 4 (b) in the Kazachya Bay

На основании данных о концентрации кислорода в поверхностном (0–5 мм) слое осадка (поровых водах), а также сведений о геохимическом составе донных отложений был рассчитан поток кислорода на ст. 4; он составил $0,73 \text{ М}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$. Принимая в расчёт концентрацию кислорода в придонном слое вод (259 мкМ), можно сказать, что время полного исчерпания кислорода с учётом только биогеохимических процессов составляет около 5 месяцев.

В табл. 1 приведены данные о концентрации кислорода на поверхности осадка, глубине появления и концентрации сероводорода, количественных характеристиках бентосного сообщества в исследуемых акваториях. В табл. 2 дана характеристика макрозообентоса (численность, биомасса, индекс Шеннона, индекс Пиелу) бухт Круглой и Казачьей.

Максимальная численность макрозообентоса ($2480 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$) зарегистрирована в кутовой части бухты Круглой, в верхнем слое донных отложений которой отмечены условия гипоксии. На выходе из бухты при максимальной концентрации кислорода (238 мкМ) на поверхности отложений и при отсутствии сероводорода численность макрозообентоса была на порядок меньше ($360 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$) за счёт уменьшения обилия двустворчатых моллюсков, отсутствия брюхоногих, асцидий, насекомых и гарпактицид (табл. 2). В бухте Казачьей численность гидробионтов была существенно меньше; наименьшее значение ($40 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-2}$) отмечено при минимальных концентрациях кислорода на поверхности донных отложений (табл. 1).

Таблица 1. Геохимические характеристики донных отложений и численности макрозообентоса
Table 1. Geochemical characteristics of bottom sediments and macrozoobenthos abundance

Станция	Концентрация кислорода на поверхности отложений, мкМ	Глубина появления сероводорода, мм	Средняя концентрация сероводорода в толще осадка \pm СКО, мкМ	Диапазон изменения концентрации сероводорода, мкМ	Численность макрозообентоса, экз. \cdot м ⁻²
Ст. 1 (бухта Круглая)	< 20	8	31 \pm 30	< ПО...213	2480
Ст. 2 (бухта Круглая)	238	–	–	–	360
Ст. 3 (бухта Казачья)	< 20	20	126 \pm 42	< ПО...346	40
Ст. 4 (бухта Казачья)	177	11	696 \pm 196	< ПО...941	80

Примечание: СКО — среднее квадратическое отклонение; < ПО — ниже предела определения (3 мкМ).

Note: СКО denotes standard deviation; < ПО is below the detection limit (3 μ M).

В бухте Круглой по численности и биомассе преобладали двустворчатые моллюски. На обеих станциях зарегистрирован *Mytilaster lineatus*, причём на ст. 2 он являлся доминирующим по численности видом среди двустворчатых моллюсков (табл. 2). По биомассе на данной станции преобладала *Chamelea gallina*, которая на ст. 1 не обнаружена. Брюхоногие моллюски не зафиксированы. В кутовой части бухты (ст. 1) доминирующим видом по численности и биомассе являлся моллюск-детритофаг *Abra segmentum*. Одинаковые показатели численности отмечены у моллюсков-фильтраторов митилястера и церастодермы *Cerastoderma glaucum*. Брюхоногие моллюски представлены двумя видами — *Tritia neritea* и *Tritia pellucida*.

Таблица 2. Характеристика макрозообентоса (численность, биомасса, индекс Шеннона, индекс Пиелу) исследуемой акватории

Table 2. Macrozoobenthos characteristics (abundance, biomass, Shannon index, and Pielou evenness index) of the water area studied

Класс	Вид	Ст. 1		Ст. 2		Ст. 3		Ст. 4	
		N	M	N	M	N	M	N	M
Bivalvia	<i>Chamelea gallina</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	40	7,52	–	–	–	–
	<i>Mytilaster lineatus</i> (Gmelin, 1791)	80	0,012	120	0,04	–	–	–	–
	<i>Abra segmentum</i> (Récluz, 1843)	1640	220,8	–	–	–	–	–	–
	<i>Cerastoderma glaucum</i> (Bruguère, 1789)	80	63,6	–	–	–	–	–	–
	<i>Lucinella divaricata</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	40	0,012
Gastropoda	<i>Tritia neritea</i> (Linnaeus, 1758)	40	6,68	–	–	–	–	–	–
	<i>Tritia pellucida</i> (Risso, 1826)	80	33,44	–	–	–	–	–	–

Продолжение на следующей странице...

Класс	Вид	Ст. 1		Ст. 2		Ст. 3		Ст. 4	
		N	M	N	M	N	M	N	M
Crustacea	<i>Ampelisca diadema</i> (Costa, 1853)	–	–	40	0,32	–	–	–	–
Insecta	<i>Chironomus</i> sp.	40	0,016	–	–	–	–	–	–
Нарраcticoida		40	0,004	–	–	–	–	–	–
Polychaeta	<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	40	0,008	–	–	–	–	–	–
	<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)	40	0,004	–	–	40	0,008	–	–
	<i>Notomastus lineatus</i> (Claparède, 1863)	40	0,004	–	–	–	–	–	–
	<i>Nephtys hombergii</i> Savigny in Lamarck, 1818	–	–	–	–	–	–	40	3,12
	<i>Cirriiformia tentaculata</i> (Montagu, 1808)	–	–	160	3,04	–	–	–	–
	<i>Glycera alba</i> (O. F. Müller, 1776)	40	1,56	–	–	–	–	–	–
Ascidacea		320	17,64	–	–	–	–	–	–
Всего		2480	343,77	360	10,88	40	0,008	80	3,132
Индекс Шеннона (по log ₂)		1,93	1,56	1,75	1,06	–	–	1,0	0,04
Индекс выровненности Пиелу		0,46	0,39	0,88	0,53	–	–	1,0	0,04

Примечание: N — численность, экз.·м⁻²; M — биомасса, г·м⁻².

Note: N denotes abundance, ind.·m⁻²; M, biomass, g·m⁻².

В кутовой части бухты также зарегистрированы асцидии и четыре вида полихет с одинаковыми показателями численности: *Capitella capitata*, *Heteromastus filiformis*, *Notomastus lineatus* и доминирующий по биомассе *Glycera alba*. На выходе из бухты асцидии отсутствовали, а полихеты были представлены одним видом — *Cirriiformia tentaculata*.

Результаты наших исследований демонстрируют низкие значения показателей видового разнообразия и численности моллюсков в бухте Казачьей. На ст. 4 присутствовал только двустворчатый моллюск *Lucinella divaricata*, брюхоногие моллюски не отмечены. Высокие показатели биомассы в бухте Казачьей зафиксированы у полихет (табл. 2), представленных двумя одинаковыми по численности видами — *Heteromastus filiformis* на ст. 3 и *Nephtys hombergii* на ст. 4. На ст. 3 другие представители бентосной фауны не зарегистрированы.

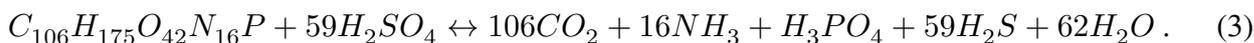
ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты геохимического анализа дают основу для понимания протекающих биогеохимических процессов (Волков, 1973; Митропольский и др., 1982; Розанов и Волков, 2009; Химия океана, 1979; Orekhova & Kononov, 2009). Неотъемлемой частью донных отложений являются поровые воды (Розанов и Волков, 2009). Изучение их характеристик позволяет оценить окислительно-восстановительные и кислотнo-основные свойства донных отложений, содержание подвижных форм металлов, возможность их связывания и перехода в твёрдую форму отложений либо в водную толщу (Куфтаркова и др., 1999; Миронов и др., 2003).

По нашим данным и по данным Соловьёвой с соавторами (2019), среднее содержание органического углерода в донных отложениях бухты Круглой составляет 1,67–1,97 %, что более чем в 2 раза превышает среднюю концентрацию органического углерода в новочерноморских отложениях (0,71 %) и в донных осадках черноморского шельфа (Митропольский и др., 1982). Такое содержание органического углерода в донных отложениях способствует активному потреблению кислорода и развитию его дефицита.

Существенное увеличение антропогенной нагрузки на акваторию бухты Казачьей и на обрамляющие её береговые территории привело к возрастанию содержания органического углерода. По данным (Овсяный и Орехова, 2019), концентрация $C_{орг}$ в 2015 г. составляла в среднем 2,74 %, что на 35 % выше значения 2002 г. К настоящему времени содержание $C_{орг}$ — около 5,8 % (диапазон изменения — 4,32–7,86 %), что сопоставимо с концентрацией органического углерода в донных отложениях Севастопольской бухты (район Инкермана, бухта Южная) — наиболее антропогенно нагруженной акватории Севастопольского региона (Orekhova et al., 2019b).

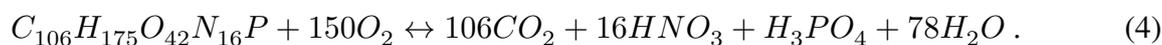
По полученным данным установлено, что в донных отложениях бухты Круглой основные процессы минерализации органического вещества, последовательность которых обусловлена термодинамическими характеристиками системы и подробно описана в работе (Orekhova & Kononov, 2009), протекали с участием окисленных форм азота (уравнение 2) в верхнем 7-мм слое и сульфатов (уравнение 3) — в слое 8–200 мм в кутовой её части (ст. 1):



Этому способствовали наличие постоянного источника органического вещества, незначительная глубина, высокая температура придонного слоя вод (+24 °C) и затруднённый водообмен.

Полученное распределение сероводорода может свидетельствовать о неоднородном накоплении органического вещества вследствие изменения уровня нагрузки в различные периоды, переотложения в результате взмучивания и пр.

В районе выхода из бухты (ст. 2) отсутствие постоянного источника органического вещества и динамика вод (Зайка и др., 2011 ; Куфтаркова и др., 2008) способствовали тому, что в исследуемый период кислорода было достаточно для окисления всего органического вещества. В верхнем слое донных отложений (0–20 мм) зафиксированы аэробные условия, а основные процессы окисления органического вещества протекали с участием кислорода (уравнение 4) (Orekhova & Kononov, 2009):



Химический состав поровых вод и геохимические характеристики донных отложений, в том числе накопление органического углерода, а также циркуляция вод отражаются на характеристиках бентосных сообществ. Известно, что бентосное разнообразие в значительной степени зависит от окислительно-восстановительных условий среды, наличия кислорода/сероводорода (Зайка и др., 2011) и содержания органического вещества.

Несмотря на состояние, соответствующее гипоксии, в придонном слое вод и на незначительное содержание кислорода (< 20 мкМ) на поверхности донных отложений, кутовая часть бухты Круглой характеризовалась наибольшим видовым разнообразием макрозообентоса. Кроме двусторчатых моллюсков, отмечены полихеты и асцидии. Вместе с тем два из пяти зафиксированных видов моллюсков в бухте Круглой — абра и церастодерма — являются устойчивыми к органическому загрязнению (Тихонова, 2010 ; Тихонова и Рубцова, 2012). Данный факт также

указывает на достаточно высокий уровень органического загрязнения. Снижение количества макрозообентоса на ст. 2 обусловлено геолого-геоморфологическим строением подводного рельефа [он представляет собой подводный береговой абразионный склон, сложенный псефитовыми отложениями с выходами коренных пород (Миронова и Панкеева, 2019)] и достаточно интенсивной циркуляцией вод в этом районе (Заика и др., 2011). Однако здесь тоже встречаются полихеты, при этом отмечены снижение количества и биомассы (почти на порядок) двустворчатых моллюсков, отсутствие брюхоногих моллюсков и присутствие ракообразных. Зарегистрированная на выходе из бухты полихета *Cirriformia tentaculata* менее устойчива к органическому загрязнению, чем ранее отмеченные на других участках бухты. Их обнаруживают в зонах, которые находятся на некотором удалении от источника поступления органических веществ, в так называемых смешанных зонах (Dean, 2008). Отсутствие асцидий в бухте Круглой является характерным для данной акватории: в период с 2000 по 2009 г. они также не были обнаружены (Миронов и др., 2003; Санитарно-биологические исследования, 2009).

Таким образом, наибольшее разнообразие макрозообентоса в бухте Круглой приурочено к вершинной станции с илесто-песчаным донным осадком (ст. 1). По его составу этот район всегда существенно отличался от остальных участков побережья (Миронов и др., 2003). Разнообразие и количественные показатели макробентоса на песчано-галечных грунтах (ст. 2) ниже, чем в устьевой части, что также соответствует данным более ранних исследований (Миронов и др., 2003). Видовой состав на станциях соответствует таковому в более ранние периоды.

Акватория бухты Круглой характеризуется колебаниями численности и биомассы и сменой преобладающего вида. Так, на ст. 1 в 1999 и 2002–2004 гг. доминировал моллюск *C. glaucum*, в 2000 и 2004 гг. — *H. acuta*. В последний период в составе макрозообентоса зарегистрировано разнообразие ракообразных и полихет (Миронов и др., 2003). В 2001 г. на данном участке было выявлено резкое снижение обилия видов, при этом среди четырёх отмеченных видов доминировали полихеты (Миронов и др., 2003). В то время здесь наблюдалось значительное количество молоди *M. lineatus* (Миронов и др., 2003), как и в период настоящего исследования. Ранее отмечено, что на ст. 1 степень загрязнения морских грунтов нефтепродуктами ещё недостаточно высока, чтобы оказывать угнетающее воздействие на чувствительные к данному поллютанту виды (Миронов и др., 2003). Помимо загрязняющих веществ, существенное влияние на формирование сообщества оказывает волновое воздействие, однако в исследуемых точках на ст. 2 оно менее значительно, а на ст. 1 оно практически отсутствует. Последнее благоприятно сказывается на развитии малакофауны (в том числе фильтраторов), а накопление в донных отложениях иловых частиц способствует увеличению разнообразия и численности детритофагов (Миронов и др., 2003).

В бухте Казачьей, несмотря на лучший водообмен (Миронов и др., 2002), чем в бухте Круглой, наличие постоянно действующих источников органического вещества привело к значительному его накоплению. Высокие концентрации органического углерода (4,32–7,86 %) обуславливают то, что кислород не является основным компонентом при его окислении, а в донных отложениях преобладают анаэробные условия. Здесь концентрация сероводорода в донных отложениях значительно выше, чем других бухтах Севастопольского региона (Орехова и др., 2019a; Orekhova & Kononov, 2018b). Между тем различные условия осадконакопления и источники органического углерода определяют то, что на ст. 3 в верхнем слое отложений зарегистрированы субкислородные условия, а основные биогеохимические процессы протекают с участием нитратов/нитритов (уравнение 2) в 20-мм слое отложений. Ниже протекает сульфатредукция, одним из продуктов которой является сероводород (уравнение 3). В поровых водах донных отложений ст. 4 отмечены максимальные концентрации сероводорода (около 900 мкМ), однако в верхнем 4-мм слое зарегистрированы аэробные условия, что обусловлено, вероятно, поступлением «свежих» вод, обогащённых кислородом, за счёт вентиляции. Ниже преобладают

анаэробные условия, которые развились в результате протекания сульфатредукции (уравнение 3). Также для района бухты Казачьей отмечено присутствие восстановленных форм железа и марганца (рис. 3) в верхнем слое (0–20 мм), что может быть связано с локальным их поступлением, предшествующим отбору проб.

В донных отложениях бухты Казачьей дефицит кислорода в верхнем слое отложений и высокие концентрации сероводорода в толще донных отложений привели к тому, что бентосное сообщество не отличалось высокой численностью и разнообразием, а преобладающим классом были полихеты (табл. 2). По мнению (Миронов и др., 2002 ; Belan & Moshchenko, 2009), *Capitella capitata* — признанный позитивный индикатор органического загрязнения, устойчивый к дефициту кислорода и достигающий максимального обилия при сильном загрязнении среды; *Heteromastus filiformis* является индикатором эвтрофных вод (Лосовская, 2011).

За последние годы в сообществе макрозообентоса рыхлых грунтов бухты Казачьей отмечены изменения. Так, по индексу AMBI (AZTI Marine Biotic Index), в 2003 и 2009 гг. на большинстве исследуемых станций в бухте регистрировали «нечтвенное» состояние бентосных сообществ, а в 2006 г. — «слабо нарушенное» (Тихонова и Алёмов, 2012). На песчаных грунтах было обнаружено 13 таксонов *Gastropoda* и 11 таксонов *Bivalvia*. Доля брюхоногих моллюсков составляла 55 и 75 % в 2011–2012 и 2018–2019 гг. соответственно, доля двустворок — 45 и 25 %. В 2018–2019 гг. произошло некоторое снижение численности *Mollusca*: *Gastropoda* — в два раза, *Bivalvia* — в четыре (Макаров, 2020). По численности доминировали брюхоногие моллюски *Hydrobia acuta* (Drapnaud, 1805) — 55 и 70 % в 2011–2012 и 2018–2019 гг. соответственно; по биомассе преобладали двустворчатые моллюски *Cerastoderma glaucum* (Bruguère, 1789) — 54 %. Средняя численность моллюсков уменьшилась в среднем в три раза по сравнению со значениями 2011–2012 гг., но при этом видовой состав был характерным для рыхлых песчаных грунтов (Макаров, 2020). Эти данные отличаются от показателей, полученных в данном исследовании. Выявленные различия можно связать с характером донных отложений (рыхлые песчаные грунты и илистые отложения), глубиной пробоотбора (прибрежные пробы с глубины до 0,1 м и пробы с более чем 13 м), мозаичностью распределения бентосного сообщества и разным кислородным режимом. Подобные перестройки в бентосном сообществе отмечены не только на рыхлых грунтах бухты Казачьей, но и в эпифитоне морской травы рода *Zostera*. Количество видов в 1970–1971 и 2006–2007 гг. было одинаковым — 13. Видовой состав в указанный период практически не отличался. В 2006–2007 гг. вместо *Steromphala divaricata* (Linnaeus, 1758) зарегистрирован вид из этого же рода *Steromphala adriatica* (Philippi, 1844), а вместо молодежи *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 — близкородственный вид из семейства *Mytilidae* *M. lineatus*. Однако средняя численность и средняя биомасса моллюсков значительно сократились. Так, в 1970–1971 гг. средняя численность *Mollusca* составила 6182 экз.·кг⁻¹, а в 2006–2007 гг. — всего 257 экз.·кг⁻¹, то есть уменьшилась почти в 25 раз. Средняя биомасса в начале 1970-х гг. была 44,2 г·кг⁻¹, а в начале 2000-х гг. — 8 г·кг⁻¹, то есть сократилась более чем в 5 раз. Кроме того, произошла смена доминирующего вида. По численности и биомассе в начале 2000-х гг. преобладала *Tricolia pullus* (Linnaeus, 1758). Между тем в начале 1970-х гг. явно доминировала *Rissoa membranacea* (J. Adams, 1800), а триколия была малочисленным видом (Макаров, 2018).

Можно предположить, что происходящие в сообществе макрозообентоса бухты Казачьей изменения обусловлены не только антропогенным фактором (развитием гипоксических условий за счёт увеличения в последние годы антропогенной нагрузки на акваторию вследствие массовой застройки побережья бухты), но и характерными для данного района многолетними флуктуациями численности самих видов (Макаров, 2018), а также активной динамикой вод в зимний период.

Кроме того, существует градация принадлежности того или иного вида к определённой группе по чувствительности к загрязнению — чувствительные, индифферентные и устойчивые виды (Миронов и др., 2003). К чувствительным отнесены виды, которые встречались только в донных отложениях I–III уровней загрязнения [данные уровни определены по содержанию в них хлороформэкстрагируемых веществ (Миронов и др., 2003)], либо те, для которых характерно выраженное снижение показателя встречаемости при возрастании уровня загрязнения донных осадков. Виды макрозообентоса, для которых характерна обратная тенденция (увеличение показателей встречаемости при возрастании уровня загрязнения), отнесены к экологической группе устойчивых. По данной шкале, виды, обнаруженные в акватории бухты Круглой, относятся к устойчивым (*A. segmentum*, *C. glaucum*, *T. neritea*, *T. pellucida* и *C. capitata*), чувствительным (*C. gallina* и *A. diadema*) и индифферентным (*M. lineatus* и *H. filiformis*). Для бухты Казачьей зарегистрированы только один чувствительный вид (*L. divaricata*) и два индифферентных (*H. filiformis* и *N. hombergii*).

Рассчитанные индексы Шеннона по численности в бухте Круглой составили 1,93 и 1,75 (табл. 2). Между тем в бухте Казачьей показатели были гораздо ниже — 0 и 1,0. Сравнение полученных значений индексов с таковыми предыдущих исследований указывает на то, что в бухте Круглой они соизмеримы: ранее индекс варьировал от 1,14 до 2,14 (Миронов и др., 2003). В бухте Казачьей индекс в настоящее время значительно ниже. Ранее значение составляло в среднем 2,04–2,41, а на отдельных станциях достигало 3,47 (Миронов и др., 2003). Полученные результаты могут быть связаны с мозаичностью распределения сообщества макрозообентоса по акватории бухты (в вершинной части показатели индекса ниже), с малым количеством проанализированных проб, а также с изменением условий обитания. Согласно классификации состояния сообщества макрозообентоса для рыхлых грунтов по индексу Шеннона (Water Framework Directive, 2009), для бухты Казачьей его можно оценить как бедное (bad), а для бухты Круглой — как умеренное (moderate). Индексы Шеннона по биомассе в бухтах являлись низкими: значения не превышали 1,56, а на некоторых станциях были близки к 0 (табл. 2). Индекс выровненности Пиелу был достаточно низким в бухте Круглой, что указывает на доминирование отдельных видов в бентосном сообществе (табл. 2). В бухте Казачьей отмечен один вид (ст. 3), что делает расчёт индекса невозможным. На ст. 4 индекс Пиелу равен 1.

Анализ видового разнообразия в исследуемых акваториях указывает, что на формирование бентосного сообщества, наряду с концентрацией кислорода, сероводорода и органического вещества в донных отложениях бухты, влияют также условия обитания гидробионтов — наличие кормовой базы, скорость течений, интенсивность поступления органических веществ, гранулометрический состав донных осадков, волновые процессы (Нейман и Карпинский, 2013).

Рассчитанные величины потока кислорода ($0,73 \text{ M}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$) на границе вода — донные отложения и время развития гипоксии в придонном слое вод в районе бухты Солёной (ст. 4) указывают на то, что при сохранении наблюдаемого уровня антропогенной нагрузки при отсутствии динамики вод в этом районе условия аноксии в придонном слое вод могут развиваться за 5 месяцев. Это, несомненно, приведёт к появлению восстановленных форм компонентов (металлов, биогенных элементов и серы) в поверхностном слое донных отложений и ухудшит условия обитания бентосных сообществ.

Заключение. Стратификация водной толщи за счёт ограниченного водообмена, высокая температура придонного слоя вод, сопровождающаяся снижением растворимости кислорода, мелкодисперсный характер донных отложений и высокое содержание органического углерода (до 7 % в донных отложениях бухты Казачьей и до 2 % в донных отложениях бухты Круглой) способствуют тому, что скорость потребления кислорода на окисление органического вещества

превышает скорость его поступления. Это сопровождается развитием зон дефицита кислорода на поверхности донных отложений и появлением восстановленных форм соединений, в частности сероводорода, в их толще.

В верхнем слое донных отложений исследуемых районов преимущественно преобладают субкислородные условия, ниже — анаэробные. Это привело к тому, что основными формами макрозообентоса стали виды, толерантные к дефициту кислорода и загрязнению органическими веществами. Так, на исследованных участках бухты Казачьей присутствовали только полихеты. Максимальные концентрации сероводорода (до 900 мкМ) в донных отложениях бухты Солёной (бухта Казачья) обусловлены, вероятно, наличием в этом районе дополнительного источника органического вещества. Рассчитанное время полного исчерпания кислорода в верхнем слое донных отложений (где он был зафиксирован) с учётом только биогеохимических процессов на этой станции — около 5 месяцев.

Видовое разнообразие бентосного сообщества в донных отложениях исследуемых бухт свидетельствует о том, что определяющими факторами в его формировании являются не только содержание кислорода, сероводорода и органического вещества в донных осадках, но и наличие кормовой базы, скорость течений, интенсивность поступления органических веществ, гранулометрический состав донных осадков, волновые процессы и т. д.

Таким образом, можно предположить, что отсутствие системного и экологически рационального подхода при эксплуатации бухт Круглой и Казачьей привело к значительному их загрязнению, что способствовало ухудшению условий существования бентосных сообществ. Развитие условий гипоксии на поверхности отложений и появление сероводорода в верхнем их слое могут указывать на то, что экосистемы бухт Круглой и Казачьей находятся в стадии деградации.

Дальнейшая их эксплуатация без снижения уровня антропогенной нагрузки приведёт к появлению и распространению зон экологического риска. Это снизит рекреационную и социально-экономическую привлекательность данных районов.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ МГИ № АААА-А18-118012690345-0 «Комплексные междисциплинарные исследования океанологических процессов, определяющих функционирование и эволюцию экосистем прибрежных зон Чёрного и Азовского морей» (химический анализ донных отложений) и проекта РФФИ № 18-45-920008 «Оценка влияния накопления органического вещества в донных отложениях на изменение окислительно-восстановительных условий бухт Севастопольского региона» (отбор проб и анализ данных).

Благодарность. Автор выражает благодарность м. н. с. отдела морской санитарной гидробиологии ФИЦ ИнБЮМ Т. В. Витер за помощь в определении видового состава бентосных моллюсков и в расчёте основных индексов, а также с. н. с. отдела морской санитарной гидробиологии ФИЦ ИнБЮМ к. б. н. Е. А. Тихоновой — за помощь и профессиональную консультацию при обсуждении полученных результатов по видовому составу и распределению бентосных организмов в бухтах Круглой и Казачьей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Берлинский Н. А., Гаркавая Г. П., Богатова Ю. И. Проблемы антропогенного эвтрофирования и развития гипоксии в северо-западной части Чёрного моря // *Экология моря*. 2003. Вып. 63. С. 17–22. [Berlinsky N. A., Garkavaya G. P., Bogatova J. I. Anthropogenic eutrophication problems and hypoxia development in the northwestern part of the Black Sea. *Ekologiya morya*, 2003, iss. 63, pp. 17–22. (in Russ.)]
2. Волков И. И. Химические элементы в толще глубоководных осадков Чёрного моря // *Исследования по химии моря*. Москва : Наука, 1973. С. 148–171. (Труды Института океанологии им. П. П. Ширшова ; т. 63). [Volkov I. I. Khimicheskie elementy v tolshche glubokovodnykh osadkov Chernogo morya. In: *Issledovaniya po khimii morya*. Moscow : Nauka, 1973, pp. 148–171. (Trudy Instituta okeanologii im. P. P. Shirshova ; vol. 63). (in Russ.)]

3. Заика В. Е., Коновалов С. К., Сергеева Н. Г. Локальные и сезонные явления гипоксии на дне сева­стопольских бухт и их влияние на макро­бентос // *Морской экологический журнал*. 2011. Т. 10, № 3. С. 15–25. [Zaika V. E., Konovalov S. K., Sergeeva N. G. The events of local and seasonal hypoxia at the bottom of the Sevastopol bays and their influence on macrobenthos. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2011, vol. 10, no. 3, pp. 15–25. (in Russ.)]
4. Игнатъева О. Г., Овсяный Е. И., Романов А. С., Коновалов С. К., Орехова Н. А. Оценка состояния карбонатной системы вод и изменения содержания органического углерода в донных осадках Севастопольской бухты по данным наблюдений за 1998–2005 годы // *Морской гидрофизический журнал*. 2008. № 2. С. 57–66. [Ignat'yeva O. G., Ovsyanyi E. I., Romanov A. S., Konovalov S. K., Orekhova N. A. Analysis of state of the carbonate system of waters and variations of the content of organic carbon in bottom sediments of the Sevastopol Bay in 1998–2005. *Morskoi gidrofizicheskii zhurnal*, 2008, no. 2, pp. 57–66. (in Russ.)]
5. Куфтаркова Е. А., Ковригина Н. П., Родионова Н. Ю. Гидрохимический режим района, прилегающего к бухте Омега, и факторы, его формирующие // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа* : сб. науч. тр. / Мор. гидрофиз. ин-т. Севастополь, 1999. С. 175–189. [Kuftarkova E. A., Kovrigina N. P., Rodionova N. Yu. Gidrokhimicheskii rezhim raiona, privileyushchego k bukhte Omega, i faktory, ego formiruyushchie. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa* : sb. nauch. tr. / Mor. gidrofiz. in-t. Sevastopol, 1999, pp. 175–189. (in Russ.)]
6. Куфтаркова Е. А., Родионова Н. Ю., Губанов В. И., Бобко Н. И. Гидрохимическая характеристика отдельных бухт Севастопольского взморья // *Труды Южного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2008. № 46. С. 110–117. [Kuftarkova E. A., Rodionova N. Yu., Gubanov V. I., Bobko N. I. Hydrochemical characteristics of several bays of Sevastopol coast. *Trudy Yuzhnogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2008. no. 46, pp. 110–117. (in Russ.)]
7. Лосовская Г. В. Об индикаторных и толерантных видах полихет (на примере Северо-Западной части Чёрного моря) // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. 2011. Вып. 25, т. 1. С. 327–334. [Losovskaya G. V. On indicator and tolerant species of polychaetes (in the northwestern Black Sea). *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*, 2011, iss. 25, vol. 1, pp. 327–334. (in Russ.)]
8. Люцарев С. В. Определение органического углерода в морских донных отложениях методом сухого сжигания // *Океанология*. 1986. Т. 26, № 4. С. 704–708. [Ljutsarev S. V. The determination of organic carbon in the sea bottom sediments by means of dry oxidation. *Okeanologiya*, 1986, vol. 26, no. 4, pp. 704–708. (in Russ.)]
9. Макаров М. В. Таксоцен Mollusca в эпи­фитоне морской травы *Zostera* sp. в акватории бухты Казачья (Чёрное море) // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря*. 2018. № 3. С. 92–97. [Makarov M. V. The taxon of molluscs in epiphyton marine grass *Zostera* sp. in the Kazachya Bay (the Black Sea). *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon morya*, 2018, no. 3, pp. 92–97. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2018-3-92-97>
10. Макаров М. В. Современное состояние малакофауны рыхлых грунтов в вершинной части бухты Казачьей (Чёрное море) // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря*. 2020. № 1. С. 119–130. [Makarov M. V. The current state of malacofauna at soft bottoms in the Kazachya Bay head (the Black Sea). *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon morya*, 2020, no. 1, pp. 119–130. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2020-1-119-130>
11. Миронов О. Г., Кирюхина Л. Н., Алёмов С. В. Экологическая характеристика бухты Казачьей (Черное море) // *Экология моря*. 2002. Вып. 61. С. 85–89. [Mironov O. G., Kirukhina L. N., Alyomov S. V. Ecological characteristic of Kazachya Bay (the Black Sea). *Ekologiya morya*, 2002, iss. 61, pp. 85–89. (in Russ.)]

12. Миронов О. Г., Кирюхина Л. Н., Алёмов С. В. *Санитарно-биологические аспекты экологии севастопольских бухт в XX веке*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. 185 с. [Mironov O. G., Kirjukhina L. N., Alyomov S. V. *Sanitary-Biological Aspects of the Sevastopol Bays Ecology in XX Century*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2003, 185 p. (in Russ.)]
13. Миронова Н. В., Панкеева Т. В. Пространственное распределение запасов макрофитов в бухте Круглой (Чёрное море) // *Экосистемы*. 2019. Вып. 19 (49). С. 16–26. [Mironova N. V., Pankeeva T. V. The spatial distribution of stock of macrophytes in Kruglaya Bay (the Black Sea). *Ekosistemy*, 2019, iss. 19 (49), pp. 16–26. (in Russ.)]
14. Митропольский А. Ю., Безбородов А. А., Овсяный Е. И. *Геохимия Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1982. 144 с. [Mitropol'skii A. Yu., Bezborodov A. A., Ovsyanyi E. I. *Geokhimiya Chernogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 1982, 144 p. (in Russ.)]
15. Нейман А. А., Карпинский М. Г. Влияние на бентос трофических отношений в шельфовом сообществе: трофическая структура и воздействие выедания // *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*. 2013. Т. 6, № 4. С. 368–387. [Neyman A. A., Karpinsky M. G. Influence of trophic relations in the shelf communities on benthos: Trophic structure and the effects of grazing pressure. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 2013, vol. 6, iss. 4, pp. 368–387. (in Russ.)]
16. Овсяный Е. И., Орехова Н. А. Накопление органического вещества в донных отложениях бухты Казачья (Чёрное море) как следствие антропогенной нагрузки // *Метеорология и гидрология*. 2019. № 5. С. 85–93. [Ovsyanyi E. I., Orekhova N. A. Accumulation of organic carbon in bottom sediments of the Kazach'ya Bay (the Black Sea) resulting from anthropogenic load. *Meteorologiya i gidrologiya*, 2019, no. 5, pp. 85–93. (in Russ.)]
17. Орехова Н. А., Овсяный Е. И., Тихонова Е. А. Органическое вещество и окислительно-восстановительные условия в донных отложениях Балаклавской бухты // *Учёные записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. Биология. Химия*. 2019а. Т. 5 (71), № 3. С. 49–64. [Orekhova N. A., Ovsyanyi E. I., Tikhonova E. A. Organic carbon and redox conditions in bottom sediments of the Balaklava Bay. *Uchenye zapiski Krymskogo federal'nogo universiteta imeni V. I. Vernadskogo. Biologiya. Khimiya*, 2019a, vol. 5 (71), no. 3, pp. 49–64. (in Russ.)]
18. Орехова Н. А., Коновалов С. К. Кислород и сероводород в верхнем слое донных отложений Чёрного моря // *Система Чёрного моря*. Москва : Научный мир, 2018а. С. 542–559. [Orekhova N. A., Konovalov S. K. Oxygen and hydrogen sulfide in the upper layer of the Black Sea bottom sediments. In: *The Black Sea System*. Moscow : Nauchnyi mir, 2018a, pp. 542–559. (in Russ.)]
19. *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. Свободноживущие беспозвоночные*. Киев : Наукова думка, 1968. Т. 1. 437 с. [Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei. Svobodnozshivushchie bespozvonochnye. Kyiv : Naukova dumka, 1968, vol. 1, 437 p. (in Russ.)]
20. *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. Свободноживущие беспозвоночные*. Киев : Наукова думка, 1969. Т. 2. 536 с. [Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei. Svobodnozshivushchie bespozvonochnye. Kyiv : Naukova dumka, 1969, vol. 2, 536 p. (in Russ.)]
21. *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей. Свободноживущие беспозвоночные*. Киев : Наукова думка, 1972. Т. 3. 340 с. [Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei. Svobodnozshivushchie bespozvonochnye. Kyiv : Naukova dumka, 1972, vol. 3, 340 p. (in Russ.)]
22. Панкеева Т. В., Миронова Н. В., Новиков Б. А. Картографирование донной растительности бухты Круглая (г. Севастополь, Чёрное море) // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря*. 2019. Вып. 3. С. 61–71. [Pankeeva T. V., Mironova N. V., Novikov B. A. Mapping of bottom vegetation of Kruglaya Bay (the Black Sea, Sevastopol). *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon morya*, 2019, iss. 3, pp. 61–71. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2019-3-61-71>
23. Розанов А. Г., Волков И. И. Донные осадки Кандакшского залива Белого моря: марганцевый феномен // *Геохимия*. 2009. № 10. С. 1067–1085. [Rozanov A. G., Volkov I. I. Bottom sediments of Kandalaksha Bay in the White Sea:

- The phenomenon of Mn. *Geokhimiya*, 2009, no. 10, pp. 1067–1085. (in Russ.)]
24. Санитарно-биологические исследования в прибрежной акватории региона Севастополя / под ред. О. Г. Миронова ; ИнБЮМ НАН Украины. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. 192 с. [*Sanitary-Biological Investigations in Coastal Area of Sevastopol Region* / O. G. Mironov (Ed.) ; InBYuM NAN Ukrainy. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2009, 192 p. (in Russ.)]
 25. Санитарно-биологические исследования прибрежных акваторий юго-западного Крыма в начале XXI века / под ред. О. Г. Миронова, С. В. Алёмова ; Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН. Симферополь : АРИАЛ, 2018. 276 с. [*Sanitary and Biological Studies of the South-Western Crimea Coastal Waters at the Beginning of XXI Century* / O. G. Mironov, S. V. Alyomov (Eds) ; Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of RAS. Simferopol : ARIAL, 2018, 276 p. (in Russ.)]
 26. Соловьёва О. В., Тихонова Е. А., Клименко Т. Л., Скрыпник Г. В., Вотинова Т. В. Органические вещества донных отложений в условиях урбанизации побережья // *Океанология*. 2019. Т. 59, № 2. С. 234–242. [Soloveva O. V., Tikhonova E. A., Klimentko T. L., Skrupnik G. V., Votina T. V. Organic substances of sea bottom sediments in conditions of the coast urbanization (for example Kazachiya Bay, the Black Sea). *Okeanologiya*, 2019, vol. 59, no. 2, pp. 234–242. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.31857/S0030-1574592234-242>
 27. Тихонова Е. А. Исследование накопления и выведения нефтяных углеводородов моллюсками *Abra segmentum* в экспериментальных условиях // *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: біологія*. 2010. № 3 (44). С. 280–282. [Tikhonova E. A. Issledovanie nakopleniya i vyvedeniya neftyanykh uglevodorodov mollyuskami *Abra segmentum* v eksperimental'nykh usloviyakh. *Naukovi zapysky Ternopil'skoho natsionalnoho pedahohichnoho universytetu imeni Volodymyra Hnatiuka. Seriya: biolohiia*, 2010, no. 3 (44), pp. 280–282. (in Russ.)]
 28. Тихонова Е. А., Алёмов С. В. Характеристика донных осадков и макрозообентоса б. Казачья в первой декаде XXI века // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. 2012. Вып. 26, т. 1. С. 88–94. [Tikhonova E. A., Alyomov S. V. The characteristics of bottom sediments and macrozoobenthos of the Kazachya Bay in the first decade of the XXI century. *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*, 2012, iss. 26, vol. 1, pp. 88–94. (in Russ.)]
 29. Тихонова Е. А., Рубцова С. И. Процессы накопления и выведения нефтяных углеводородов двустворчатými моллюсками в экспериментальных условиях // *Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: біологія*. 2012. № 2 (51). С. 280–282. [Tikhonova E. A., Rubtsova S. I. Protsessy nakopleniya i vyvedeniya neftyanykh uglevodorodov dvustvorchatymi mollyuskami v eksperimental'nykh usloviyakh. *Naukovi zapysky Ternopil'skoho natsionalnoho pedahohichnoho universytetu imeni Volodymyra Hnatiuka. Seriya: biolohiia*, 2012, no. 2 (51), pp. 280–282. (in Russ.)]
 30. *Химия океана. Геохимия донных осадков* / под ред. И. И. Волкова. Москва : Наука, 1979. Т. 2. 536 с. [*Khimiya okeana. Geokhimiya donnykh osadkov* / I. I. Volkov (Ed.). Moscow : Nauka, 1979, vol. 2, 536 p. (in Russ.)]
 31. Belan T. A., Moshchenko A. V. Pollution indicator species in the communities of soft bottom macrozoobenthos in Amursky Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan). In: *Ecological Studies and the State of the Ecosystem of Amursky Bay and the Estuarine Zone of the Razdolnaya River (Sea of Japan)*. Vladivostok : Dal'nauka, 2009, vol. 2, pp. 147–172.
 32. Brendel P. J., Luther G. W. Development of a gold amalgam voltammetric microelectrode for the determination of dissolved Fe, Mn, O₂, and S(–II) in porewaters of marine and freshwater sediments. *Environmental Science & Technology*, 1995, vol. 29, iss. 3, pp. 751–761. <https://doi.org/10.1021/es00003a024>
 33. Cabral H., Fonseca V., Sousa T., Costa Leal M. Synergistic effects of climate change and marine pollution: An overlooked interaction in coastal and estuarine areas. *International Journal of Environmental Research and Public Health*,

- 2019, vol. 16, iss. 15, art. no. 2737 (17 p.). <https://doi.org/10.3390/ijerph16152737>
34. Dean H. K. The use of polychaetes (Annelida) as indicator species of marine pollution: A review. *Revista de Biologia Tropical*, 2008, vol. 56, suppl. 4, pp. 11–38.
35. Ducrottoy J.-P. Threats to the coastal zone. In: *Coastal Wiki* : [site]. 2021. URL: http://www.coastalwiki.org/wiki/Threats_to_the_coastal_zone [accessed: 27.10.2021].
36. Harley C. D. G., Hughes A. R., Hultgren K. M., Miner B. G., Sorte C. J. B., Thornber C. S., Rodriguez L. F., Tomanek L., Williams S. L. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters*, 2006, vol. 9, no. 2, pp. 228–241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x>
37. Hyacinthe C., Anschutz P., Carbonel P., Jouanneau J.-M., Jorissen F. J. Early diagenetic processes in the muddy sediments of the Bay of Biscay. *Marine Geology*, 2001, vol. 177, iss. 1–2, pp. 111–128. [https://doi.org/10.1016/S0025-3227\(01\)00127-X](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(01)00127-X)
38. Meysman F. J. R., Middelburg J. J., Herman P. M. J., Herman P. M. J., Heip C. H. R. Reactive transport in surface sediments. I. Model complexity and software quality. *Computers & Geosciences*, 2003, vol. 29, iss. 3, pp. 291–300. [http://dx.doi.org/10.1016/S0098-3004\(03\)00006-2](http://dx.doi.org/10.1016/S0098-3004(03)00006-2)
39. Orekhova N. A., Konovalov S. K. Polarography of the bottom sediments in the Sevastopol Bay. *Physical Oceanography*, 2009, vol. 19, no. 2, pp. 111–123. <https://doi.org/10.1007/S11110-009-9038-6>
40. Orekhova N. A., Konovalov S. K. Oxygen and sulfides in bottom sediments of the coastal Sevastopol region of Crimea. *Oceanology*, 2018b, vol. 58, no. 5, pp. 679–688. <https://doi.org/10.1134/S0001437018050107>
41. Orekhova N. A., Konovalov S. K., Medvedev E. V. Features of inorganic carbon regional balance in marine ecosystems under anthropogenic pressure. *Physical Oceanography*, 2019b, vol. 26, iss. 3, pp. 225–235. <https://doi.org/10.22449/1573-160X-2019-3-225-235>
42. Osadchaya N. S., Ovsyanyi E. I., Kemp R., Romanov A. S., Ignatieva O. G. Organic carbon and oil hydrocarbons in bottom sediments of Sevastopol Bay (the Black Sea). *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2003, vol. 2, no. 2, pp. 94–101.
43. Rabalais N. N., Turner R. E., Díaz R. J., Justić D. Global change and eutrophication of coastal waters. *ICES Journal of Marine Science*, 2009, vol. 66, iss. 7, pp. 1528–1537. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsp047>
44. *Water Framework Directive Intercalibration Technical Report. Part 3: Coastal and Transitional Waters* / A. Carletti, A. S. Heiskanen (Eds). Luxembourg : Office for official publications of the European communities, 2009, 240 p. (JRC Scientific and Technical Reports.) <http://dx.doi.org/10.2788/19561>

**REDOX CONDITIONS OF BOTTOM SEDIMENTS
AND MACROZOOBENTHOS CHARACTERISTICS
IN THE KRUGLAYA AND KAZACHYA BAYS (SEVASTOPOL)**

N. A. Orekhova

Marine Hydrophysical Institute of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: natalia.orekhova@mhi-ras.ru

A lack of systemic and environmentally efficient approach to exploitation of the Kruglaya and Kazachya bays (Sevastopol) resulted in their severe pollution. The conjunction of natural and anthropogenic factors led to deterioration of habitat conditions of benthic communities. The aim of this work was to carry out complex research of Kruglaya and Kazachya bays' ecosystems to study peculiarities of formation of redox conditions in bottom sediments and bottom water layer, as well as their effect on macrozoobenthos characteristics. Bottom sediments were sampled by diver in plexiglass tubes hermetically sealed at the top and bottom; it helped in preserving a fine structure of bottom sediments and bottom water layer. To study benthic communities, samples were taken in the same spot with a manual sampler. To obtain chemical composition of pore waters with high vertical resolution, the voltammetry

analysis was carried out. Calculation of an oxygen flux at the boundary and in the upper layer of bottom sediments was performed according to the vertical profile of oxygen concentration in pore waters and geochemical analysis with applying the equation for the Fick's first law and considering concentration gradient and molecular diffusion of oxygen in pore waters. Standard hydrobiological methods were applied for the analysis of benthic material. When calculating the values of the Shannon diversity index (H'), the binary logarithm was used. The data analysis showed as follows: a high level of anthropogenic load and restricted water dynamics resulted in siltation of bottom sediments in the studied water areas, which obstructed oxygen penetration; the accumulation of organic carbon contributed to its active consumption. Stratification of a water column due to limited water exchange, high temperature of bottom water, accompanied by a decrease in oxygen solubility, and finely dispersed nature of bottom sediments contributed to the fact that the rate of oxygen input was lower than the rate of oxygen consumption for organic matter oxidation. This was followed by the development of oxygen deficiency zones and emergence of reduced compounds, in particular hydrogen sulfide. Importantly, suboxic conditions prevailed in the upper sediment layer, and anaerobic conditions prevailed below. Due to this, the main forms of macrozoobenthos were species tolerant to oxygen deficiency and organic pollution. Specifically, in some spots of the Kazachya Bay, polychaetes alone were recorded. At the same time, in the Kruglaya Bay mouth area, intense water dynamics and morphological peculiarities of bottom sediments contribute to saturation of the upper sediment layer with oxygen. Based on oxygen concentration data for the surface (0–5 mm) sediment layer (pore waters) and on geochemical peculiarities of bottom sediments (moisture and porosity), the oxygen flux at st. 4 (the Solenaya Bay) was calculated; the value was $0.73 \text{ M}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{year}^{-1}$. Considering oxygen concentration in bottom water layer ($259 \mu\text{M}$), the time for complete depletion of oxygen or its renewal is about 5 months if taking into account biogeochemical processes alone. Hence, it can be assumed that the ecosystems of the Kruglaya and Kazachya bays are in the stage of degradation. Their further exploitation without a developed systemic and rational approach will result in a critical deterioration of the ecosystems – the emergence and spread of environmental risk zones. It will reduce the recreational and socioeconomic attractiveness of these areas.

Keywords: sediments, pore water, oxygen, hydrogen sulfide, organic carbon, macrozoobenthos, coastal waters, Black Sea



UDC 597.311.4(267.38:548.82-194.2)

**ON THE PRESENCE OF THE SPINNER SHARK
CARCHARHINUS BREVIPINNA (MÜLLER & HENLE, 1839)
(CHONDRICHTHYES: CARCHARHINIDAE) IN MALDIVIAN WATERS**

© 2021 **F. Russo¹ and A. De Maddalena²**

¹Ente Fauna Marina Mediterranea, Avola, Italy

²Marine Sciences, University of Milano-Bicocca, Milan, Italy

E-mail: scubabiology@gmail.com

Received by the Editor 24.05.2021; after reviewing 24.06.2021;
accepted for publication 29.09.2021; published online 30.11.2021.

We present the first confirmed report on the presence of spinner shark, *Carcharhinus brevipinna*, in Maldivian waters. The species was observed in front of Kooddoo's harbour, in Villingili pass, Northern Huvadho Atoll, Southern Maldives in March 2020.

Keywords: shark, spinner shark, *Carcharhinus brevipinna*, Huvadho Atoll, ecotourism

To date, a total of 36 species of sharks have been recorded in Maldivian waters, including 13 requiem sharks (family Carcharhinidae) (De Maddalena & Galli, 2017). Detailed lists of the shark species recorded in Maldivian waters have been published by various authors (Adam et al., 1998 ; Ali & Sinan, 2015 ; Anderson & Ahmed, 1993 ; Anderson et al., 1998 ; De Maddalena & Galli, 2017); however, the spinner shark *Carcharhinus brevipinna* (Müller & Henle, 1839) was not listed in any of them. In this article, we report for the first time in scientific literature the presence of *C. brevipinna* in Maldivian waters.

The spinner shark belongs to the order Carcharhiniformes and to the family Carcharhinidae. It is a pelagic species found on continental and insular shelves, at depths ranging from the surface down to at least 100 m, in the Atlantic waters, Mediterranean Sea, and Pacific and Indian oceans (De Maddalena et al., 2015). The spinner shark is active and fast, observed both solitary and in large groups. Its diet includes bony fish, rays, cephalopods, and crustaceans. It feeds on small schooling fishes by swimming fast through the school with an open mouth, spinning along the body axis, and leaping out of the water. It is a placental, viviparous species. The male attains sexual maturity at 170 cm; the female, at 180 cm. After a 12–15-month gestation, the female gives birth to 2–15 young ones ranging 46–80 cm in total length. It can attain a maximum size of 278 cm and can live up to 27 years (Castro, 1983 ; Compagno, 1984 ; De Maddalena et al., 2015 ; Last & Stevens, 1994 ; Randall, 1986).

In the past, the Maldives severely depleted shark species due to overfishing for dried meat exports, oil, and fins. Following concerns by the tourism sector of shark fishing at major dive sites, the Government of the Maldives announced in 1995 the establishment of 15 Protected Marine Areas and the total protection of the whale shark *Rhincodon typus*. In 1999, further nine Protected Marine Areas were identified. In 1998, the government implemented a 10-year moratorium on all types of shark fishing inside and within the rim of seven major tourist atolls in the Maldives. A failure to enforce the moratorium and effectively ban fishing at Protected Marine Areas led to a total ban on all fishing, capture,

killing, or extraction of sharks from Maldivian waters since 15 March, 2010 (Ali & Sinan, 2015 ; Anderson & Ahmed, 1993). To date, the Republic of Maldives is among few countries that have declared a complete ban on shark fishing. The driving force of this fundamental change has been the blossoming of the ecotourism industry, which allows the general public to observe sharks in their natural environment. Apart from *C. brevipinna*, shark species regularly encountered by divers in the waters of Kooddoo include grey reef shark *Carcharhinus amblyrhynchos*, blacktip reef shark *C. melanopterus*, silvertip shark *C. albimarginatus*, and whitetip reef shark *Triaenodon obesus*.

MATERIAL AND METHODS

The observation took place on two different days, on 2 and 9 March, 2020, while the first author (F. R.) was scuba diving, in the waters in front of Kooddoo's harbour, in Villingili pass, Northern Huvadhoo Atoll, or Gaafu Alifu, Southern Maldives, Central Indian Ocean (Fig. 1). Both encounters took place 400–500 m distance from the harbour entrance and 350 m from the beach, in 20-m deep waters, with the sharks swimming at depths ranging from the surface down to 15 m. Fish wastes were used as chum and bait by local fishermen to attract the sharks to the site and keep them interested around the divers for viewing purposes.

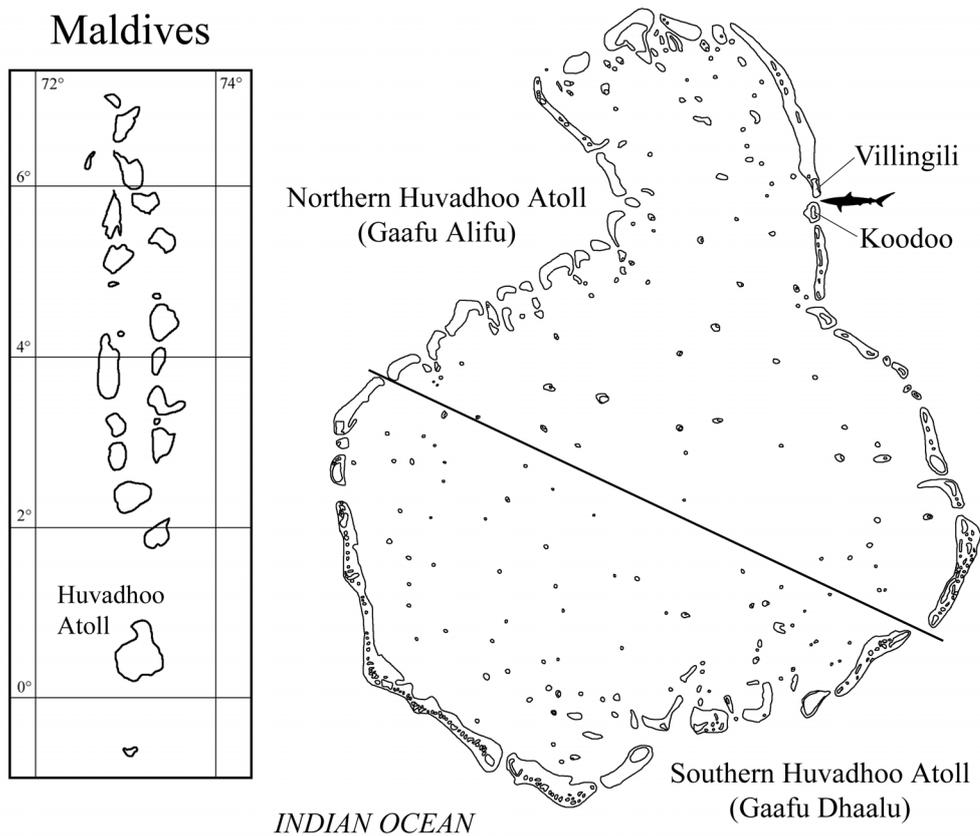


Fig. 1. Map showing the location where the spinner sharks *Carcharhinus brevipinna* were observed off the Northern Huvadhoo Atoll, Southern Maldives

Рис. 1. Карта, показывающая место, где были замечены короткопёрые серые акулы *Carcharhinus brevipinna* у атолла Северный Хувадху, Южные Мальдивы

On 2 March, 2020, approximately 20 spinner sharks were observed for 45 minutes, 14:40 to 15:25. It was a sunny day, with +28.8 °C mean temperature (maximum: +30.8 °C; minimum: +28.8 °C), calm seas, and no current. Underwater visibility was sufficient at the beginning of the dive

(between 10 and 5 m) but became very poor near the end (less than 5 m), due to chumming. The size of the spinner shark was estimated from 1.5–1.6 m in total length for the smaller individuals up to 1.9–2.0 m in total length for the larger ones. Most individuals were female but a few males were observed as well (the males have two copulatory organs called claspers, which are located at the base of the pelvic fins). The divers remained suspended half-way in the water column, close to each other, and in vertical position. There was no interaction between the sharks, and they showed no interest in the divers. The sharks appeared interested only in the fish wastes thrown overboard by the fishermen. In order to attract the sharks and keep them around the divers, the fishermen were using the delayed surface marker buoy as the target to throw the fish wastes into the water.

On 9 March, 2020, approximately 20 spinner sharks were observed for 46 minutes, 14:37 to 15:23. It was a sunny day, with a +30.3 °C mean temperature (maximum: +31.2 °C; minimum: +30.0 °C), calm seas, and no current. Underwater visibility was good at the beginning of the dive (between 15 and 10 m) and remained sufficient until the end (between 10 and 5 m). The size of the spinner sharks was the same as observed on the previous encounter. Similarly, the large majority of individuals were female; only one male was later spotted in the filmed footage. The behavior of the sharks was similar to that during the previous dive. The sharks hit the delayed surface marker buoy several times and finally broke it.

Two spinner sharks had a fishing line wrapped around their head, and one of them was spotted on both 2 and 9 March.

On both dives, other fishes were attracted to the site by the chumming, including species of the families Acanthuridae and Caesionidae, at least a humphead wrasse *Cheilinus undulatus*, several great barracudas *Sphyrna barracuda*, and a green sea turtle *Chelonia mydas*. The sharks were accompanied by some live sharksuckers *Echeneis naucrates*.

Videos of the sharks were taken with an action cam full HD for subsequent analysis (Fig. 2).

The species identification was based mainly on the morphological descriptions given in Castro (1983), Compagno (1984), and De Maddalena *et al.* (2015).



Fig. 2. Spinner shark *Carcharhinus brevipinna* accompanied by live sharksuckers *Echeneis naucrates*, observed in the waters in front of Kooddoo's harbour, in Villingili pass, Northern Huvadho Atoll, Southern Maldives. Photo by Fabio Russo

Рис. 2. Короткопёрая серая акула *Carcharhinus brevipinna* в сопровождении обыкновенных прилипал *Echeneis naucrates*, наблюдаемая в водах перед гаванью Кудду на перевале Виллингили (атолл Северный Хувадху, Южные Мальдивы). Фото Фабио Руссо

RESULTS AND DISCUSSION

There could be multiple reasons to explain why the spinner shark was not previously recorded from the area. This may be due to the lack of specific surveys in the waters of the Northern Huvadhu Atoll. Moreover, spinner sharks are sometimes mistaken for other requiem shark species because of their similar morphology. Species, with which the spinner shark may be confused, that have been recorded in Maldivian waters, include the silky shark *C. falciformis* and the blacktip shark *C. limbatus*. Further observations of *C. brevipinna* are needed to reveal whether this species is an occasional visitor in the area or there is a stable population that reproduces in Maldivian waters.

Kooddoo Fisheries Complex started its operations in 1996; it is the main cold storage facility of Maldives Industrial Fisheries Company Ltd. This facility has an alongside berth which can accommodate vessels up to 2500 deadweight tonnage. The fish processing station grew bigger in 2006, with a consequent increase in the processing wastes that are thrown at sea just out of the harbour. People noticed that fish wastes had started to attract a good amount of spinner sharks in the area, and diving companies began promoting shark diving on the site. The concentration of spinner sharks may reach 40 individuals encountered on a single dive. The fishermen are now getting paid by diving cruise boats companies to throw the waste when the divers are in the water.

Such collaboration between diving companies and fishermen is a good element in this particular scenario, since the various parts draw an economic profit from the conservation of that population of spinner sharks, and then there can hopefully be successful conditions to conserve this newly discovered local natural resource. It is also positive that the sharks are being attracted by using fish wastes rather than fishes specifically killed to feed the sharks.

On the other hand, the fact that on diving days the spinner sharks can be fed for several hours in a row, may alter the normal predatory behavior of this species in the area. Therefore, feeding fish wastes to sharks should be kept to a minimum.

Conclusion. Two major economic activities in the Maldives are fishing and tourism. In 1992, the number of dives *per year* at 35 shark observation dive sites was estimated at over 70,000, and the amount of money spent on those dives was estimated at US\$2.3 million. Based on these numbers, it was estimated that a single reef shark was worth about US\$33,500 *per year*, at the most popular dive site, and an average of US\$3,300, when taking into account all the shark observation dive sites (Anderson & Ahmed, 1993). Since grey reef sharks can live more than 25 years, a single grey reef shark may be worth over US\$800,000 during its whole lifetime (De Maddalena & Galli, 2017). In contrast, a dead grey reef shark was calculated to have a one-time value of about US\$32, to a local fisherman (Anderson & Ahmed, 1993). Therefore, a grey reef shark is worth up to 25,000 times more alive than dead.

Ecotourism is an extremely powerful and effective tool for animal protection, when properly managed. By setting solid guidelines, monitoring diving activities, and enforcing the rules, the operators and enforcement personnel will make sure that shark diving is a useful activity and not just an alternative way to simply make a profit from the exploitation of wild animals, which often ends up harming them, alters their natural behavior, and damages their habitat (De Maddalena & Galli, 2017).

Acknowledgement. The authors wish to thank Eric Glenn Haenni for taking the time to edit the text, and the anonymous referees for their useful comments on the manuscript. Alessandro De Maddalena thanks Alessandra, Antonio, and Phoebe for their support.

REFERENCES

1. Adam M. S., Merrett N. R., Anderson R. C. Additions to the fish fauna of the Maldivian Islands. Part 1: An annotated checklist of the deep demersal fishes of the Maldivian Islands. *Ichthyological Bulletin of the J. L. B. Smith Institute of Ichthyology*, 1998, no. 67, pp. 1–19.
2. Ali K., Sinan H. *National Plan of Action for the Conservation and Management of Sharks*

- in the Maldives*. Male : Ministry of Fisheries and Agriculture, Republic of Maldives, 2015, 44 p.
3. Anderson R. C., Ahmed H. *The Shark Fisheries of the Maldives*. Male : Ministry of Fisheries and Agriculture, Republic of the Maldives, Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1993, 73 p.
 4. Anderson R., Randall J., Kuitert R. New records of fishes from the Maldivian Islands with notes on other species. *Ichthyological Bulletin of the J. L. B. Smith Institute of Ichthyology*, 1998, vol. 67, no. 2, pp. 20–32.
 5. Castro J. *The Sharks of North American Waters*. College Station : Texas A & M University Press, 1983, 180 p.
 6. Compagno L. J. V. *FAO Species Catalogue*. Vol. 4. *Sharks of the World*. An annotated and illustrated catalogue of shark species known to date. Part 2. *Carcharhiniformes*. *FAO Fisheries Synopsis*, 1984, no. 125, pp. 251–655.
 7. De Maddalena A., Baensch H., Heim W. *Sharks of the Mediterranean. An Illustrated Study of All Species*. Jefferson : McFarland & Co., 2015, 204 p.
 8. De Maddalena A., Galli P. *Sharks of the Maldives*. Milano : Editoriale Magenes, 2017, 216 p.
 9. Last P. R., Stevens J. D. *Sharks and Rays of Australia*. Melbourne : CSIRO, 1994, 514 p.
 10. Randall J. E. *Sharks of Arabia*. London : Immel, 1986, 148 p.

**О НАЛИЧИИ КОРОТКОПЁРОЙ СЕРОЙ АКУЛЫ
CARCHARHINUS BREVIPINNA (MÜLLER & HENLE, 1839)
(CHONDRICHTHYES: CARCHARHINIDAE)
В АКВАТОРИИ МАЛЬДИВ**

Ф. Руссо¹, А. Де Маддалена²

¹Управление морской фауны Средиземноморья, Авола, Италия

²Международная программа «Морские науки», Миланский университет Бикокка, Милан, Италия
E-mail: scubabiology@gmail.com

Это первое подтверждённое сообщение о наличии короткопёрой серой акулы *Carcharhinus brevipinna* в акватории Мальдив. Особь была замечена перед гаванью Кудду на перевале Виллингилли (атолл Северный Хувадху, Южные Мальдивы) в марте 2020 г.

Ключевые слова: акула, короткопёрая серая акула, *Carcharhinus brevipinna*, атолл Хувадху, экотуризм



УДК [597.552.511:577.118](265.53/54)

**СРАВНЕНИЕ МИКРОЭЛЕМЕНТНОГО СОСТАВА
КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* WALBAUM, 1792
ИЗ ЯПОНСКОГО И ОХОТСКОГО МОРЕЙ**

© 2021 г. **Н. К. Христофорова^{1,2}, А. В. Литвиненко³,
В. Ю. Цыганков¹, М. В. Ковальчук⁴**

¹Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Российская Федерация

²Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, Владивосток, Российская Федерация

³Сахалинский государственный университет, Южно-Сахалинск, Российская Федерация

⁴ООО «РН-СахалинНИПИморнефть», Южно-Сахалинск, Российская Федерация

E-mail: tsig_90@mail.ru

Поступила в редакцию 09.03.2021; после доработки 27.08.2021;

принята к публикации 29.09.2021; опубликована онлайн 30.11.2021.

Определено содержание микроэлементов (железа, цинка, меди, никеля, свинца и кадмия) в наиболее востребованном на потребительском рынке виде тихоокеанских лососей — кете *Oncorhynchus keta*, являющейся в российских водах вторым по объёму вылова объектом (после горбуши *O. gorbuscha*). Концентрации металлов в органах и тканях рыб (мышечная ткань, печень, гонады) определены атомно-абсорбционным методом на спектрофотометре Shimadzu AA-6800 на пламенном и беспламенном атомизаторах из минерализатов проб, полученных при разложении навесок концентрированной HNO₃ марки ОСЧ в комплексе MARS 6, с использованием стандартных образцов с известными концентрациями. Статистическая обработка данных выполнена в программе SPSS Statistics 21. Половозрелые особи кеты (по 5 экз. самцов и самок в каждом месте сбора) отобраны осенью 2018 г. в садках-накопителях лососевых рыбоводных заводов на реках Фирсовка (юго-восток Сахалина, зал. Терпения) и Рейдовая (о-в Итуруп, Курильские острова), а также в октябре 2019 г. в садках для выдерживания производителей на р. Пойма (юго-запад Приморья, Японское море). От всех особей отдельно взяты пробы мышечной ткани, печени и гонад. Определяемые элементы чётко разделились по величинам концентраций на две группы в зависимости от места сбора проб: Cd и Pb преобладали в органах и тканях кеты из Сахалино-Курильского региона Охотского моря, а Fe, Zn, Cu и Ni — в япономорских рыбах. Причиной контрастного распределения тяжёлых металлов в органах и тканях рыб являются, очевидно, геохимические условия среды, формируемые в акваториях нагула и миграционных путей лососей. Если в практически замкнутом Японском море, слабо связанном с Тихим океаном малочисленными мелководными проливами, водная среда находится под сильным воздействием антропогенных, техногенных и терригенных факторов (хозяйственно-бытовых и промышленных стоков, поверхностных смывов с прибрежных территорий, сжигания судами углеводородного топлива), то в Сахалино-Курильском бассейне она испытывает влияние природных явлений — надводного и подводного вулканизма и поствулканизма Курильских островов, а также апвеллингов, выносящих из глубин Курило-Камчатской впадины в поверхностный слой практически весь набор химических элементов периодической системы Д. И. Менделеева. При этом Pb, обладающий высокой способностью к сорбции, задерживается на любых взвешенных частицах (как живых, так и неживых) и поступает в организмы рыб с пищей. Распределение микроэлементов по органам и тканям кеты существенно различается: в мышечной ткани зарегистрированы наименьшие концентрации металлов независимо от места вылова, а печень характеризуется повышенными уровнями всех, кроме Ni, металлов, причём в печени япономорских рыб определены самые высокие концентрации Fe, Zn

и Cu. Для распределения металлов в гонадах рыб характерна своя специфика, особенно ярко проявившаяся в приморских лососях. Так, в гонадах самок преобладали как Fe, так и Zn, но особенно Cu: концентрация меди в гонадах самок кеты из р. Пойма была такой же, как в печени. Гонады самок япономорской кеты имели наибольшие концентрации Ni, хотя гонады самцов тоже отличались высоким, пусть и очень изменчивым, содержанием этого элемента. Что касается Pb и Cd, наиболее токсичных и контролируемых санитарными службами элементов (их количество по техническим причинам нам удалось определить только в охотоморских рыбах), то в их распределении по органам и тканям отмечена хорошо известная картина: максимальная концентрация выявлена в печени рыб. При этом содержание Pb превосходило санитарную норму лишь в отдельных особях, пришедших на нерест в р. Фирсовка на юго-востоке Сахалина; по Cd превышение ПДК в печени всех сахалинских рыб составляло 2,5–4,0 раза, а для всех курильских рыб — 2,1–5,0 раз.

Ключевые слова: тихоокеанские лососи, кета, Сахалино-Курильский регион, Охотское море, Приморский край, Японское море, микроэлементы

Кета — один из шести видов тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus*. Она распространена по обоим побережьям Тихого океана и является одним из массовых видов лососей. В данной работе изучены половозрелые особи кеты, пришедшие на нерест и выловленные в реках Юго-Восточного Сахалина и о-ва Итуруп, а также юга Приморья. В мягких органах и тканях кеты исследовано содержание шести химических элементов: железа, цинка, меди, никеля, свинца и кадмия.

Среди изучаемых микроэлементов три — Cu, Zn и Fe — являются эссенциальными (необходимыми), или истинными биоэлементами, три — Ni, Cd и Pb — неэссенциальными, но почти постоянно присутствующими в органах и тканях организмов. Кроме биологической значимости, эти элементы различаются геоэкологическими характеристиками. Медь и цинк, если они не поступают в окружающую среду из медно-цинковых производств или мест применения этих металлов, их сплавов и соединений в технике (добыча руд, их обогащение и выплавка, гальванические цеха, работа с антикоррозионными покрытиями и др.), являются трассерами антропогенного воздействия на среду и присутствуют во всех хозяйственно-бытовых стоках; загрязнение среды никелем происходит в основном при сжигании углеводородного топлива, древесины и отходов, а также при производстве и использовании Ni (Khristoforova et al., 2018b ; Kobzar & Khristoforova, 2015).

Поступление железа в окружающую среду обусловлено широким применением разнообразных надводных и подводных стальных конструкций, их ржавлением, речным, терригенным и поверхностным стоком, взмучиванием рыхлых донных отложений в прибрежных водах, а также разложением всех отмерших гидробионтов, обязательным компонентом (практически макроэлементом) которых является Fe (Христофорова, 1989).

Свинец и кадмий, открывавшие в 1960–1970-е гг. вместе с ртутью все чёрные списки тяжёлых металлов в организмах из-за своего токсичного действия, принято считать трассерами техногенного воздействия на окружающую среду (Христофорова, 1989).

Кета *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) — наиболее востребованный и многочисленный на продовольственных рынках России и зарубежных стран вид тихоокеанских лососей. Благодаря своим высоким товарным качествам и отчётливо выраженному хомингу, кета в настоящее время составляет подавляющую часть всех искусственно воспроизводимых лососей не только по азиатскому, но и по американскому побережью Северной Пацифики. В России, в частности на Сахалине, высокие уловы кеты обусловлены в большой степени работой лососевых рыбодонных заводов (далее — ЛРЗ). Искусственным воспроизводством кеты в России занимаются в Приморском, Хабаровском и Камчатском краях, в Магаданской и Сахалинской областях.

Сахалинская область обладает исключительными экологическими условиями для широкомасштабного развития аквакультуры. Искусственным воспроизводством тихоокеанских лососей в 2019–2020 гг. на Сахалине и Курилах занимались свыше 60 рыбоводных заводов различной формы собственности. Благодаря своей стабильной и планомерной работе, ЛРЗ из года в год выпускают более 800 млн шт. молоди лососей, обеспечивая устойчивое развитие рыбной промышленности региона. В 2019 г. здесь было выпущено свыше 1 млрд шт. молоди, в том числе 263,2 млн шт. молоди горбуши и 863,6 млн шт. молоди кеты ([Официальная информация о рыбоводных предприятиях, 2020b](#)).

Основными видами тихоокеанских лососей, воспроизводимых в Сахалинской области, являются осенняя кета и горбуша. Большая часть кеты Сахалино-Курильского бассейна — искусственного происхождения. Благодаря работе рыбоводных заводов, только в прибрежье о-ва Итуруп заходит ежегодно свыше 20 тыс. т этого лосося, тогда как возвраты дикой рыбы до начала реализации программы рыбоводства на Курилах составляли в лучшем случае 500–700 т ([Официальная информация о рыбоводных предприятиях, 2020b](#)).

Масштабная работа ЛРЗ, а также естественное воспроизводство ежегодно обеспечивают стабильные подходы лососей к рекам Сахалина и Курильских островов. В 2018 г. в Сахалино-Курильском регионе, по официальным данным Правительства Сахалинской области, было добыто промыслом 126 тыс. т тихоокеанских лососей, из них 85 тыс. т горбуши и более 40 тыс. т кеты. В менее урожайном 2019 г. количество выловленных лососей в сахалино-курильских водах составило 75,5 тыс. т, из них более 28 тыс. т горбуши и 45,5 тыс. т кеты.

Приморская кета имеет южное распространение в пределах ареала вида. Сам факт захода рыб, хоть и небольшого их количества, в здешние реки свидетельствует о прохождении кеты через южную часть Японского моря ([Горяинов и др., 2007](#) ; [Шунтов и др., 2004](#)).

На территории Приморского края в настоящее время действуют несколько рыбоводных заводов различных форм собственности по разведению тихоокеанских лососей. Среди них два государственных предприятия — Рязановский экспериментально-производственный рыбоводный завод (ЭПРЗ) и Барабашевский ЛРЗ. Оба предприятия располагаются в Хасанском районе, функционируют с середины 1980-х гг. и в настоящее время являются структурными подразделениями ФГБУ «Главрыбвод». Основной объект разведения для заводов — осенняя кета. Их базовые водотоки — реки Рязановка и Барабашевка. Основное количество икры для закладки получают на р. Рязановка. Сбор икры проводят также на р. Пойма, которая впадает в бухту Баклан залива Петра Великого Японского моря, расположенную в Хасанском районе вблизи пос. Славянка.

Заводские стада кеты в Хасанском районе имеют смешанное происхождение, поскольку в разные годы работы на приморские ЛРЗ оплодотворённую икру доставляли не только из Приморского края (Ольгинский район), но и с юго-запада Сахалина.

В течение последних 20 лет в районе работы заводов наблюдаются стабильные подходы кеты, ежегодные выпуски составляют 25–30 млн шт. молоди. В путину 2019 г. на ЛРЗ Приморского края было собрано и заложено на инкубацию более 39 млн икринок кеты ([Официальная информация о рыбоводных предприятиях, 2020a](#)). По данным В. Г. Марковцева (2006), в Приморском крае в зоне действия этих двух рыбоводных заводов именно их работой обеспечен вылов лососей.

Цель исследования — сравнить содержание микроэлементов в пришедшей на нерест в реки Сахалино-Курильского региона и Приморского края кете, которая была отобрана в садках трёх лососевых рыбоводных заводов (на о-ве Итуруп, на Сахалине и на юго-западе Приморья).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для исследования получен в период накопления производителей и закладки икры на инкубацию в пунктах сбора икры — на базовых водотоках сахалинских рыбодоводных заводов: на р. Фирсовка (ЛРЗ «Фирсовка», залив Терпения, юго-восток Сахалина) и р. Рейдовая (ЛРЗ «Рейдовый», о-в Итуруп, Большая Курильская гряда) в октябре 2018 г., а также на р. Пойма Хасанского района Приморского края (базовый водоток Рязановского ЭПРЗ) в октябре 2019 г. (рис. 1).



Рис. 1. Места сбора проб кеты

Fig. 1. Chum salmon sampling areas

Всего для исследования на каждом ЛРЗ отобраны (безвыборочно) из садков для выдерживания производителей по пять самцов и по пять самок кеты. От всех особей отдельно взяты пробы мышечной ткани, печени и гонад.

Время, которое необходимо производителям кеты для достижения половой зрелости, напрямую зависит от эффективности нагула в морской период жизни, особенно на раннем его этапе, и может составлять для этого вида от 2 до 5 лет. По официальным сведениям Сахалинского филиала ВНИРО, кета из р. Рейдовая в большинстве случаев (54,5 % всех вернувшихся рыб) возвращается на нерест в возрасте 3+; по нашим данным, 80 % исследованных нами производителей приморской кеты представлены особями в возрасте 5+, то есть места нагула япономорской кеты являются, по-видимому, менее кормными (по информации Приморского филиала ФГБУ «Главрыбвод», 53 % половозрелых особей возвращаются в возрасте 4+, а 44 % — в возрасте 3+). Возраст кеты из р. Фирсовка определён нами как 3+.

Все производители находились на 4–5-й стадии зрелости половых продуктов. Длины тела АС и АД, а также средняя масса тела рыб представлены в табл. 1.

Как видно, наибольшей массой отличались рыбы из р. Пойма, наименьшей — особи из р. Фирсовка. В то же время средние по массе лососи из р. Рейдовая были самыми длинными («прогонистыми»), особенно самцы.

Все элементы определяли из кислотных минерализатов проб согласно ГОСТ 26929-94 (2010) на атомно-абсорбционном спектрофотометре Shimadzu AA-6800 (Cd и Pb — в графитовой печи, остальные — в пламени) в ЦКП «Центр ландшафтной диагностики и ГИС-технологий» ТИГ ДВО РАН. Минерализаты проб получены при разложении навесок органов и тканей рыб концентрированной HNO_3 марки ОСЧ путём СВЧ-минерализации в комплексе MARS 6.

Таблица 1. Морфометрические показатели производителей кеты из рек Фирсовка, Рейдовая и Пойма (2018–2019)**Table 1.** Morphometric characteristics of *Oncorhynchus keta* from the Firsovka, Reidovaya, and Poima rivers (2018–2019)

Дата сбора	Место сбора, пол рыб	Средняя масса тела рыб, г (min–max)	Средняя длина рыб, см (min–max)	
			АС	АД
Октябрь 2018 г.	р. Рейдовая, ♀	2423 (2232–2774)	67,0 (65–69)	63,0 (61–65)
	р. Рейдовая, ♂	3115 (4834–2154)	71,0 (66–82)	67,0 (62–78)
Октябрь 2018 г.	р. Фирсовка, ♀	2096 (1626–2402)	56,6 (53–59)	53,4 (50–56)
	р. Фирсовка, ♂	3008 (2086–3008)	60,8 (53–60)	56,8 (53–60)
Октябрь 2019 г.	р. Пойма, ♀	3220 (2350–4250)	66,6 (60–71)	61,6 (55–66)
	р. Пойма, ♂	3330 (3000–3800)	68,6 (67–70)	64,6 (63–67)

Примечание: АС — длина по Смитту (до средних лучей хвостового плавника); АД — длина до конца чешуйного покрова.

Note: AC denotes length according to Smith (up to middle rays of caudal fin); AD, length up to end of scale cover.

Точность определения элементов, а также возможное загрязнение образцов в процессе анализа контролировали путём сравнения с калибровочными растворами, в том числе с «холостым» (нулевым) раствором (концентрированная HNO_3 , 10 мл после нагрева в СВЧ-минерализаторе, выпаренная и разбавленная в том же соотношении 0,1 М раствором).

Точность и прецизионность использованного метода подтверждали регулярно анализом стандартного референтного материала SRM 1566a (NIST, ткани устрицы) на каждый определяемый в пробах элемент (табл. 2). Среднее значение, стандартное отклонение и достоверность сравниваемых различий (с использованием U -критерия Манна — Уитни) рассчитывали в программе SPSS Statistics 21 для macOS. Пределы обнаружения рассчитывали как $3 \times SD$ (standard deviation, стандартное отклонение) 10 проб исследуемых рыб, смешанных с известным минимальным количеством искомых элементов. Для аналитов, которые не удавалось определить в смешанных пробах, пределы обнаружения находили как количество вещества в образце в соответствии с минимальной концентрацией калибровочного стандарта. Минимальное количество калибровочного стандарта определяли по ГОСТ 30178-96 (2010).

Определяли валовые концентрации (среднее значение \pm стандартное отклонение) металлов Fe, Zn, Cu, Ni, Cd и Pb в $\text{мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ сырой массы.

Таблица 2. Сравнение результатов определения металлов ($\text{мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ сухой массы) в сертифицированном референтном материале [SRM 1566a (ткани устрицы)] и паспортных данных; предел обнаружения**Table 2.** Comparison of the results of trace metal determination ($\text{μg} \cdot \text{g}^{-1}$ dry weight) in certified material [SRM 1566a (oyster tissue)] with passport data; detection limit

	Fe	Zn	Cu	Pb	Ni	Cd
Паспорт	539 ± 15	830 ± 57	$66,30 \pm 4,3$	$0,371 \pm 0,014$	$2,25 \pm 0,44$	$4,15 \pm 0,38$
Контрольное определение	554 ± 16	821 ± 51	$61,09 \pm 3,2$	$0,358 \pm 0,012$	$2,52 \pm 0,48$	$4,19 \pm 0,37$
Предел обнаружения	0,2	0,01	0,02	0,01	0,05	0,01

Как видно, результаты контрольного определения элементов в сертифицированном образце сопоставимы с паспортными данными референтного материала.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Содержание микроэлементов в органах и тканях кеты, вернувшейся на нерест в реки Юго-Восточного Сахалина, о-ва Итуруп и юга Приморья, существенно различается (табл. 3).

Таблица 3. Содержание микроэлементов в органах и тканях *Oncorhynchus keta* из рек Фирсовка, Рейдовая и Пойма ($\mu\text{г}\cdot\text{г}^{-1}$ сырой массы)

Table 3. Trace elements content in *Oncorhynchus keta* organs and tissues from the Firsovka, Reidovaya, and Poima rivers ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ wet weight)

Органы и ткани	Fe	Zn	Cu	Pb	Ni	Cd
О-в Сахалин, р. Фирсовка (октябрь 2018 г.)						
Мышцы	7,6 ± 2,5	1,66 ± 0,23	0,52 ± 0,15	0,40 ± 0,15	0,29 ± 0,10	0,06 ± 0,02
Печень	60,2 ± 34,6	3,48 ± 1,24	0,54 ± 0,22	1,18 ± 0,36	0,23 ± 0,10	0,66 ± 0,15
Гонады самцов	13,0 ± 6,2	1,74 ± 0,23	0,39 ± 0,12	0,48 ± 0,17	0,19 ± 0,05	0,12 ± 0,03
Гонады самок (икра)	15,6 ± 2,4	1,92 ± 0,09	0,33 ± 0,05	0,45 ± 0,14	0,26 ± 0,04	0,04 ± 0,01
О-в Итуруп, р. Рейдовая (октябрь 2018 г.)						
Мышцы	11,4 ± 3,9	1,74 ± 0,29	0,49 ± 0,12	0,45 ± 0,07	0,26 ± 0,11	0,05 ± 0,02
Печень	48,1 ± 19,1	3,35 ± 1,22	0,55 ± 0,315	0,87 ± 0,19	0,31 ± 0,07	0,72 ± 0,3
Гонады самцов	10,4 ± 4,0	2,18 ± 0,23	0,38 ± 0,14	0,64 ± 0,09	0,23 ± 0,05	0,09 ± 0,03
Гонады самок (икра)	16,2 ± 4,3	2,60 ± 0,41	0,46 ± 0,01	0,57 ± 0,05	0,20 ± 0,06	0,07 ± 0,00
Южное Приморье, р. Пойма (октябрь 2019 г.)						
Мышцы	10,5 ± 3,0	5,20 ± 0,65	0,76 ± 0,28	Не опр.	0,48 ± 0,14	Не опр.
Печень	121,9 ± 95,2	33,463 ± 14,83	5,49 ± 3,36	Не опр.	0,51 ± 0,21	Не опр.
Гонады самцов	20,0 ± 10,2	7,17 ± 1,18	0,76 ± 0,28	Не опр.	0,97 ± 0,93	Не опр.
Гонады самок (икра)	23,4 ± 5,5	20,67 ± 0,82	5,68 ± 0,40	Не опр.	0,75 ± 0,38	Не опр.

Примечание. Не опр. — не определяли; курсивом выделены повышенные величины концентраций для каждого из элементов, полужирным шрифтом — их наибольшие значения. ПДК ($\mu\text{г}\cdot\text{г}^{-1}$ сырой массы) для морепродуктов: Pb — 1,0; Cd — 0,2 (СанПиН 2.3.2.1078-01, 2002).

Note. Не опр. denotes "were not detected"; in italic, increased concentrations for each of trace element are highlighted; in bold, their highest values. According to sanitary rules and regulations, threshold limit values ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ wet weight) for seafood are as follows: Pb, 1.0; Cd, 0.2 (SanPiN 2.3.2.1078-01, 2002).

Как видно, по уровню содержания элементы ранжируются следующим образом: Fe открывает последовательность, Zn следует за ним, Cu и Pb делят 3-е и 4-е места, Ni заметно отстаёт от них, Cd замыкает ряд.

Япономорская кета отличается более высокими концентрациями всех определяемых элементов ($p = 0,012 \dots 0,048$). Особенно обращает на себя внимание уровень содержания Fe в печени рыб из р. Пойма: оно в 2 раза выше, чем в кете из р. Фирсовка и почти в 3 раза выше, чем в рыбе из р. Рейдовая. В то же время в мышцах кеты из любой реки отмечены примерно равные или близкие значения концентраций. Явным преобладанием в приморской кете характеризуется Zn, причём величинами его концентраций заметно выделяются не только печень ($p = 0,03$), но и гонады самок (икра) ($p = 0,032$). Концентрации Cu как в печени, так и в икре самок япономорской кеты, довольно близкие по значению, были на порядок величин выше, чем таковые в курильских ($p = 0,02$) и сахалинских рыбах ($p = 0,029$). Концентрации Ni во всех органах и тканях япономорской кеты были также выше ($p = 0,018 \dots 0,045$), чем в сахалинской и курильской рыбе; при этом, однако, и гонады самцов, и гонады самок отличались как большими содержаниями, так и большой изменчивостью их величин.

Если Ni был почти равномерно распределён между органами и тканями охотоморских рыб, то Cd в них заметно (на порядок величин и более) превалировал в печени. Приморские лососи характеризовались не только бóльшим количеством Ni в целом, но и иным его распределением. Так, если различие концентраций Ni в япономорской кете в мышцах и печени достигало 2 раз ($p = 0,019$), то в гонадах как самок, так и самцов оно было в 3–4 раза выше ($p = 0,012$), чем в мышцах, причём наибольшая концентрация Ni отмечена в гонадах самцов (содержание Ni в гонадах самцов было в 1,3 раза выше, чем в гонадах самок, хотя отличалось очень высокой изменчивостью).

ОБСУЖДЕНИЕ

Повышенные концентрации Fe в гонадах самцов и самок япономорской кеты и самое высокое содержание железа в печени этих рыб, несомненно, свидетельствуют о большей терригенной нагрузке на акваторию практически замкнутого Японского моря и на его обитателей, а также о детоксикации избытка элемента печенью.

С терригенным стоком и поверхностным смывом в прибрежные воды Японского моря поступают не только Fe, но и другие микроэлементы (Христофорова и Чернова, 2005). Наличие Zn (второго по величине концентраций элемента в органах и тканях рыб) говорит о гораздо большем антропогенном прессе на акваторию Японского моря, чем Охотского. Вторым элементом, свидетельствующим об антропогенной нагрузке на среду и организмы, является Cu. Концентрации меди ни в печени, ни в гонадах самок и самцов охотоморских лососей заметно не отличались от содержания элемента в мышцах этих рыб. Однако в кете, пришедшей на нерест в р. Пойма, количество Cu в печени резко контрастировало с величиной меди в мышцах, что указывает, очевидно, на детоксикацию её избытка печенью. Обращает на себя внимание и сильное различие концентраций меди в гонадах самок и самцов у япономорской кеты, чего не зарегистрировано у охотоморских рыб. Поскольку Cu как микроэлемент является биофилом и биоцидом одновременно, гораздо более высокое содержание меди в гонадах самок свидетельствует, по-видимому, о более жёстком физиологическом контроле за содержанием элемента в тканях женских особей и о выводе его избытка из организма как с половыми продуктами, так и в результате детоксикации печенью. По крайней мере, детально изучая поведение металлов в организмах промысловых моллюсков залива Петра Великого (Христофорова и др., 1994) и обращая внимание на видовые особенности, сезонную изменчивость в распределении по органам и тканям и возрастные различия в содержании микроэлементов, мы неоднократно наблюдали половые различия в концентрировании таких токсичных металлов, как Cu, Pb и Cd, констатировали способность моллюсков ограничивать бионакопление меди и отмечали, как и другие авторы, что данная способность выше у самок в условиях повышенного содержания Cu в среде. Избыток Zn (настоящего биофила, в отличие от Cu) также выводится из организма, причём теми же путями, если судить по резкому преобладанию цинка в печени и в гонадах самок.

Преобладание Ni в печени рыб не зарегистрировано ни в курильских, ни в сахалинских, ни даже в приморских особях. В то же время заметно явное превышение его концентраций в гонадах япономорских рыб, особенно бесспорное для самок, что обусловлено, вероятно, процессом выделения половых продуктов в окружающую среду (Христофорова и др., 1994).

Таким образом, как можно видеть на ярком примере япономорских рыб, лишь небольшое количество поступающего в организм микроэлемента ассимилируется и перераспределяется в его органах и тканях; бóльшая же часть передаётся в систему выведения, что мы, как и другие авторы, наблюдали ранее на примере двустворчатых моллюсков (Христофорова и др., 1994).

Известно, что в пределах одного и того же вида особи бóльших возрастов или более крупные, весящие намного больше, чем особи меньших возрастов, имеют более высокие концентрации микроэлементов (Kelly et al., 2008 ; Khristoforova et al., 2019b). Возможно, бóльший

возраст (5+) и, следовательно, более продолжительный нагул, а также бóльшая масса японморской кеты, чем сахалинской и итурупской, обусловили и более высокие концентрации в ней микроэлементов.

После выпуска молодь с ЛРЗ юго-восточной части Сахалина и о-ва Итуруп Курильской гряды попадает в побережье юго-западной части Охотского моря; молодь кеты с Приморских ЛРЗ скатывается в залив Петра Великого Японского моря.

Ещё сравнительно недавно было принято считать, что Японское море не является местом нагула и зимовок кеты. Однако не вся молодь кеты бассейна Японского моря в первый год жизни уходит в Охотское море и Тихий океан (Шунтов и Темных, 2011; Salo, 1991). А. Смирнов (1975) указывал, что приморская кета и часть амурской, сахалинской и хоккайдской кеты зимуют и нагуливаются в Японском море, к востоку и юго-востоку от Корейского п-ова. В конце 1990-х гг. было доказано, что некоторое количество кеты действительно зимует в Японском море (Семенченко и др., 1997); по другим представлениям, все сеголетки приморской кеты остаются зимовать в Японском море и только на следующий год частично покидают его (Горяинов и др., 2006).

Роль Японского моря как места нагула кеты, особенно в первый — морской — год её жизни, малоизвестна. В отличие от горбуши и симы, кету не ловили в зимний и зимне-весенний периоды в пределах российской экономической зоны в Японском море (Атлас распространения, 2002; Шунтов и др., 2004). Не упоминается она и в работах о дрифтерных лососевых рейсах в центральную и южную часть Японского моря. Фактических данных о конкретных участках и условиях зимовки кеты в Японском море нет. Однако существуют убеждения, что некоторое количество кеты, обитая бок о бок с горбушей, зимует в Японском море (Горяинов и др., 2007). Об этом свидетельствует их совместная встречаемость в уловах в местах зимовки и на путях анадромных миграций, что подтверждается многолетними исследованиями. Скопления горбуши, а следовательно, и кеты, зимой в Японском море распространены от Корейского залива до п-ова Ното, в двух районах зимовки. Первый из них располагается в широтном направлении от Корейского залива до о-ва Хонсю, второй — севернее, вдоль берегов о-ва Хоккайдо. Второй район зимовки характеризуется более низкими температурами и по условиям зимовки сходен с океанским. И. Б. Бирман (1986) полагал, рассматривая миграции приморской горбуши в Японском море в зимний период, что в течение зимы горбуша, «пришедшая с севера в воды Кореи, совершает миграции на восток в район п-ова Ното», где соединяются южная и северная ветви Цусимского течения. Течения, несомненно, приносят корм. В апреле рыба мигрирует обратно на запад и, достигнув Корейского залива, поднимается на север вдоль берегов Приморья, что, как можно думать, связано с прогревом вод и с возрастанием количества планктона.

Во время северных летних миграций лососей кета встречается в небольших количествах в открытых водах Приморья. Это установлено в большой серии летних траловых съёмок ТИНРО (Атлас распространения, 2002; Шунтов и др., 2004), а также в дрифтерных рейсах в мае и июне 1990-х — начала 2000-х гг. (Дударев и др., 2004; Семенченко и др., 1997). Эти факты дают основание полагать, что небольшая часть кеты в возрасте 3+ и 4+ вообще не уходит на нагул в океан (Шунтов и Темных, 2011). Миграции кеты всех возрастов, размножающейся в западной части Японского моря, в том числе на Корейском полуострове, практически не прослежены (Шунтов и Темных, 2008).

Основными же районами нагула кеты в азиатских водах являются западная часть Берингова моря, Охотское море, а также прикамчатские и прикурильские воды северо-западной части Тихого океана (Шунтов и Темных, 2011). Сахалинская и курильская молодь горбуши и кеты, вместе с другими стадами молоди, в начале зимы широким фронтом следует на нагул через северные Курильские проливы в открытые районы Тихого океана, расположенные между 40° и 45° с. ш. Впервые в жизни лососи пересекают геохимически импактную и в то же время высококормную

зону — Курильскую гряду и Курило-Камчатскую впадину. Второй раз горбуша пересекает импактную зону в следующем году, в процессе анадромной миграции, следуя в обратном направлении, к местам нереста (Khristoforova et al., 2019b). Что же касается кеты, то, по данным Шунтова и Темных (2011), за время своего морского периода жизни (как правило, 3–4 года) она может несколько раз проходить вдоль Курил, при этом концентрация микроэлементов в её тканях повышается. Обладая свойственным всем тихоокеанским лососям мощным потенциалом роста, за месяцы пребывания в море кета значительно прибавляет в длине и массе тела.

Совершая пространные миграции, после зимовки кета поднимается к Командоро-Алеутскому жёлобу, входит в глубоководную западную часть Берингова моря и после нагула в этой зоне спускается вдоль Камчатки, постепенно двигаясь к полярному фронту на зимовку. Совершив не менее трёх циклов переходов в Берингово море и обратно, она, наконец, спускается по кормному маршруту вдоль Камчатки, Курильских островов и Курило-Камчатского жёлоба и через южные Курильские проливы устремляется к рекам азиатского побережья материка, Сахалина и Курил (Шунтов и Темных, 2008, 2011).

На пути на нагул и обратно, к родным рекам, у приморской кеты лежит Японское море. Через него она проходит дважды в своей жизни, следуя миграционными путями к местам нагула и обратно — на нерест в реки Приморья. Залив Петра Великого Японского моря и входящие в него заливы второго порядка, в том числе Амурский и Посъета, куда скатываются мальки кеты в первую очередь, характеризуются значительным антропогенным и терригенным воздействием на среду и биоту (Христофорова и др., 1994 ; Kobzar & Khristoforova, 2015). Таким образом, различные условия нагула и пути миграций кеты, имеющей «приморское» и «сахалинское» или «курильское» происхождение, отражаются на микроэлементном составе её органов и тканей. Оценивая содержание тяжёлых металлов в горбуше и сима в своих предыдущих работах (Христофорова и др., 2019а, 2018а ; Khristoforova et al., 2015, 2019b), мы также отмечали, что горбуша из Охотского и Японского морей имела существенные различия в концентрации микроэлементов в органах и тканях: япономорская характеризовалась преобладанием Zn, а сахалино-курильская, выходящая на нагул в Тихий океан и дважды проходившая через геохимически импактную и в то же время высококормную зону (Курильские острова и Курило-Камчатский жёлоб), — преобладанием Pb и Cd.

Выводы:

1. Курильская и восточно-сахалинская кета, выходящая на зимовку в океан и нагуливающаяся вдоль высококормной зоны, каковой являются прикурильские воды, аккумулирует в своих органах и тканях повышенные количества свинца и кадмия, что обусловлено, с одной стороны, выносом на поверхность питательных веществ, поставляемых вулканизмом и апвеллингами, который вызывает бурное развитие планктона, а с другой — геохимической импактностью региона, связанной, в частности, с высокой сорбируемостью этих элементов на питательных частицах взвеси.
2. Зимовка и нагул кеты в закрытом Японском море, которое слабо связано с океаном и подвержено терригенному, антропогенному и техногенному воздействию, сопровождаются накоплением в органах и тканях рыб железа, цинка, меди и никеля; данные элементы являются трассерами этих воздействий, индицирующими интенсивное судоходство, поступление хозяйственно-бытовых и промышленных стоков и практически полное окружение суши.
3. Преимущественное накопление металлов в печени, характерное для рыб исследованных районов (кроме никеля, который практически равномерно распределён между органами и тканями курильских и сахалинских рыб), а также возрастание концентраций элементов в гонадах самок, особенно заметное у япономорской кеты, где явно преобладает и никель, свидетельствуют о регуляторных возможностях организмов лососей и о поступлении (перераспределении) избытка элементов в систему выведения.

Благодарность. Авторы выражают глубокую благодарность за помощь в сборе материала приморским и сахалинским рыболовам А. А. Тюлебаеву, И. Н. Логашенко, К. В. Исаеву, В. А. Риховскому, А. В. Алексееву, Т. Л. Соболевой, А. В. Маниной (Приморский филиал ФГБУ «Главрыбвод»); А. А. Захарченко (Рейдовый ЛРЗ); В. В. Валееву (ЛРЗ «Фирсовка»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. *Атлас распространения в море различных стад тихоокеанских лососей в период весенне-летнего нагула и преднерестовых миграций* / под ред. О. Ф. Гриценко. Москва : ВНИРО, 2002. 190 с. [*Atlas rasprostraneniya v more razlichnykh stad tikhoookeanskikh lososei v period vesenne-letnego nagula i prednerestovykh migratsii* / O. F. Gritsenko (Ed.). Moscow : VNIRO, 2002, 190 p. (in Russ.)]
2. Бирман И. Б. *Морской период жизни и вопросы динамики стад тихоокеанских лососей*. Москва : Агропромиздат, 1986. 208 с. [Birman I. B. *Morskoi period zhizni i voprosy dinamiki stad tikhoookeanskikh lososei*. Moscow : Agropromizdat, 1986, 208 p. (in Russ.)]
3. Горяинов А. А., Шатилина Т. А., Цициашвили Г. Ш., Радченкова Т. В., Лысенко А. В. Климатические причины снижения запасов амурских лососей в 20-м столетии // *ДВ Экспресс информация / Дальрыбтехника*. Владивосток, 2006. № 6. С. 1–17. [Goryainov A. A., Shatilina T. A., Tsitsiashvili G. Sh., Radchenkova T. V., Lysenko A. V. Klimaticheskie prichiny snizheniya zapasov amurskikh lososei v 20-m stoletii. In: *DV Ekspress informatsiya / Dal'rybtekhnika*. Vladivostok, 2006, no. 6, pp. 1–17. (in Russ.)]
4. Горяинов А. А., Шатилина Т. А., Лысенко А. В., Заволокина Е. А. *Приморская кета (рыбохозяйственный очерк)* : монография. Владивосток : ТИПРО-Центр, 2007. 197 с. [Goryainov A. A., Shatilina T. A., Lysenko A. V., Zavolokina E. A. *Primorskaya keta (rybokhozyaistvennyi ocherk)* : monografiya. Vladivostok : TINRO-Tsentr, 2007, 197 p. (in Russ.)]
5. ГОСТ 26929-94. *Сырьё и продукты пищевые. Подготовка проб. Минерализация для определения токсичных элементов* : межгосударственный стандарт : утверждён и введён в действие Постановлением Комитета Российской Федерации по стандартизации, метрологии и сертификации от 21.02.1995 № 78 : взамен ГОСТ 26929-86 : дата введения 01.01.1996 / разработан Всероссийским научно-исследовательским институтом консервной и овощесушильной промышленности (ВНИИКОП) и др. Москва : Стандартиформ, 2010. 12 с. [GOST 26929-94. *Raw Material and Food-stuffs. Preparation of Samples. Decomposition of Organic Matters for Analysis of Toxic Elements* : mezhgosudarstvennyi standart : utverzhden i vveden v deistvie Postanovleniem Komiteta Rossiiskoi Federatsii po standartizatsii, metrologii i sertifikatsii ot 21.02.1995 No. 78 : vzamen GOST 26929-86 : data vvedeniya 01.01.1996 / razrabotan Vserossiiskim nauchno-issledovatel'skim institutom konservnoi i ovoshchesushil'noi promyshlennosti (VNIKOP). Moscow : Standartinform, 2010, 12 p. (in Russ.)]
6. ГОСТ 30178-96. *Сырьё и продукты пищевые. Атомно-абсорбционный метод определения токсичных элементов* : межгосударственный стандарт : утверждён и введён в действие Постановлением Государственного комитета Российской Федерации по стандартизации, метрологии и сертификации от 26.03.1997 № 112 : введён впервые : дата введения 01.01.1998 / разработан Институтом питания Российской академии медицинских наук. Москва : Стандартиформ, 2010. 10 с. [GOST 30178-96. *Raw Material and Food-stuffs. Atomic Absorption Method for Determination of Toxic Elements* : mezhgosudarstvennyi standart : utverzhden i vveden v deistvie Postanovleniem Komiteta Rossiiskoi Federatsii po standartizatsii, metrologii i sertifikatsii ot 26.03.1997 no. 112 : vveden vperve : data vvedeniya 01.01.1998 / razrabotan Institutom pitaniya Rossiiskoi akademii meditsinskikh nauk. Moscow : Standartinform, 2010, 10 p. (in Russ.)]

7. Дударев В. А., Байталюк А. А., Мокрин Н. М., Шелехов В. А. Современное состояние сырьевой базы рыболовства в северо-западной части Японского моря // *Вопросы рыболовства*. 2004. Т. 5, № 3 (19). С. 405–417. [Dudarev V. A., Baitalyuk A. A., Mokrin N. M., Shelekhov V. A. Sovremennoe sostoyanie syr'evoi bazy rybolovstva v severo-zapadnoi chasti Yaponskogo morya. *Voprosy rybolovstva*, 2004, vol. 5, no. 3 (19), pp. 405–417. (in Russ.)]
8. Марковцев В. Г. Состояние рыбного хозяйства стран АТР и перспективы международного рыбохозяйственного научно-технического сотрудничества // *Известия ТИНРО*. 2006. Т. 144. С. 365–397. [Markovtsev V. G. State of fish industry in countries of Asia-Pacific Region and perspectives of international fishery research cooperation. *Izvestiya TINRO*, 2006, vol. 144, pp. 365–397. (in Russ.)]
9. *Официальная информация о рыбодонных предприятиях Приморского края по состоянию на 01.02.2020*. Владивосток : Приморский филиал ФГБУ «Главрыбвод», 2020а. 2 с. [Ofitsial'naya informatsiya o rybovodnykh predpriyatiyakh Primorskogo kraya po sostoyaniyu na 01.02.2020. Vladivostok : Primorskii filial FGBU "Glavrybvod", 2020a, 2 p. (in Russ.)]
10. *Официальная информация о рыбодонных предприятиях Сахалинской области по состоянию на 01.02.2020*. Южно-Сахалинск : СКТУ ФАР, 2020б. 15 с. [Ofitsial'naya informatsiya o rybovodnykh predpriyatiyakh Sakhalinskoj oblasti po sostoyaniyu na 01.02.2020. Yuzhno-Sakhalinsk : SKTU FAR, 2020b, 15 p. (in Russ.)]
11. СанПиН 2.3.2.1078-01. *Гигиенические требования безопасности и пищевой ценности пищевых продуктов*. Москва : Госкомсанэпиднадзор РФ, 2002. 156 с. [SanPiN 2.3.2.1078-01. *Gigienicheskie trebovaniya bezopasnosti i pishchevoi tsennosti pishchevykh produktov*. Moscow : Goskom-sanepidnadzor RF, 2002, 156 p. (in Russ.)]
12. Семенченко А. Ю., Крупянко Н. И., Золотухин С. Ф. Лососи рода *Oncorhynchus* в российской экономической зоне Японского моря. Биология // *Вопросы ихтиологии*. 1997. Т. 37, № 4. С. 482–489. [Semenchenko A. Yu., Krupyanko N. I., Zolotukhin S. F. Lososi roda *Oncorhynchus* v rossiiskoi ekonomicheskoi zone Yaponskogo morya. *Biologiya. Voprosy ikhtologii*, 1997, vol. 37, no. 4, pp. 482–489. (in Russ.)]
13. Смирнов А. И. *Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей*. Москва : Изд-во ВНИРО, 1975. 337 с. [Smirnov A. I. *Biologiya, razmnozhenie i razvitie tikhookeanskikh lososei*. Moscow : Izd-vo VNIRO, 1975, 337 p. (in Russ.)]
14. Христофорова Н. К. *Биоиндикация и мониторинг загрязнения морских вод тяжёлыми металлами*. Ленинград : Наука, 1989. 192 с. [Khristoforova N. K. *Bioindikatsiya i monitoring zagryazneniya morskikh vod tyazhelymi metallami*. Leningrad : Nauka, 1989, 192 p. (in Russ.)]
15. Христофорова Н. К., Литвиненко А. В., Цыганков В. Ю., Ковальчук М. В. Концентрации микроэлементов в симе *Oncorhynchus masou* из юго-западной части Охотского моря // *Биогеохимия – научная основа устойчивого развития и сохранения здоровья человека* : материалы Междунар. биогеохимической школы. Тула : Изд-во Тульского государственного педагогического университета, 2019а. С. 53–56. [Khristoforova N. K., Litvinenko A. V., Tsygankov V. Yu., Kovalchuk M. V. Kontsentratsii mikroelementov v sime *Oncorhynchus masou* iz yugo-zapadnoi chasti Okhotskogo morya. In: *Biogeokhimiya – nauchnaya osnova ustoichivogo razvitiya i sokhraneniya zdorov'ya cheloveka* : materialy Mezhdunar. biogeokhimicheskoi shkoly. Tula : Izd-vo Tul'skogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta, 2019a, pp. 53–56. (in Russ.)]
16. Христофорова Н. К., Литвиненко А. В., Цыганков В. Ю., Ковальчук М. В. Сравнение микроэлементного состава горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum, 1792 из Сахалино-Курильского региона и Японского моря // *Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей* : материалы междунар. конф. Петропавловск-Камчатский : Изд-во «Камчатпресс», 2018а. С. 386–390. [Khristoforova N. K., Litvinenko A. V., Tsygankov V. Yu., Kovalchuk M. V. Comparison of microelement content of the pink salmon

- Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum, 1792 from Okhotsk Sea and Sea of Japan. In: *Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i prilgayushchikh morei* : materialy mezhdunar. konf. Petropavlovsk-Kamchatskii : Izd-vo "Kamchatpress", 2018a, pp. 386–390. (in Russ.)]
17. Христофорова Н. К., Чернова Е. Н. Сравнение содержания тяжёлых металлов в бурых водорослях и морских травах // *Доклады Академии наук*. 2005. Т. 400, № 4. С. 571–573. [Khristoforova N. K., Chernova E. N. Comparison of the content of heavy metals in brown algae and seagrasses. *Doklady Akademii nauk*, 2005, vol. 400, no. 4, pp. 571–573. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1007/s10630-005-0044-7>
 18. Христофорова Н. К., Шулькин В. М., Кавун В. Я., Чернова Е. Н. *Тяжёлые металлы в промысловых и культивируемых моллюсках залива Петра Великого*. Владивосток : Дальнаука, 1994. 296 с. [Khristoforova N. K., Shulkin V. M., Kavun V. Ya., Chernova E. N. *Heavy Metals in Industrial and Cultivated Mollusks of Peter the Great Bay*. Vladivostok : Dalnauka, 1994, 296 p. (in Russ.)]
 19. Шунтов В. П., Бочаров Л. Н., Волвенко И. В., Иванов О. А., Измятинский Д. В., Глебов И. И., Кулик В. В., Старовойтов А. Н., Мерзляков А. Ю., Свиридов В. В., Темных О. С. *Нектон северо-западной части Японского моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов*. Владивосток : ТИНРО-Центр, 2004. 225 с. [Shuntov V. P., Bocharov L. N., Volvenko I. V., Ivanov O. A., Izmyatinskii D. V., Glebov I. I., Kulik V. V., Starovoitov A. N., Merzlyakov A. Yu., Sviridov V. V., Temnykh O. S. *Nekton of the Northwestern Part of Japan (East) Sea. Abundance, Biomass and Species Ratio*. Vladivostok : TINRO-Tsentr, 2004, 225 p. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.13140/2.1.2488.8007>
 20. Шунтов В. П., Темных О. С. *Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах* : монография. Владивосток : ТИНРО-Центр, 2008. Т. 1. 481 с. [Shuntov V. P., Temnykh O. S. *Tikhookeanskije lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* : monografiya. Vladivostok : TINRO-Tsentr, 2008, vol. 1, 481 p. (in Russ.)]
 21. Шунтов В. П., Темных О. С. *Тихоокеанские лососи в морских и океанических экосистемах* : монография. Владивосток : ТИНРО-Центр, 2011. Т. 2. 473 с. [Shuntov V. P., Temnykh O. S. *Tikhookeanskije lososi v morskikh i okeanicheskikh ekosistemakh* : monografiya. Vladivostok : TINRO-Tsentr, 2011, vol. 2, 473 p. (in Russ.)]
 22. Kelly B. C., Ikonomou M. G., Higgs D. A., Oakes J., Dubetz C. Mercury and other trace elements in farmed and wild salmon from British Columbia, Canada. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2008, vol. 27, no. 6, pp. 1361–1370. <https://doi.org/10.1897/07-527>
 23. Khristoforova N. K., Tsygankov V. Yu., Boyarova M. D., Lukyanova O. N. Concentrations of trace elements in Pacific and Atlantic salmon. *Oceanology*, 2015, vol. 55, no. 5, pp. 679–685. <https://doi.org/10.1134/S0001437015050057>
 24. Khristoforova N. K., Emelyanov A. A., Efimov A. V. Bioindication of heavy-metal pollution in the coastal marine waters off Russky Island (Peter the Great Bay, Sea of Japan). *Russian Journal of Marine Biology*, 2018b, vol. 44, pp. 572–579. <https://doi.org/10.1134/S1063074018070040>
 25. Khristoforova N. K., Litvinenko A. V., Tsygankov V. Yu., Kovalchuk M. V., Erofeeva N. I. Trace element content in the pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) from the Sakhalin–Kuril region. *Russian Journal of Marine Biology*, 2019b, vol. 45, pp. 221–227. <https://doi.org/10.1134/S1063074019030064>
 26. Kobzar A. D., Khristoforova N. K. Monitoring heavy-metal pollution of the coastal waters of Amursky Bay (Sea of Japan) using the brown alga *Sargassum miyabei* Yendo, 1907. *Russian Journal of Marine Biology*, 2015, vol. 41, no. 5, pp. 384–388. <https://doi.org/10.1134/S1063074015050065>
 27. Salo E. O. Life history of cham salmon (*Oncorhynchus keta*). In: *Pacific Salmon Life Histories* / C. Groot, L. Margolis (Eds). Vancouver : UBC Press, 1991, pp. 233–309.

**COMPARATIVE CHARACTERISTICS
OF THE TRACE ELEMENTAL COMPOSITION
OF CHUM SALMON *ONCORHYNCHUS KETA* WALBAUM, 1792
FROM THE SEA OF JAPAN AND THE SEA OF OKHOTSK**

**N. K. Khristorova^{1,2}, A. V. Litvinenko³,
V. Yu. Tsygankov¹, and M. V. Kovalchuk⁴**

¹Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russian Federation

²Pacific Geographical Institute FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation

³Sakhalin State University, Yuzhno-Sakhalinsk, Russian Federation

⁴RN-SakhalinNIPImorneft, Yuzhno-Sakhalinsk, Russian Federation

E-mail: tsig_90@mail.ru

Content of trace elements (iron, zinc, copper, nickel, lead, and cadmium) was determined in the most popular species of Pacific salmon on the consumer market – chum salmon *Oncorhynchus keta*, which is the second largest catch in Russian waters (after pink salmon *O. gorbuscha*). Metal content in fish organs and tissues (muscle tissue, liver, and gonads) was determined by the atomic absorption method using a Shimadzu AA-6800 spectrophotometer in flame and flameless atomizers from sample extracts; the latter ones were obtained by decomposition of weighed portions of concentrated HNO₃ (high purity) in a MARS 6 complex using standard samples with known concentrations. The data was statistically processed in SPSS Statistics 21. Sexually mature individuals of chum salmon (five specimens of males and females on each spot) were sampled in autumn 2018 in storage cages of salmon hatcheries on the Firsovka River (southeastern Sakhalin, Gulf of Patience) and Reidovaya River (Iturup Island, Kuril Islands), as well as in October 2019 in breeder holding cages on the Poima River (southwestern Primorye, the Sea of Japan). Muscle tissue, liver, and gonads were sampled from every individual. The elements determined were clearly divided according to content values into two groups depending on the sampling spot: Cd and Pb prevailed in organs and tissues of chum salmon from the Sakhalin-Kuril Region of the Sea of Okhotsk, whereas Fe, Zn, Cu, and Ni prevailed in the Sea of Japan fish. The reason for heavy metal contrasting distribution in fish organs and tissues is obviously environmental geochemical conditions formed in salmon feeding areas and on migration routes. In the Sea of Japan, practically enclosed, poorly connected with the Pacific Ocean by several shallow straits, the aquatic environment is under significant anthropogenic, technogenic, and terrigenous load (household and industrial drains, surface washing from coastal areas, and combustion of hydrocarbon fuel by ships). In the Sakhalin-Kuril basin, it is affected by natural phenomena: surface and underwater volcanism and post-volcanism of the Kuril Islands, as well as upwellings, which carry from the depths of the Kuril–Kamchatka Trench into the surface layer practically the entire set of chemical elements of the Mendeleev’s periodic table. At the same time, Pb, with its unusually high sorbability, is retained on any suspended particles, both living and non-living, and enters fish organisms with food. The distribution of trace elements over chum salmon organs and tissues differs significantly. Specifically, in fish muscle tissues, the lowest metal content is observed, regardless of the catch spot. The liver is characterized by increased levels of all metals, except for Ni, with the highest Fe, Zn, and Cu content recorded in the Sea of Japan fish liver. The distribution of metals in fish gonads is characterized by its own specificity, with very clear manifestation in the Primorye salmon. Thus, in female gonads, Fe, Zn, and especially Cu predominated: Cu content in female gonads from the Poima River was the same as in liver. Female gonads of the Sea of Japan chum salmon had the highest Ni concentration, although male gonads were characterized by a high, albeit very variable, content of this element as well. As for Pb and Cd, the most toxic elements monitored by sanitary services (for technical reasons, we determined their amount in the Sea of Okhotsk fish only), a well-known pattern was observed in their distribution in organs and tissues: maximum content was found in fish liver. Pb content exceeded the sanitary standard only in some individuals that came to spawn in the Firsovka River in the southeastern Sakhalin. Cd concentration in Sakhalin fish liver was 2.5–4.0 times higher than threshold limit value, and in Kuril fish liver, 2.1–5.0 times higher.

Keywords: Pacific salmon, chum salmon, Sakhalin-Kuril Region, Sea of Okhotsk, Primorsky Krai, Sea of Japan, trace elements

ЗАМЕТКИ

УДК 574.583:574.24

**УГЛЕВОДЫ КАК ОРГАНИЧЕСКИЙ СУБСТРАТ
ДЛЯ МИКРОВОДОРОСЛИ *TISOCHRYSIS LUTEA* (НАРТОРФУТА)
В УСЛОВИЯХ ЛАБОРАТОРНОЙ КУЛЬТУРЫ**© 2021 г. А. В. Огнистая^{1,2}, Ж. В. Маркина¹¹Национальный научный центр морской биологии имени А. В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток, Российская Федерация²Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Российская Федерация
E-mail: alya_lokshina@mail.ruПоступила в редакцию 22.03.2021; после доработки 04.06.2021;
принята к публикации 29.09.2021; опубликована онлайн 30.11.2021.

Исследована возможность применения углеводов для оптимизации процесса культивирования микроводоросли *Tisochrysis lutea* (Haptophyta). Проанализировано влияние D-галактозы, глюкозы и сахарозы в концентрациях 100 и 200 мг·л⁻¹ на динамику численности популяции *T. lutea*. Установлено, что добавление всех изученных углеводов стимулировало рост микроводоросли, однако наибольший эффект оказала сахароза в концентрации 200 мг·л⁻¹.

Ключевые слова: *Tisochrysis lutea*, численность клеток, углеводы, аквакультура

Микроводоросли являются источником пищи для представителей различных групп гидробионтов. Среди морских микроводорослей *Tisochrysis lutea* вызывает большой интерес как кормовой объект для беспозвоночных (мидий, устриц, гребешка, трепанга). Кроме того, её применяют для подкормки личинок лососевых, камбаловых и представителей других семейств рыб. Управление параметрами роста альгокультур (обогащение состава сред, внесение питательных субстратов и др.) приводит к его ускорению (Bigagli et al., 2018). В настоящее время одной из задач культивирования является получение высокой численности микроводорослей в короткие сроки.

Цель данной работы — оценить влияние углеводов на рост морской микроводоросли *Tisochrysis lutea*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования послужила культура одноклеточной водоросли *T. lutea* (Haptophyta) — штамм MBRU_Tiso-08 из коллекции микроводорослей ресурсного центра «Морской биобанк» ННЦМБ ДВО РАН (Efimova et al., 2016). Культивирование *T. lutea* проводили на питательной среде *f* с добавлением D-галактозы, глюкозы и сахарозы в концентрациях 100 и 200 мг·л⁻¹, при температуре +20 °С, интенсивности освещения 50 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ в области видимого света и свето-темновом периоде 12 ч : 12 ч (свет : темнота). Микроводоросль выращивали в конических колбах объёмом 250 мл с количеством культуральной среды 100 мл;

режим культивирования — периодический. Контролем служила водоросль, выращенная на среде *f* без добавления углеводов. Продолжительность экспериментов — 21 сутки. Численность *T. lutea* подсчитывали под микроскопом в камере Горяева. Биомассу водорослей (сырой вес) рассчитывали по известной формуле (Левич и др., 1997). Эксперименты проведены в трёх биологических повторностях. Рассчитаны средние значения и стандартные отклонения. Статистическая обработка данных проведена в Microsoft Office Excel 2007.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Выявлено, что добавление D-галактозы в обеих концентрациях способствовало росту *T. lutea* и увеличению её биомассы по 18-е сутки. На 21-е сутки данные показатели были ниже контрольных при 100 мг·л⁻¹ D-галактозы (табл. 1).

Таблица 1. Влияние углеводов на численность и биомассу *Tisochrysis lutea*

Table 1. Effect of carbohydrates on *Tisochrysis lutea* abundance and biomass

Сутки	Контроль	D-галактоза		Глюкоза		Сахароза	
		100 мг·л ⁻¹	200 мг·л ⁻¹	100 мг·л ⁻¹	200 мг·л ⁻¹	100 мг·л ⁻¹	200 мг·л ⁻¹
Численность клеток, × 10 ⁴ в мл							
0	21 ± 0,2	21 ± 0,2	21 ± 0,2	21 ± 0,2	21 ± 0,2	21 ± 0,2	21 ± 0,2
2	24,5 ± 0,1	29 ± 0,3	23,8 ± 0,1	21,2 ± 0,2	21,7 ± 0,4	23,7 ± 0,4	32,3 ± 0,9
4	26,5 ± 0,3	34,5 ± 0,5	29,8 ± 0,4	31,7 ± 0,5	25,5 ± 0,5	35,0 ± 0,7	31,2 ± 1,2
7	33,8 ± 0,3	52,8 ± 1,0	51,0 ± 1,5	36,7 ± 0,7	59,2 ± 0,8	49,4 ± 0,5	47,0 ± 0,9
9	64,5 ± 0,6	84,9 ± 0,8	93,2 ± 0,9	74,2 ± 0,9	74,7 ± 1,0	70,4 ± 0,7	69,9 ± 1,2
11	102,8 ± 0,7	121,0 ± 1,2	121,0 ± 1,3	96,8 ± 0,3	97,5 ± 0,9	246,6 ± 1,0	294,6 ± 1,0
14	122,0 ± 0,4	134,6 ± 1,6	149,8 ± 1,4	142,0 ± 1,3	168,5 ± 1,2	157,2 ± 0,9	165,9 ± 0,9
16	167,0 ± 0,9	176,2 ± 0,9	178,1 ± 0,9	191,2 ± 0,8	194,5 ± 0,8	219,7 ± 1,5	219,0 ± 0,7
18	479,8 ± 1,2	634,3 ± 1,3	585,4 ± 1,7	424,8 ± 1,4	434,2 ± 1,3	745,3 ± 1,8	792,8 ± 1,6
21	587,2 ± 1,4	509,0 ± 1,7	581,7 ± 1,0	607,8 ± 1,0	574,5 ± 1,5	750,3 ± 0,9	833,6 ± 0,5
Биомасса, мг·л ⁻¹							
0	0,6 ± 0,3	0,6 ± 0,3	0,6 ± 0,3	0,6 ± 0,3	0,6 ± 0,3	0,6 ± 0,3	0,6 ± 0,3
2	0,7 ± 0,2	0,9 ± 0,4	0,7 ± 0,2	0,6 ± 0,5	0,7 ± 0,2	0,7 ± 0,2	0,9 ± 0,4
4	0,8 ± 0,4	1,0 ± 0,6	0,9 ± 0,5	1,0 ± 0,6	0,8 ± 0,4	1,0 ± 0,4	1,0 ± 0,6
7	1,0 ± 0,9	1,6 ± 0,4	1,6 ± 0,7	1,1 ± 0,5	1,8 ± 0,8	1,5 ± 0,5	1,4 ± 0,8
9	1,9 ± 0,3	1,5 ± 1,2	1,6 ± 0,9	2,2 ± 0,8	2,2 ± 0,4	2,1 ± 1,2	2,1 ± 0,8
11	3,1 ± 1,1	3,7 ± 0,7	3,7 ± 1,1	2,9 ± 1,1	3,0 ± 1,2	7,5 ± 1,1	8,9 ± 1,3
14	3,7 ± 1,1	4,0 ± 1,2	4,4 ± 1,5	4,3 ± 0,9	5,1 ± 1,0	4,8 ± 0,8	5,0 ± 1,5
16	5,0 ± 0,9	5,4 ± 0,9	5,4 ± 0,9	5,8 ± 1,3	5,9 ± 0,7	6,7 ± 0,9	6,7 ± 1,2
18	14,5 ± 1,8	19,2 ± 1,3	17,8 ± 1,9	12,9 ± 1,7	13,1 ± 1,6	22,7 ± 1,9	24,1 ± 2,0
21	17,8 ± 1,6	15,5 ± 1,8	17,7 ± 1,3	18,5 ± 1,8	17,4 ± 1,3	22,8 ± 2,2	25,3 ± 1,9

Примечание: представлены средние значения и стандартные отклонения.

Note: mean values and standard deviations are given.

При внесении глюкозы в обеих концентрациях увеличение численности и биомассы *T. lutea* обнаружено с 7-х по 16-е сутки эксперимента (см. табл. 1). Сахароза стимулировала рост водоросли, особенно с 11-х суток (см. табл. 1). Наиболее выраженным был эффект при 200 мг·л⁻¹. В литературе также показано, что рост микроводорослей при внесении органических субстратов (в том числе углеводов) становился более интенсивным, например у *Chlamydomonas reinhardtii* и *Haematococcus pluvialis* (Jeon et al., 2006), *Chlorella sorokiniana* и *Chlorella* sp. (Heredia-Arroyo et al., 2010), *Nannochloropsis* sp. (Hu & Gao, 2003).

Заключение. Добавление D-галактозы, глюкозы и особенно сахарозы приводило к увеличению численности и биомассы *T. lutea*. Влияние углеводов на рост микроводоросли носило дозозависимый характер. Таким образом, добавление углеводов является перспективным способом выращивания *T. lutea*.

Работа выполнена за счёт гранта Российского научного фонда № 21-74-30004.

Благодарность. Авторы признательны ресурсному центру «Морской биобанк» ННЦМБ ДВО РАН (<http://marbank.dvo.ru>) за предоставление культуры *Tisochrysis lutea* (Haptophyta) MBRU_Tiso-08.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Левич А. П., Максимов В. Н., Булгаков Н. Г. *Теоретическая и экспериментальная экология фитопланктона: управление структурой и функциями сообществ*. Москва : Изд-во НИЛ, 1997. 192 с. [Levich A. P., Maksimov V. N., Bulgakov N. G. *Teoreticheskaya i eksperimental'naya ekologiya fitoplanktona: upravlenie strukturoi i funktsiyami soobshchestv*. Moscow : Izd-vo NIL, 1997, 192 p. (in Russ.)]
2. Bigagli E., Cinci L., Niccolai A., Biondi N. Preliminary data on the dietary safety, tolerability and effects on lipid metabolism of the marine microalga *Tisochrysis lutea*. *Algal Research*, 2018, vol. 34, pp. 244–249. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2018.08.008>
3. Efimova K. V., Orlova T. Y., Brykov V. A. Molecular genetic identification of a new *Tisochrysis lutea* (Bendif et Probert, 2013) strain isolated from the Russian coastal waters of the Sea of Japan. *Microbiology*, 2016, vol. 85, pp. 325–332. <https://doi.org/10.1134/S0026261716030036>
4. Heredia-Arroyo T., Wei W., Hu B. Oil accumulation via heterotrophic/mixotrophic *Chlorella protothecoides*. *Applied Biochemistry and Biotechnology*, 2010, vol. 162, iss. 7, pp. 1978–1995. <https://doi.org/10.1007/s12010-010-8974-4>
5. Hu H., Gao K. Optimization of growth and fatty acid composition of a unicellular marine picoplankton, *Nannochloropsis* sp., with enriched carbon sources. *Biotechnology Letters*, 2003, vol. 25, iss. 5, pp. 421–425. <https://doi.org/10.1023/a:1022489108980>
6. Jeon Y. C., Cho C. W., Yun Y. S. Combined effects of light intensity and acetate concentration on the growth of unicellular microalga *Haematococcus pluvialis*. *Enzyme and Microbial Technology*, 2006, vol. 39, iss. 3, pp. 490–495. <https://doi.org/10.1016/j.enzmictec.2005.12.021>

CARBOHYDRATES AS AN ORGANIC SUBSTRATE FOR MICROALGAE *TISOCHRYSIS LUTEA* (HAPTOPHYTA) UNDER CONDITIONS OF LABORATORY CULTURE

A. V. Ognistaya^{1,2} and Zh. V. Markina¹

¹A. V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation

²Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russian Federation

E-mail: alya_lokshina@mail.ru

The possibility was studied of using carbohydrates in order to optimize the cultivation process of microalgae *Tisochrysis lutea* (Haptophyta). The effect of D-galactose, glucose, and sucrose at concentrations of 100 and 200 mg·L⁻¹ on the dynamics of *T. lutea* abundance was analyzed. As found, adding of all the studied carbohydrates stimulated microalgae growth, with sucrose at a concentration of 200 mg·L⁻¹ having the most pronounced effect.

Keywords: *Tisochrysis lutea*, cell abundance, carbohydrates, aquaculture

ХРОНИКИ И ИНФОРМАЦИЯ

**«ИЗУЧЕНИЕ ВОДНЫХ И НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМ:
ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОСТЬ».**
**МЕЖДУНАРОДНАЯ НАУЧНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ, ПОСВЯЩЁННАЯ
150-ЛЕТИЮ СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ —
ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ ИМЕНИ А. О. КОВАЛЕВСКОГО
И 45-ЛЕТИЮ НИС «ПРОФЕССОР ВОДЯНИЦКИЙ»**



На базе Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН» (ФИЦ ИнБЮМ) 13–18 сентября 2021 г. проходила международная научная конференция «Изучение водных и наземных экосистем: история и современность», посвящённая 150-летию Севастопольской биологической станции — Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского и 45-летию НИС «Профессор Водяницкий». Организатором выступил ФИЦ ИнБЮМ при поддержке Министерства науки и высшего образования РФ, Правительства города Севастополя, АО «Головное производственно-техническое предприятие «ГРАНИТ»», Всероссийского гидробиологического общества при РАН, Севастопольского городского отделения Всероссийской общественной организации «Русское географическое общество», Паразитологического общества при РАН и Севастопольского государственного университета.

В работе конференции приняли участие более 370 исследователей из 95 научных, образовательных и ведомственных учреждений России, Беларуси, Абхазии, Румынии, Испании, Японии, Вьетнама, США, Мексики, Болгарии и Швейцарии.

Открывала конференцию пленарная сессия, на которой были заслушаны восемь докладов:

1. «Эволюция исследований отдела радиационной и химической биологии Института биологии южных морей по проблеме взаимодействия живого и косного вещества с радиоактивными и химическими компонентами морской среды» (Егоров В. Н., д. б. н., акад. РАН, ФИЦ ИнБЮМ).
2. Genetic signatures of historic translocation in contemporary white-tailed deer populations (Michael Douglas, D. Sc., Fayetteville, USA).
3. «Перспективы развития марикультуры в Азово-Черноморском бассейне» (Кожурин Е. А., рук. АзНИИРХ).
4. «Водная экотоксикология в решении задач оценки качества вод и «здоровья» экосистем» (Моисеенко Т. И., д. б. н., чл.-корр. РАН, ГЕОХИ РАН).
5. «Парадоксы биоэнергетики низших позвоночных» (Солдатов А. А., д. б. н., проф., ФИЦ ИнБЮМ).

6. «Морские аспекты карбонового полигона в Калининградской области» (Сивков В. В., к. г.-м. н., Ульянова М. О., к. г. н., БФУ им. И. Канта).
7. «История развития в ИнБЮМ научного направления “морские биотехнологии”» (Рябушко В. И., д. б. н., Ерохин В. Е., к. б. н., ФИЦ ИнБЮМ).
8. «НИС «Профессор Водяницкий»: 45 лет достойной службы (юбилейная ретроспектива на стыке веков)» (Рылькова О. А., к. б. н., Гаврилова Н. А., к. б. н., Игнатьев С. М., ФИЦ ИнБЮМ).

Работа конференции была продолжена на секциях:

- «Биоразнообразие водных и наземных экосистем и его сохранение».
- «Структура, функционирование и динамика водных и наземных экосистем».
- «Экология, физиология, поведение и биохимия гидробионтов».
- «Молекулярная биология и генетика гидробионтов».
- «Проблемы загрязнения водных экосистем и морская радиохемоэкология».
- «Биологические ресурсы, биотехнология и аквакультура».
- «Устойчивое развитие прибрежных зон».
- «Метан, его генезис и участие в биологических и геологических процессах».

На конференции были широко представлены итоги фундаментальных и прикладных научных исследований в области биоразнообразия и функционирования водных и наземных экосистем, обсуждены перспективы практического использования этих результатов для развития инновационных технологий, освещены проблемы охраны окружающей среды и рационального природопользования, а также аспекты воспроизводства биологических ресурсов и аквакультуры. Всего представлено 220 очных, 70 дистанционных и 70 постерных докладов.

Работа конференции сопровождалась выставкой научной литературы и инновационных разработок ФИЦ ИнБЮМ.

В рамках конференции были проведены три круглых стола.

На круглом столе «Пути координации деятельности библиотек морских научных учреждений России» (модератор — Акимова О. А., ФИЦ ИнБЮМ) обсуждались вопросы создания Ассоциации научных библиотек и информационных центров в области морских и водных наук в России и её дальнейшей деятельности.

Работа круглого стола «Плавучие университеты: возможности и перспективы в Российской Федерации» (модератор — Рязанова Н. Е., к. г. н., МГИМО) была нацелена на обсуждение лучших практик реализации отечественных и международных проектов, вопросов грантовой и государственно-частной поддержки, нормативно-правовых аспектов, проблем и возможностей межведомственного взаимодействия в процессе планирования и реализации актуальных проектов.

На круглом столе «На пути к «синему росту». Перспективы развития синей экономики, исследований и инноваций в Черноморском регионе» (модераторы — Андреев Т. И., к. б. н., ФИЦ ИнБЮМ, Лаппо А. Д., РТУ МИРЭА) обсуждались перспективы международного сотрудничества в области «синей экономики» и развития «синего роста» на Чёрном море.

Работа конференции была завершена проведением двух семинаров — «Управление состоянием водных экосистем: теория и практика» (докладчик — Дегерменджи А. Г., д. ф.-м. н., акад. РАН, Институт биофизики СО РАН) и «Общие проблемы экологии в контексте экологической биофизики» (докладчик — Барцев С. И., д. ф.-м. н., Институт биофизики СО РАН).

Высокий уровень работ, интересные устные и постерные доклады и живое обсуждение актуальных научных вопросов способствовали созданию благоприятной атмосферы, обмену мнениями и информацией, расширению кругозора и научных контактов, углублению понимания проблем и перспектив изучения водных и наземных экосистем.

Представленные на конференции результаты исследований опубликованы в сборнике тезисов докладов. Он размещён в репозитории ФИЦ ИнБЮМ (<https://doi.org/10.21072/978-5-6044865-5-9>) и в национальной библиографической базе данных РИНЦ (<https://elibrary.ru/item.asp?id=46714524>).

**“STUDY OF AQUATIC AND TERRESTRIAL ECOSYSTEMS:
HISTORY AND CONTEMPORARY STATE”.
INTERNATIONAL SCIENTIFIC CONFERENCE DEDICATED
TO THE 150th ANNIVERSARY OF THE SEVASTOPOL BIOLOGICAL STATION –
A. O. KOVALEVSKY INSTITUTE OF BIOLOGY OF THE SOUTHERN SEAS
AND TO THE 45th ANNIVERSARY OF THE RESEARCH VESSEL
“PROFESSOR VODYANITSKY”**

The international scientific conference dedicated to the 150th anniversary of the Sevastopol Biological Station – A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas and to the 45th anniversary of the RV “Professor Vodyanitsky” was held 13 to 18 September, 2021. In the conference, more than 370 researchers took part representing 95 scientific institutions, educational institutions, and departments. In total, 220 oral, 70 virtual, and 70 poster reports were presented.



Участники конференции «Изучение водных и наземных экосистем: история и современность» (2021)
Participants of the conference “Study of Aquatic and Terrestrial Ecosystems: History and Contemporary State” (2021)

**ПАМЯТИ ЗОСИМА ЗОСИМОВИЧА ФИНЕНКО
(17.11.1938 – 15.11.2021)**



15 ноября 2021 г. после тяжёлой и продолжительной болезни ушёл из жизни известный учёный-гидробиолог, доктор биологических наук, профессор, лауреат Государственной премии Украины, главный научный сотрудник ФИЦ ИнБЮМ Зосим Зосимович Финенко.

Зосим Зосимович родился в г. Бердянске Запорожской области 17 ноября 1938 г. В 1961 г. он успешно окончил Белорусский государственный университет имени В. И. Ленина по специальности «биолог-зоолог»; позднее он здесь же обучался в заочной аспирантуре под руководством классика отечественной гидробиологии Г. Г. Винберга. Сразу после окончания университета в 1961 г. З. З. Финенко начал свою трудовую деятельность в Институте биологии южных морей имени А. О. Ковалевского и стал одним из первых отечественных гидробиологов, применивших радиоуглеродный метод определения первичной продукции в Чёрном море.

В эти годы он принимал участие во многих экспедициях по Чёрному и Азовскому морям; вместе с Л. М. Сушеной по международной программе «Эквалант» он участвовал в рейсе НИС «Михаил Ломоносов» в тропическую Атлантику. По результатам этих исследований он в 1966 г. защитил кандидатскую диссертацию «Первичная продукция Чёрного, Азовского морей и тропической части Атлантического океана» по специальности «гидробиология». Последующие годы были очень продуктивными: участие в экспедициях Института океанологии в Тихий океан расширило его кругозор и принесло новые идеи и впечатления; Зосим Зосимович познакомился с интересными людьми, многие из которых навсегда остались его друзьями. В этот период, помимо полевых исследований, он много занимался экспериментальными работами, материалы которых легли в основу докторской диссертации «Эколого-физиологические основы первичной продукции в море» (1977) по той же специальности. В 1978 г. ему было присвоено учёное звание старшего научного сотрудника, в 2000 г. — звание профессора.

По инициативе З. З. Финенко в 1980 г. в ИнБЮМ был создан отдел экологической физиологии водорослей, руководство которым он осуществлял до 2020 г. С 1980 по 1988 г., будучи заместителем директора ИнБЮМ АН УССР по научной работе, он играл большую роль в разработке программ деятельности института и в планировании многочисленных научных экспедиций в различные районы Мирового океана. При его непосредственном руководстве и участии был выполнен ряд экспедиций в Чёрное и Средиземное моря, Атлантический, Тихий и Индийский океаны. Многие наши коллеги делили с ним радости и трудности морских экспедиций, в которых он всегда был ключевым членом коллектива — знающим, нацеленным на новое, живо интересующимся научными результатами других сотрудников, неунывающим собеседником с тонким

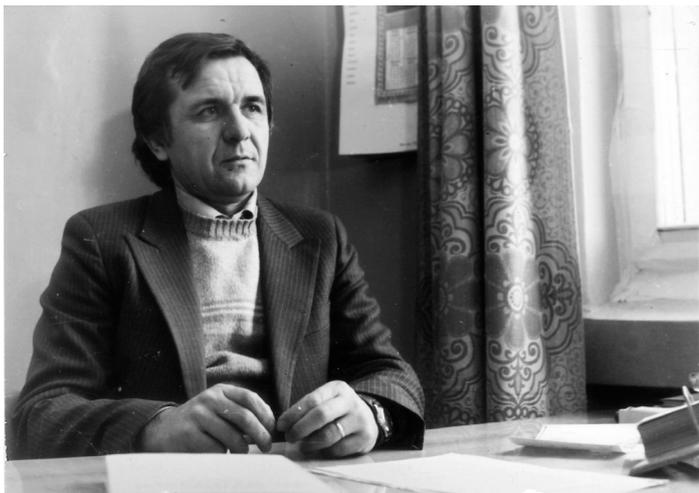
чувством юмора. Зосим Зосимович в разные годы работал в ведущих научно-исследовательских институтах Франции, Италии и Англии по грантам Европейского союза и NASA (США).

На протяжении многих лет он был членом учёного совета ИнБЮМ, членом диссертационного совета по защите кандидатских и докторских диссертаций по специальности «гидробиология», членом редколлегии «Морского экологического журнала» и «Морского биологического журнала». В последние годы он являлся руководителем подраздела проекта Президиума РАН «Совместное действие факторов среды на развитие фитопланктонного сообщества», с 2016 по 2018 г. — руководителем проекта РФФИ «Альтернативный подход к оценке биомассы и скорости роста фитопланктона в Чёрном море с использованием спутниковых данных».

З. З. Финенко — известный специалист в области физиологии микроводорослей, продукционных процессов, происходящих в морях и океанах, моделирования первичной продукции, теории функционирования фитопланктонного сообщества и водных экосистем. Им выполнены фундаментальные исследования по физиологии морских водорослей, продуктивности фитопланктона, моделированию продукции фотосинтеза и продукционных процессов с использованием спутниковых данных. Теоретически обоснованы и экспериментально подтверждены количественные закономерности связи скорости биосинтеза и деструкции органического вещества водорослей с их размерами и массой. Углублённый анализ этих данных привёл к значительному развитию теоретических представлений, касающихся как физиологических механизмов адаптации водорослей к условиям среды, так и взаимосвязи скорости роста микроводорослей с интенсивностью фотосинтеза и дыхания и с внутриклеточным содержанием органического углерода и пигментов. Им разработана полуаналитическая модель, описывающая совместное действие света, температуры и питательных веществ на изменение скорости роста и содержания пигментов в водорослях из различных таксономических групп. Обоснованы и на обширном материале подтверждены общие количественные закономерности вертикального распределения хлорофилла *a* в южных морях. Впервые приведены убедительные доказательства того, что скорость потока биогенных веществ из глубинных слоёв к поверхности и адаптация фитопланктонного сообщества к свету являются основными факторами, регулирующими форму вертикального профиля хлорофилла и его относительное содержание в фитопланктоне. Результаты фундаментальных исследований Зосима Зосимовича послужили основой для разработки и обоснования современных методов определения первичной продукции с использованием спутниковых измерений концентрации хлорофилла *a* и солнечной радиации, позволяющих оценивать продукцию в реальном масштабе времени на масштабах от нескольких десятков до тысячи километров. На этой базе получены новые данные о глобальной продуктивности фитопланктона в обширных акваториях Чёрного моря и Атлантического океана, её динамике и связи с климатическими изменениями, которые невозможно было получить ранее другими методами.

З. З. Финенко до последних дней жизни увлечённо работал над проблемой пространственно-временной изменчивости биомассы фитопланктона и первичной продукции в Чёрном море, пытаясь выяснить основные факторы и процессы, определяющие тенденции в изменчивости первично-продукционных показателей на современном этапе развития черноморской экосистемы. Обширное научное наследие Зосима Зосимовича является бесценным вкладом в отечественную науку. Его деятельность отражена более чем в 150 статьях и 5 коллективных монографиях.





Он был талантливым педагогом и человеком энциклопедических знаний. Свои знания и умения он передавал многочисленным ученикам, создав собственную научную школу. В числе его учеников 1 доктор и 13 кандидатов биологических наук.

Зосим Зосимович Финенко оставил заметный след в истории отечественной гидробиологической науки и в сердцах всех, с кем он работал и дружил. Светлая память о нём всегда будет жить в наших сердцах.

Ученики, коллеги, друзья

**IN MEMORIAM: ZOSIM FINENKO
(17.11.1938 – 15.11.2021)**

On 15 November, 2021, Zosim Finenko passed away, an outstanding hydrobiologist, D. Sc., Prof., chief researcher at IBSS. Z. Finenko is the author of more than 150 scientific articles and 5 collective monographs.

Учредитель и издатель журнала:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр
«Институт биологии южных морей
имени А. О. Ковалевского РАН»
(ОГРН 1159204018478)

Соиздатель журнала:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Зоологический институт РАН

Рекомендовано к печати решением учёного совета
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Федерального исследовательского центра
«Институт биологии южных морей
имени А. О. Ковалевского РАН»
(протокол № 12 от 29.09.2021).

Журнал зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций
(свидетельство о регистрации средства массовой информации
ПИ № ФС 77 - 76872 от 24.09.2019).

Выпускающий редактор номера:

д. б. н., проф. Довгаль И. В.

Корректор:

Копытова О. Ю.

Перевод:

Тренкеншу Т. А., Надточенко И. А.

Компьютерная вёрстка:

Баяндин А. С.

Оригинал-макет подготовлен в пакете \LaTeX (TeX Live 2015 / Debian Linux)
с использованием свободных шрифтов FreeSerif и FreeSans.

Материалы журнала доступны на условиях лицензии
Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International (CC BY-NC-SA 4.0).



Подп. к печати 29.09.2021	Дата выхода в свет 30.11.2021	Заказ № 2104631	Тираж 100 экз.
Формат 60 × 84/8	Уч.-изд. листов 9,3	Усл. печ. листов 13,25	Печать цифровая

Отпечатано в типографии: ИП Ермолов М. П., ОГРНИП 314920436710081 от 26.12.2014;
ул. Кулакова, д. 59, г. Севастополь, 299011;
тел.: +7 978 70-45-111; e-mail: print-e@yandex.ru.



Вниманию читателей!

*Институт биологии южных морей
имени А. О. Ковалевского РАН,
Зоологический институт РАН*

*издают
научный журнал*

*Морской биологический журнал
Marine Biological Journal*

- МБЖ — периодическое издание открытого доступа. Подаваемые материалы проходят независимое двойное слепое рецензирование. Журнал публикует обзорные и оригинальные научные статьи, краткие сообщения и заметки, содержащие новые данные теоретических и экспериментальных исследований в области морской биологии, материалы по разнообразию морских организмов, их популяций и сообществ, закономерностям распределения живых организмов в Мировом океане, результаты комплексного изучения морских и океанических экосистем, антропогенного воздействия на морские организмы и экосистемы.
- Целевая аудитория: биологи, экологи, биофизики, гидро- и радиобиологи, океанологи, географы, учёные других смежных специальностей, аспиранты и студенты соответствующих научных и отраслевых профилей.
- Статьи публикуются на русском и английском языках.
- Периодичность — четыре раза в год.
- Подписной индекс в каталоге «Пресса России» — Е38872. Цена свободная.

Заказать журнал

можно в научно-информационном отделе ИнБЮМ.
Адрес: ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», пр. Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация.
Тел.: +7 8692 54-06-49.
E-mail: mbj@imbr-ras.ru.

*A. O. Kovalevsky Institute of Biology
of the Southern Seas of RAS,
Zoological Institute of RAS*

*publish
scientific journal*

*Морской биологический журнал
Marine Biological Journal*

- MBJ is an open access, peer reviewed (double-blind) journal. The journal publishes original articles as well as reviews and brief reports and notes focused on new data of theoretical and experimental research in the fields of marine biology, diversity of marine organisms and their populations and communities, patterns of distribution of animals and plants in the World Ocean, the results of a comprehensive studies of marine and oceanic ecosystems, anthropogenic impact on marine organisms and on the ecosystems.
- Intended audience: biologists, ecologists, biophysicists, hydrobiologists, radiobiologists, oceanologists, geographers, scientists of other related specialties, graduate students, and students of relevant scientific profiles.
- The articles are published in Russian and English.
- The journal is published four times a year.
- The subscription index in the “Russian Press” catalogue is E38872. The price is free.

You may order the journal

in the Scientific Information Department of IBSS.
Address: A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, 2 Nakhimov avenue, Sevastopol, 299011, Russian Federation.
Tel.: +7 8692 54-06-49.
E-mail: mbj@imbr-ras.ru.