



ISSN 2499-9768 print

МОРСКОЙ  
БИОЛОГИЧЕСКИЙ  
ЖУРНАЛ  
MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Том 8 № 1  
2023



**МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ**  
**MARINE BIOLOGICAL JOURNAL**

Выпуск посвящён 300-летию Российской академии наук.

*Журнал 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

**Васильева Е. Д.**, д. б. н., 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

**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

**Санжарова Н. И.**, чл.-корр. РАН, д. б. н., ВНИИРАЭ

**Совга Е. Е.**, д. г. н., проф., ФИЦ МГИ

**Стельмах Л. В.**, д. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

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

**Фесенко С. В.**, д. б. н., проф., ВНИИРАЭ

**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-т Нахимова, 2, Севастополь, 299011, РФ.

Тел.: +7 8692 54-41-10. E-mail: [mbj@imbr-ras.ru](mailto:mbj@imbr-ras.ru).

Сайт журнала: <https://marine-biology.ru>.

**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, Russia

*Assistant Editor*

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

*Managing Editor*

**Korneychuk Yu. M.**, PhD, IBSS, Russia

**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, Russia

**Fesenko S. V.**, D. Sc., Prof., RIRAE, Russia

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

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

**Konovalev S. K.**, Corr. Member of RAS, D. Sc., Prof.,

MHI RAS, Russia

**Magni P.**, PhD, CNR-IAS, Italy

**Milchakova N. A.**, PhD, IBSS, Russia

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

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

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

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

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

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

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

**Sanjharova N. I.**, Corr. Member of RAS, D. Sc., RIRAE, Russia

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

**Stelmakh L. V.**, D. Sc., IBSS, Russia

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

**Vasil'eva E. D.**, D. Sc., MSU, Russia

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

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

**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](mailto:mbj@imbr-ras.ru).

Journal website: <https://marine-biology.ru>.

**Co-publisher address:**

Zoological Institute Russian Academy of Sciences.

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

# МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

## MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2023 Том 8 № 1

Основан в феврале 2016 г.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Выходит 4 раза в год

### СОДЕРЖАНИЕ

#### Научные сообщения

*Бескаравайный М. М., Гиразосов В. Е.*

Особенности зимовки гидрофильных птиц у морских берегов Южного Крыма в условиях мягкой зимы 2019/2020 г. .... 3–15

*Воскобойников Г. М., Метелькова Л. О., Пуговкин Д. В., Салахов Д. О.*

Влияние сырой нефти на симбиотическую ассоциацию зелёной водоросли *Acrosiphonia arcta* (Dillwyn) Gain и эпифитных бактерий ..... 16–26

*Геворгиз Р. Г., Железнова С. Н., Малахов А. С.*

Продукционные характеристики культуры диатомовой водоросли *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann et Lewin в двухступенчатом хемостате ..... 27–50

*Де Маддалена А.*

Свидетельство неудачной атаки косаткой *Orcinus orca* (Linnaeus, 1758) большой белой акулы *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) (in Eng.) ..... 51–55

*Ковалев Н. Н., Лескова С. Е., Михеев Е. В.*

Рост *Isochrysis galbana* Parke, 1949 (Haptophyta) в миксотрофных условиях с использованием салициловой кислоты ..... 56–63

*Рауэн Т. В., Муханов В. С., Аганесова Л. О.*

Потребление частиц микропластика гетеротрофной динофлагеллятой *Oxvrrhis marina* ..... 64–75

*Седова Л. Г., Соколенко Д. А.*

Особенности пространственного распределения *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus kurilensis* (Bivalvia, Mytilidae) в заливе Петра Великого (Японское море) ..... 76–92

*Статкевич С. В., Ершов А. Б.*

Обнаружение чужеродного вида краба семейства Pilumnidae у берегов Севастополя (Чёрное море) ..... 93–98

*Тренкениш Р. П.*

Связь ростовых характеристик культур микроводорослей с возрастным состоянием клеток в онтогенезе (вероятностная модель) ..... 99–108

#### Заметки

*Селиванова О. Н., Жигадлова Г. Г.*

О распространении морской водоросли *Lukinia dissecta* Perestenko (Rhodomeniaceae, Rhodomeniales) в Северной Пацифике ..... 109–112

#### Хроника и информация

*Шадрин Н. В., Орлова М. И., Ануфриева Е. В., Смулов А. О.*

Выдающийся отечественный зоолог и гидробиолог В. В. Хлебович, к 90-летию ..... 113–118

К юбилею доктора биологических наук, профессора А. А. Солдатова ..... 119–120

# МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

## MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2023 Vol. 8 no. 1

---

Established in February 2016

SCIENTIFIC JOURNAL

4 issues per year

---

### CONTENTS

#### Scientific communications

- Beskaravayny M. M. and Giragosov V. E.*  
Features of hydrophilic birds wintering at sea coasts of Southern Crimea  
under conditions of the mild winter 2019/2020 (in Russ.) ..... 3–15
- Voskoboinikov G. M., Metelkova L. O., Pugovkin D. V., and Salakhov D. O.*  
The effect of crude oil on the symbiotic association of the green alga  
*Acrosiphonia arcta* (Dillwyn) Gain and epiphytic bacteria (in Russ.) ..... 16–26
- Gevorgiz R. G., Zheleznova S. N., and Malakhov A. S.*  
Production characteristics of a culture of the diatom  
*Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann et Lewin in a two-stage chemostat (in Russ.) ..... 27–50
- De Maddalena A.*  
Evidence of a failed predatory attempt by an orca, *Orcinus orca* (Linnaeus, 1758),  
on a great white shark, *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758) ..... 51–55
- Kovalev N. N., Leskova S. E., and Mikheev E. V.*  
Growth of *Isochrysis galbana* Parke, 1949 (Haptophyta) under mixotrophic conditions  
using salicylic acid (in Russ.) ..... 56–63
- Rauen T. V., Mukhanov V. S., and Aganesova L. O.*  
Ingestion of microplastics by the heterotrophic dinoflagellate *Oxyrrhis marina* (in Russ.) ..... 64–75
- Sedova L. G. and Sokolenko D. A.*  
Features of spatial distribution of *Crenomytilus grayanus* and *Modiolus kurilensis* (Bivalvia, Mytilidae)  
in Peter the Great Bay (the Sea of Japan) (in Russ.) ..... 76–92
- Statkevich S. V. and Ershov A. B.*  
Detection of an alien species of the Pilumnidae family  
off the coast of Sevastopol (the Black Sea) (in Russ.) ..... 93–98
- Trenkenshu R. P.*  
Relationship between growth characteristics of microalgae culture  
and age-specific cell state in ontogenesis (probabilistic model) (in Russ.) ..... 99–108
- #### Notes
- Selivanova O. N. and Zhigadlova G. G.*  
On the distribution of marine alga *Lukinia dissecta* Perestenko (Rhodymeniaceae, Rhodymeniales)  
in the Northern Pacific (in Russ.) ..... 109–112
- #### Chronicle and information
- Shadrin N. V., Orlova M. I., Anufrieva E. V., and Smurov A. O.*  
Outstanding Russian zoologist and hydrobiologist V. Khlebovich, on his 90<sup>th</sup> birthday (in Russ.) .... 113–118  
On the anniversary of D. Sc., Prof. A. Soldatov (in Russ.) ..... 119–120

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 598.231.25-154(292.471-13)“2019/2020”

**ОСОБЕННОСТИ ЗИМОВКИ ГИДРОФИЛЬНЫХ ПТИЦ  
У МОРСКИХ БЕРЕГОВ ЮЖНОГО КРЫМА  
В УСЛОВИЯХ МЯГКОЙ ЗИМЫ 2019/2020 Г.**

© 2023 г. М. М. Бескаравайный<sup>1</sup>, В. Е. Гиравосов<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Карадагская научная станция имени Т. И. Вяземского — природный заповедник РАН — филиал ФИЦ ИнБЮМ, Феодосия, Российская Федерация

<sup>2</sup>ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», Севастополь, Российская Федерация  
E-mail: [karavay54@mail.ru](mailto:karavay54@mail.ru)

Поступила в редакцию 30.07.2020; после доработки 11.01.2021;  
принята к публикации 20.10.2022; опубликована онлайн 14.03.2023.

Береговая зона — основное на юге Крыма зимнее местообитание гидрофильных птиц, видовой и количественный состав которых изучены достаточно полно, в том числе в условиях экстремальных похолоданий. Для выяснения влияния погодных условий на состояние орнитокомплексов и динамику внутрорегиональных перемещений птиц интерес представляет сравнение особенностей зимовки в тёплые и холодные зимы. Цель данной работы — выявить видовой состав, численность и биотопическое распределение гидрофильных птиц в южной части Крымского полуострова в условиях мягкой зимы. Исследования проведены в районе от посёлка Приморский у Феодосии до Севастополя (около 250 км) зимой 2019/2020 г., отличающейся преобладанием положительных температур. Обследованы основные береговые биотопы — акватории у открытых берегов, закрытые бухты и лиманные озёра. У открытых берегов выявлено 24 вида, что значительно меньше, чем в холодные сезоны (для сравнения: в холодную зиму 2012 г. здесь зимовал 41 вид). По разнообразию доминировали чайковые и гусеобразные; отмечены высокая численность и активная вдольбереговая миграция левантского буревестника и большого баклана, а также более низкая, чем в холодные зимы, численность гусеобразных, лысухи и некоторых чаек. В севастопольских бухтах выявлено 29 видов (для сравнения: в холодном январе 2008 г. — 35 видов). По разнообразию лидировали гусеобразные и чайковые, по численности — лысуха и озёрная чайка. На лиманных озёрах зимовало 24 вида, доминировали лысуха и гусеобразные, в основном красноглазая чернеть. Всего во всех исследованных биотопах в период мягкой зимы 2019/2020 г. обнаружено 44 вида птиц (61,1 % зимующих в регионе) из 11 отрядов. К особенностям зимы 2019/2020 г. относится высокая численность левантского буревестника; отмечена зимовка краснозобой гагары, короткохвостого поморника и малых лебедей.

**Ключевые слова:** гидрофильные птицы, Южный Крым, зимовка, мягкая зима, открытый берег, закрытые бухты, лиманные озёра, видовой состав, численность

Береговая зона Южного Крыма с прилегающей морской акваторией является основным в этой части полуострова зимним местообитанием гидрофильных птиц. К числу главных факторов, влияющих на качественный и количественный состав зимних орнитокомплексов данного региона,

относятся погодные условия в Северном Причерноморье, определяющие характер и интенсивность внутрорегиональных перемещений птиц. Так, при экстремальных похолоданиях, сопровождающихся ледоставом и снегопадами на севере Крыма и в Присивашье, имеет место массовая миграция птиц на незамерзающие акватории у южных берегов, что является характерной особенностью крымских зимовок [Pusanow, 1933]. В умеренные по температурным условиям зимние сезоны южнокрымские берега существенно уступают северным как по видовому разнообразию, так и по численности зимующих птиц.

В настоящее время видовой состав и количественные характеристики зимних орнитокомплексов у южных берегов Крыма изучены достаточно полно [Андрюшенко и др., 2012; Бескаравайный, 2008, 2013; Бескаравайный, Костин С., 1999; Мосалов и др., 2002], причём значительная часть исследований посвящена зимовкам в условиях холодной зимы [Андрюшенко и др., 2012; Бескаравайный, 2010]. Для выяснения влияния погодных условий на видовой состав и численность зимующих птиц, а также для определения закономерностей их многолетней динамики интерес представляет сравнение особенностей зимовки в холодные и тёплые зимы. Цель данной работы — выявить видовой состав, численность и биотопическое распределение гидрофильных птиц, зимующих у берегов Южного Крыма при мягких погодных условиях, на примере зимнего сезона 2019/2020 г.

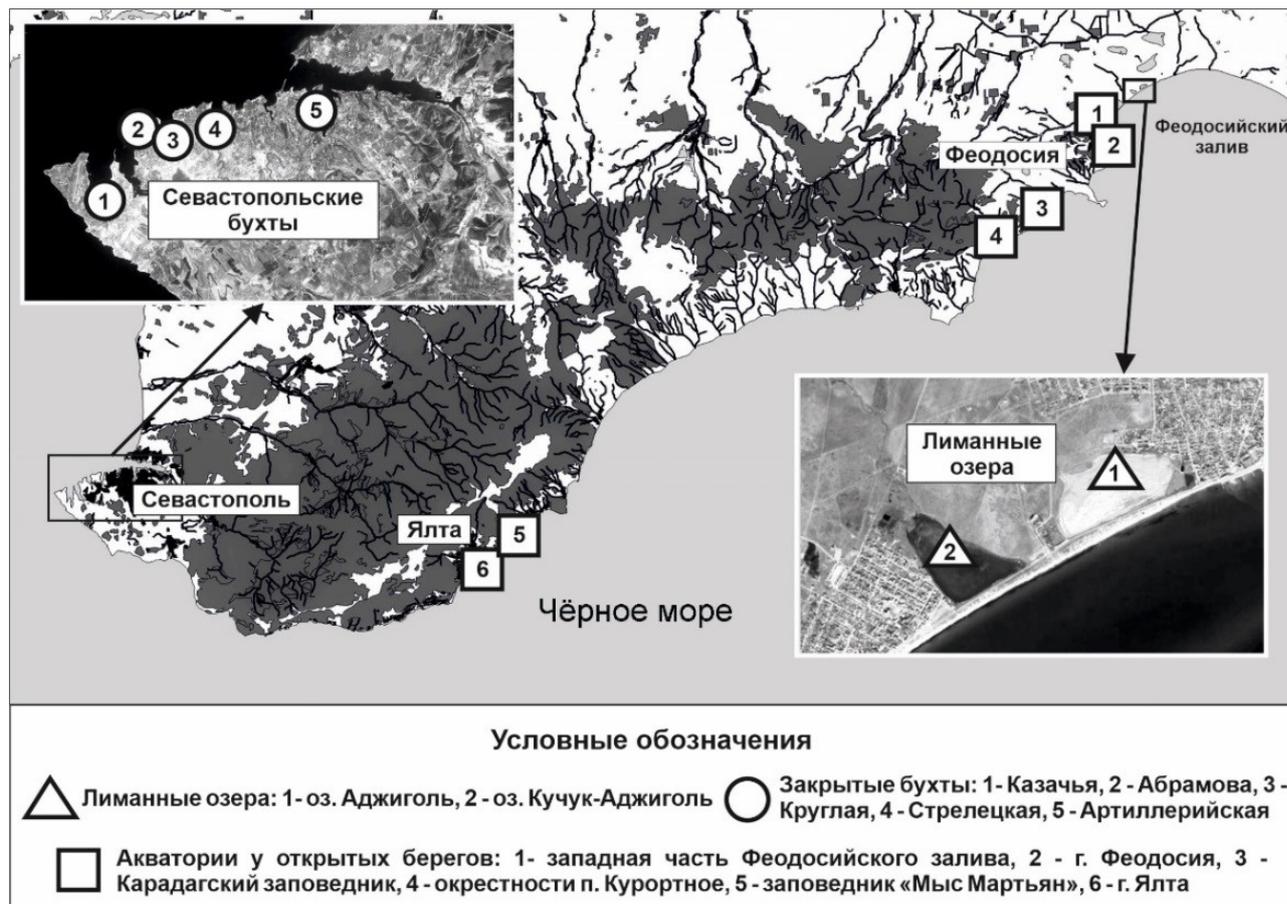
## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран зимой 2019/2020 г. на участке побережья Южного Крыма от посёлка Приморский Феодосийского городского округа до Севастополя (около 250 км вдоль береговой линии). Наблюдениями охвачены все основные используемые зимующими гидрофильными птицами биотопы морского происхождения — акватории у открытых берегов, закрытые бухты, лиманные озёра. Объектами наблюдений и учётов явились в основном представители отрядов гагарообразных, поганкообразных, трубконосых, пеликанообразных, аистообразных, гусеобразных, журавлеобразных и ржанкообразных. Были учтены также некоторые виды из других отрядов, экологически тесно связанные с околводными биотопами, — камышовый лунь *Circus aeruginosus* (Linnaeus, 1758), обыкновенный зимородок *Alcedo atthis* (Linnaeus, 1758) и тростниковая овсянка *Emberiza schoeniclus* (Linnaeus, 1758).

К зимующим отнесены виды, встреченные со второй половины декабря до первой декады февраля — в период, когда закончилась осенняя миграция и ещё не началась весенняя. Наблюдения и количественные учёты проводили главным образом в январе; они охватили три района (рис. 1) — восточный (акватории западной части Феодосийского залива, у Феодосии, Карадагского заповедника, посёлка Курортное), центральный (акватории у Ялты и заповедника «Мыс Мартьян») и западный (город Севастополь). На акваториях у открытых морских берегов птиц учитывали на шести вдольбереговых маршрутах длиной 1–4,2 км при ширине учётной полосы около 1 км. Подсчёт сидящих на акватории и берегу особей и направленно мигрирующих вдоль береговой линии проводили отдельно.

На акваториях прибрежных лиманных озёр и закрытых бухт проводили учёт всех замеченных особей (обследовано 2 озера и 5 бухт). Для сравнения количественных характеристик орнитокомплексов использовали такие показатели, как относительная численность (в пересчёте на 1 км<sup>2</sup> акватории) и индекс разнообразия Шеннона ( $H$ ) [Песенко, 1982]. Для расчётов применяли пакет программ Microsoft Excel.

Для наблюдений и учётов использовали бинокли с 10-кратным увеличением, в ряде случаев применяли фотографирование. Характеристика погодных условий приведена по материалам веб-сайта [Прогноз и архив погоды, 2020].



**Рис. 1.** Карта-схема района с пунктами проведения учётов птиц

**Fig. 1.** Schematic map of the area with the spots of bird counting

**Условия зимовки гидрофильных птиц в 2019/2020 г.** Береговая зона Южного Крыма включает широкий диапазон стаций морского происхождения, подробная классификация и характеристика которых приведены в ранее опубликованной работе [Бескаравайный, 2008]. В границах изучаемого региона мы рассматриваем следующие основные типы используемых гидрофильными птицами местообитаний.

1. Акватории у открытых морских берегов.

1.1. Акватория у приглубых берегов. Прилегает к береговой линии Южного берега Крыма на значительном её протяжении, характеризуется наибольшим уклоном дна (обычно 1–2°, глубина в пределах учётной полосы — до 30–50 м) и преобладанием галечного донного субстрата и галечных пляжей.

1.2. Акватория у отмелых берегов. Омывает Феодосийский залив, для которого характерны песчано-ракушечные пляжи и незначительный уклон (< 1°) песчано-илистого дна с глубиной в полосе учёта до 14–15 м.

Специфические биотопы представляют собой акватории, прилегающие к береговым зонам крупных городов: в западной части Феодосийского залива — Феодосии, в центральной части Южного берега — Ялты. Загрязнение моря и создание искусственных пляжей приводят здесь к изменению или разрушению донных сообществ, образующих естественную кормовую базу. С другой стороны, в городах птицы находят альтернативные источники корма в виде пищевых отходов и подкормки.

2. Закрытые бухты. Учёты птиц проводили в бухтах Казачьей, Абрамова, Круглой, Стрелецкой и Артиллерийской, расположенных на северном побережье Гераклеяского полуострова в черте города Севастополя. При ширине 0,2–1,9 км они врезаются в береговую линию на 0,4–2,2 км; глубина приустьевых участков составляет 15–20 м, а в вершинных частях, где держится не менее 90 % птиц, не превышает 3 м. В некоторых бухтах сохранились фрагменты тростниковых сообществ.

3. Лиманные солёные озёра Аджиголь и Кучук-Аджиголь у восточной окраины Феодосии. Отделены от моря песчаными пересыпями шириной 100–120 м. В связи с малым количеством осадков в 2019 г., зимой 2019/2020 г. площадь этих озёр была сравнительно небольшой (Аджиголь — 0,25 км<sup>2</sup>, Кучук-Аджиголь — 0,30 км<sup>2</sup>); глубина составляла около 0,5 м. В качестве зимних местообитаний птиц данные озёра пригодны только в безморозные периоды, когда их акватории не покрыты льдом.

Зимние сезоны после наиболее значительного в начале XXI в. похолодания (в конце января — феврале 2012 г.) [Андрющенко и др., 2012] характеризовались отсутствием глубоких и продолжительных понижений температуры. В течение последних семи лет (с 2014 по 2020 г.) средние значения температуры воздуха и поверхности моря в январе в районах учёта птиц составили: в Феодосии — +2,2 и +8,9 °С соответственно, в Ялте — +4,2 и +9,8 °С, в Севастополе — +3,8 и +9,4 °С; в среднем по трём районам — +3,4 и +9,4 °С. В основной период проведения учётов птиц (январь 2020 г.), результаты которых представлены в данной статье, средняя для региона температура воздуха составила +4,0 °С, воды — +10,1 °С [Прогноз и архив погоды, 2020], что соответствует показателям мягкой зимы для побережья Южного Крыма. Положительные температуры преобладали также на севере Крыма и в Присивашье — в районах массовых зимовок гидрофильных птиц. Периоды с отрицательной температурой воздуха были кратковременными и пришлись главным образом на январь и февраль (как правило, не ниже –2 °С и не более трёх дней подряд). Похолодание со снегопадом на юге Крыма (–6...–9 °С) и в северных районах (до –12 °С) имело место с 7 по 10 февраля.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Орнитокомплекс акватории у открытых морских берегов.** В этом биотопе формирование зимнего орнитокомплекса началось в середине сентября с появлением регулярных небольших скоплений кряквы *Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758 (13 особей) и озёрной чайки *Larus ridibundus* Linnaeus, 1766 (30 особей) у Феодосии. В октябре зарегистрированы большая поганка *Podiceps cristatus* (Linnaeus, 1758) (первая дата — 14 октября) и чернозобая гагара *Gavia arctica* Linnaeus, 1758 (20 октября), 10 ноября у Феодосии — лебедь-шипун *Cygnus olor* (Gmelin, 1789) и лысуха *Fulica atra* Linnaeus, 1758. С существенным запозданием по сравнению с прилётом в предыдущие годы отмечен прилёт черношейной поганки *Podiceps nigricollis* Brehm, 1831 — 8 ноября (средняя многолетняя дата — 5 октября [Бескаравайный, 2008]). В период с середины декабря до конца января регистрировали максимальную численность левантского буревестника *Puffinus yelkouan* (Aserbi, 1827). К середине марта местá зимовки покинуло большинство лебедей-шипун и крякв, со второй половины до конца месяца продолжался постепенный отлёт озёрной чайки.

Всего у открытых берегов зимой 2019/2020 г. выявлено 24 вида [с учётом отмеченного у Севастополя 19.12.2019 короткохвостого поморника *Stercorarius parasiticus* (Linnaeus, 1758), а также наблюдаемых только пролетающими над акваторией левантского буревестника и поганки *Tadorna tadorna* (Linnaeus, 1758)], из которых 4 (серощёкая поганка *Podiceps grisegena* (Boddaert, 1783), левантский буревестник, поморник и малая чайка *Larus minutus* Pallas, 1776)

были специфичными для данного орнитокомплекса (табл. 1). Это 37,5 % от общего количества известных для указанного биотопа видов (не менее 64) [Андрющенко и др., 2012; Бескаравайный, 2008; Бескаравайный, Костин С., 1999; Мосалов и др., 2002] и значительно меньше, чем в сезоны с экстремальными похолоданиями. Так, во время последнего такого похолодания (в январе — феврале 2012 г.) в данном биотопе установлена зимовка 41 вида [Андрющенко и др., 2012].

По видовому богатству доминировали чайковые (8 видов из 12, известных для данного биотопа) и гусеобразные (6 из 28; при похолодании в 2012 г. отмечено 20). Остальные отряды были представлены 1–3 видами. Характерной чертой этой и других зим, аналогичных по погодным условиям, явилось отсутствие большинства гусеобразных (лебедь-кликун *Cygnus cygnus* (Linnaeus, 1758), чирок-свистунок *Anas crecca* Linnaeus, 1758, красноносый нырок *Netta rufina* (Pallas, 1773), морская чернеть *Aythya marila* (Linnaeus, 1761), обыкновенный гоголь *Bucephala clangula* (Linnaeus, 1758), луток *Mergellus albellus* (Linnaeus, 1758) и др.), зимующих у южных берегов только при экстремальных похолоданиях и замерзании мелководий на их традиционных местах зимовок в Северном Причерноморье. Следует отметить и отсутствие некоторых видов в ряде районов центральной части Южного берега, где ранее они зимовали регулярно. Так, на прибрежных акваториях заповедника «Мыс Мартыян» и Ялты не зарегистрированы чернозобая гагара и длинноносый крохаль *Mergus serrator* Linnaeus, 1758 (среднемноголетняя зимняя плотность в предыдущие зимы — 3,1 и 3,9 ос.·км<sup>-1</sup> соответственно [Бескаравайный, 2008]), отмеченные в этот сезон только на востоке региона. У мыса Мартыян не зарегистрирована и черношейная поганка — прежде один из наиболее постоянных элементов зимнего орнитокомплекса (среднемноголетняя плотность составляет 4,1 ос.·км<sup>-1</sup>).

По численности на разных участках акватории преобладали рыбацкие или преимущественно рыбацкие виды (левантский буревестник, бакланы; у восточных берегов — чернозобая гагара), а также виды широкого трофического спектра — средиземноморская чайка *Larus michahellis* J. F. Naumann, 1840 и хохотунья *Larus cachinnans* Pallas, 1811. В центральной части Южного берега за счёт значительных скоплений указанных видов (за исключением чернозобой гагары) общая численность зимующих птиц была максимальной. Отмечено существенное возрастание численности озёрной чайки у Ялты по сравнению со значением в период депрессии конца 1990-х — начала 2000-х гг., когда здесь зимовало 68–306 особей [Бескаравайный, 2008; Костин С. и др., 1998]. Скопление из нескольких десятков тысяч буревестников наблюдали и в открытом море у Севастополя 23.01.2020 (М. И. Стефанович, личное сообщение).

Характерное для открытых берегов количественное доминирование некоторых видов обусловило низкое значение индекса Шеннона (1,54), отражающего разнообразие и выровненность орнитокомплекса. Минимальное значение показателя зафиксировано у Ялты (0,38) за счёт резкого доминирования озёрной чайки. Высокая вариабельность относительной численности и разнообразия орнитокомплексов на открытых акваториях объясняется сравнительно кратковременным пребыванием в том или ином районе стай кочующих птиц, особенно левантского буревестника, большого баклана и чаек — хохотуньи и средиземноморской.

Из массовых видов птиц открытых акваторий особо следует отметить большого баклана и левантского буревестника, которые в продолжение зимнего сезона активно мигрировали вдоль берегов. Так, вдольбереговые кормовые кочёвки бакланов регистрировали в районе от Ялты, где в январе их интенсивность составляла более 500 ос.·ч<sup>-1</sup>, до Севастополя, где численность стай у открытого берега достигала 2,2 тыс. особей. Об интенсивности кочёвок буревестников дают представление следующие наблюдения: 20 декабря у берегов Карадага в течение 5 мин в юго-западном направлении пролетело около 3 тысяч птиц; в районе Ялты 27 января интенсивность полёта в восточном и западном направлениях составила 1240 и 2270 ос.·ч<sup>-1</sup> соответственно.

**Таблица 1.** Численность зимующих птиц у открытых морских берегов в 2019/2020 г.  
**Table 1.** Abundance of wintering birds off the open sea coasts in 2019/2020

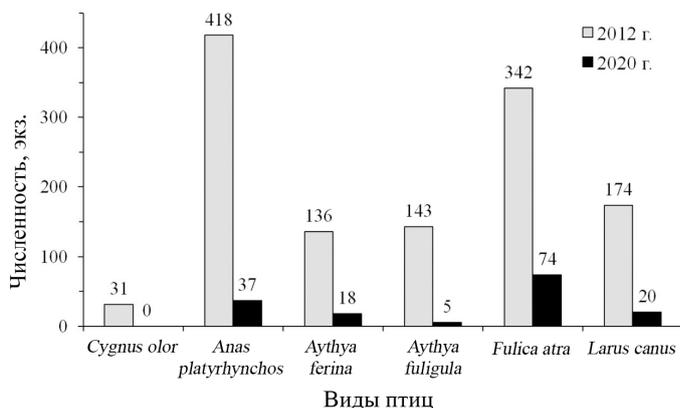
Вид	Акватории у приглубых берегов (Южный берег)			Акватория у отмельных берегов (Феодосийский залив)		Всего учтено, 14,5 км
	Восточная часть — Карадагский заповедник и окрестно- сти посёлка Курортное, 5 км	Центральная часть		Окрестности посёлка Приморский, 4,2 км	Феодосия, 2,3 км	
		Заповедник «Мыс Мартьян», 2 км	Ялта, 1 км			
<i>Gavia arctica</i>	15 / 3,0	–	–	47 / 11,2 (11)	1 / 0,4	63 (11)
<i>Podiceps nigricollis</i>	21 / 4,2	–	3 / 3,0	7 / 1,7	28 / 12,2	59
<i>Podiceps griseogen</i>	–	–	–	1 / 0,2	–	1
<i>Podiceps cristatus</i>	2 / 0,4 (3)	24 / 12,0	10 / 10,0	4 / 1,0	4 / 1,7	44
<i>Puffinus yelkouan</i>	–	(~ 4000)	–	–	–	(4000)
<i>Phalacrocorax carbo</i>	(4)	590 / 295 (855)	1 / 1,0	96 / 22,9 (11)	1 / 0,4	688 (870)
<i>Phalacrocorax aristotelis</i>	68 / 13,6	60 / 30,0 (90)	10 / 10,0	–	1 / 0,4	139 (90)
<i>Cygnus olor</i>	–	–	–	3 / 0,7	13 / 5,7	16
<i>Tadorna tadorna</i>	–	–	–	(20)	–	(20)
<i>Anas platyrhynchos</i>	110 / 22,0	2 / 1,0	37 / 37,0	–	160 / 69,6	309
<i>Aythya ferina</i>	–	–	18 / 18,0	–	–	18
<i>Aythya fuligula</i>	–	–	5 / 5,0	–	70 / 30,4	75
<i>Mergus serrator</i>	5 / 1,0	–	–	–	–	5
<i>Fulica atra</i>	–	–	74 / 74,0	–	228 / 99,1	302
<i>Gallinula chloropus</i>	–	–	–	–	1 / 0,4	1
<i>Larus minutus</i>	1 / 0,2	–	–	–	–	1
<i>Larus melanocephalus</i>	1 / 0,2	–	–	–	–	1
<i>Larus ridibundus</i>	–	–	~ 2500 / 2500,0	41 / 9,8	439 / 190,9	2980
<i>Larus cachinnans</i>	19 / 3,8	~ 400 / 200,0	5 / 5,0	15 / 3,6 (10)	25 / 10,9	464 (10)
<i>Larus michahellis</i>						
<i>Larus canus</i>	–	–	20 / 20,0	5 / 1,2	28 / 12,2	53
<i>Thalasseus sandvicensis</i>	–	–	4 / 4,0	3 / 0,7	–	7
<i>Alcedo atthis</i>	–	–	–	–	1 / 0,4	1
Всего видов (без пролетающих)	10	6	13	11	15	21
Всего особей (без пролетающих)	242	1076	2687	222	1000	5227
Численность на 1 км <sup>2</sup> (без пролетающих)	48	538	2687	53	435	360
Индекс Шеннона	1,46	0,95	0,38	1,59	1,58	1,54

**Примечание.** Представление численности: учтённых особей, всего / в пересчёте на 1 км<sup>2</sup> акватории; в скобках — пролетающих над морской акваторией и берегом. Данные по численности двух близких видов чаек, *Larus cachinnans* и *L. michahellis*, просуммированы в связи со сложностью их идентификации на больших расстояниях.

**Note.** Data on the abundance are given as follows: counted individuals, in total / in terms of 1 km<sup>2</sup> of water area; in brackets, individuals flying over the sea and the coast. Data on the abundance of two closely related gull species, *Larus cachinnans* and *L. michahellis*, are summarized due to the difficulty of their identification from a long distance.

На востоке региона отмечена относительно высокая численность чернозобой гагары, а у Феодосии и на отдельных участках дикого берега (Карадагский заповедник) — высокие концентрации кряквы. Группу доминантов у крупных городов — Феодосии и Ялты — дополняли лысуха и озёрная чайка; эти виды, а также лебедь-шипун, красноголовая [*Aythya ferina* (Linnaeus, 1758)] и хохлатая [*Aythya fuligula* (Linnaeus, 1758)] чернети и сизая чайка [*Larus canus* Linnaeus, 1758] держались исключительно или преимущественно в пределах городских акваторий (см. табл. 1).

В целом в условиях мягкой зимы для орнитокомплекса открытых берегов характерны относительная бедность видового состава, спорадическое распространение и низкая, по сравнению с таковой в холодные зимы, численность большинства гусеобразных, лысухи и некоторых чаек. В качестве подтверждения приведём сравнение численности некоторых видов в центральной части региона, у Ялты (рис. 2), в условиях мягкой зимы (2020 г.) и экстремально холодной зимы (2012 г.) [Андрющенко и др., 2012]. В 2012 г. похолодание продолжалось с конца января до середины февраля (в северных районах Причерноморья температура опускалась до  $-18...-27$  °C), а ледовый покров держался на водоёмах до середины марта, что вызвало перемещение значительного количества птиц к южным берегам [Андрющенко и др., 2012].



**Рис. 2.** Сравнение численности некоторых фоновых видов птиц, зимующих у Ялты в условиях экстремально холодной зимы (январь — начало февраля 2012 г.) [Андрющенко и др., 2012] и мягкой зимы (январь 2020 г.)

**Fig. 2.** Comparison of the abundance of several most common bird species wintering near Yalta under extreme cold winter conditions (January–early February 2012) [Andryushchenko et al., 2012] and mild winter conditions (January 2020)

**Орнитокомплекс закрытых бухт Севастополя.** В бухтах северной части Гераклеяского полуострова формирование зимнего орнитокомплекса началось с прилёта больших поганок (21 сентября) и заметного роста численности кряквы в сентябре. В следующем месяце появились чернети — хохлатая (6 октября) и красноголовая (13 октября). В середине — второй половине месяца существенно возросла численность лысухи и летующих здесь озёрных чаек. На ноябрь пришлись первые регистрации лебедя-шипуна (6 ноября) и сизой чайки (24 ноября). В первой половине декабря численность этих двух видов, а также большой поганки и большого баклана существенно возросла, а численность кряквы, красноголовой чернети и озёрной чайки достигла максимума. В январе отмечена максимальная численность большого баклана и хохлатой чернети; в конце первой декады февраля, с которым совпало кратковременное похолодание, — большой поганки, лысухи и сизой чайки. В феврале начался отлёт большого баклана, красноголовой и хохлатой чернетей (последняя дата — 10 марта), лысухи; со второй половины февраля — большой поганки, лебедя-шипуна и кряквы; в марте — озёрной и сизой чаек (последняя дата — 4 апреля). В середине — второй половине марта большинство птиц покинуло бухты.

В составе орнитокомплекса бухт Севастополя зимой 2019/2020 г. отмечено 29 видов (табл. 2), или 59,2 % от общего числа видов, зарегистрированных в данном биотопе за все годы наблюдений (49) [Бескаравайный, 2013; Гиригосов и др., 2015, 2021; наши неопубликованные данные]. Для сравнения: после длительного похолодания в Крыму в первой половине января 2008 г. (в Симферополе — до  $-14$  °C) [Прогноз и архив погоды, 2020] здесь зимовало не менее 35 видов [Бескаравайный, 2013].

**Таблица 2.** Численность зимующих птиц в закрытых бухтах Севастополя и на лиманных озёрах у Феодосии зимой 2019/2020 г.

**Table 2.** Abundance of wintering birds in closed Sevastopol bays and on liman lakes near Feodosiya in the winter 2019/2020

Вид	Севастопольские бухты						Лиманные озёра у Феодосии		
	Каз., 1,14 км <sup>2</sup>	Абр., 0,05 км <sup>2</sup>	Кр., 0,66 км <sup>2</sup>	Стр., 0,78 км <sup>2</sup>	Арт., 0,13 км <sup>2</sup>	Всего учтено, 2,75 км <sup>2</sup>	Кучук- Аджи- голь, 0,3 км <sup>2</sup>	Аджи- голь, 0,25 км <sup>2</sup>	Всего учтено, 0,55 км <sup>2</sup>
<i>Gavia stellata</i>	–	–	1	–	–	1	–	–	–
<i>Gavia arctica</i>	–	10	1	1	–	12	–	–	–
<i>Podiceps ruficollis</i>	16	–	3	6	–	25	–	–	–
<i>Podiceps nigricollis</i>	1	3	6	–	–	11	5	–	5
<i>Podiceps auritus</i>	1	–	1	–	–	2	–	–	–
<i>Podiceps cristatus</i>	317	–	90	1	–	408	14	–	14
<i>Phalacrocorax carbo</i>	153	4	13	19	5	189	–	–	–
<i>Phalacrocorax aristotelis</i>	1	2	–	–	–	3	–	–	–
<i>Botaurus stellaris</i>	–	–	–	–	–	–	1	–	1
<i>Egretta alba</i>	–	–	–	–	–	–	6	–	6
<i>Ardea cinerea</i>	2	–	1	1	–	4	6	–	6
<i>Anser anser</i>	–	–	–	–	–	–	50	–	50
<i>Cygnus olor</i>	2	–	18	–	–	20	71	1	72
<i>Cygnus cygnus</i>	–	–	–	–	–	–	14	–	14
<i>Cygnus bewickii</i>	–	–	–	–	–	–	5	–	5
<i>Tadorna tadorna</i>	–	–	–	–	–	–	48	21	69
<i>Anas platyrhynchos</i>	44	–	145	2	–	191	160	21	6
<i>Anas crecca</i>	14	–	1	–	–	15	2	–	2
<i>Anas strepera</i>	–	–	–	–	–	–	~40	–	~40
<i>Anas penelope</i>	1	–	–	–	–	1	2	–	2
<i>Anas clypeata</i>	–	–	–	–	–	–	15	–	15
<i>Netta rufina</i>	–	–	1	–	–	1	50	–	50
<i>Aythya ferina</i>	47	–	41	8	–	96	470	–	470
<i>Aythya fuligula</i>	64	–	46	10	97	217	39	–	39
<i>Mergus serrator</i>	3	–	–	–	–	3	–	–	–
<i>Circus aeruginosus</i>	–	–	–	–	–	–	1	–	1
<i>Rallus aquaticus</i>	–	–	1	–	–	1	–	–	–
<i>Gallinula chloropus</i>	2	–	5	7	–	14	–	–	–
<i>Fulica atra</i>	1150	–	306	187	362	2005	670	6	676
<i>Tringa totanus</i>	1	–	–	–	–	1	–	–	–
<i>Calidris alpina</i>	3	–	–	–	–	3	–	–	–
<i>Gallinago gallinago</i>	–	–	–	–	–	–	1	6	7
<i>Larus melanocephalus</i>	–	–	8	2	–	10	–	–	–
<i>Larus ridibundus</i>	40	2	245	194	121	602	18	32	50
<i>Larus cachinnans</i>	25	9	78	53	5	170	–	2	2
<i>Larus michahellis</i>								–	–

Продолжение на следующей странице...

Вид	Севастопольские бухты						Лиманные озёра у Феодосии		
	Каз., 1,14 км <sup>2</sup>	Абр., 0,05 км <sup>2</sup>	Кр., 0,66 км <sup>2</sup>	Стр., 0,78 км <sup>2</sup>	Арт., 0,13 км <sup>2</sup>	Всего учтено, 2,75 км <sup>2</sup>	Кучук- Аджи- голь, 0,3 км <sup>2</sup>	Аджи- голь, 0,25 км <sup>2</sup>	Всего учтено, 0,55 км <sup>2</sup>
<i>Larus canus</i>	61	2	66	6	13	148	–	–	–
<i>Thalasseus sandvicensis</i>	4	–	1	–	–	5	–	–	–
<i>Alcedo atthis</i>	–	–	–	1	–	1	–	–	–
<i>Emberiza schoeniclus</i>	–	–	–	–	–	–	–	≥ 20	≥ 20
Всего видов	23	8	23	16	7	29	22	8	24
Всего особей	1953	32	1078	498	603	4164	1688	109	1797
Численность на 1 км <sup>2</sup>	1715	696	1624	643	4674	1513	5627	436	3267
Индекс Шеннона	1,49	1,72	2,07	1,50	1,09	1,82	1,84	1,74	1,96

**Примечание.** Севастопольские бухты: Казачья (Каз.); Абрамова (Абр.); Круглая (Кр.); Стрелецкая (Стр.); Артиллерийская (Арт.).

**Note.** Sevastopol bays: Kazachya (Kaz.); Abramov (Abr.); Kruglaya (Kr.); Streletskaaya (Str.); Artilleriiskaya (Art.).

Относительно высокое экологическое разнообразие орнитокомплекса бухт, включающего виды, типичные для мелководий (многие гусеобразные, кулики), тростниковых зарослей (поганки, цапли, лысуха и др.) и открытых акваторий (бакланы, чайки), обусловлено как значительной внутрибиотопической дифференциацией, так и их связью с открытым морем. Специфичными были 6 видов: краснозобая гагара *Gavia stellata* (Pontoppidan, 1763), поганки малая *Podiceps ruficollis* (Pallas, 1764) и красношейная *Podiceps auritus* (Linnaeus, 1758), пастушок *Rallus aquaticus* Linnaeus, 1758, травник *Tringa totanus* (Linnaeus, 1758) и чернозобик *Calidris alpina* (Linnaeus, 1758).

Лидирующее положение по количеству видов занимали гусеобразные (8 из 22 известных здесь) и чайковые (6 из 8). Отсутствовали или были встречены в единичном количестве обычные только в периоды похолоданий лебедь-кликун, свиязь *Anas penelope* Linnaeus, 1758, красноносый нырок, обыкновенный гоголь, луток и др. По сравнению с данными учётов после похолодания в январе 2008 г., численность красноголовой чернети, лысухи и сизой чайки в январе 2020 г. была ниже в 2,5–3 раза, а лебедя-шипуна — в 7 раз.

По численности в большинстве бухт существенно преобладали лысуха и озёрная чайка, в бухте Казачьей группу доминантов дополняли большая поганка и большой баклан, в бухте Круглой — кряква.

Наиболее благоприятные условия для птиц складываются в бухтах Казачьей и Круглой, отличающихся разнообразием биотопов (заросли тростника, обширные мелководья с разными типами грунтов) и кормовых ресурсов (сообщества фито- и зообентоса, богатая ихтиофауна), а также наличием малопосещаемых участков побережья в границах режимных предприятий. По указанным причинам орнитокомплексы этих двух бухт характеризовались высокими показателями разнообразия и лидировали как по видовому богатству, так и по абсолютной численности птиц (см. табл. 2).

Малое количество зимующих видов в бухте Артиллерийской обусловлено отсутствием мелководий и околководной растительности у забетонированных берегов, а также интенсивным судоходством. Но при сравнительно небольшом количестве особей относительная численность (плотность) птиц в этой бухте за счёт малой её площади была самой высокой.

В бухте Стрелецкой, второй по площади в ряду обследованных бухт, но подверженной таким негативным факторам, как интенсивное судоходство и обустройство большей части береговой полосы причалами, относительная численность птиц была самой низкой. Аналогичные условия определили бедность видового состава и низкую относительную численность птиц в небольшой по площади и более открытой, чем другие, бухте Абрамова. В составе её орнитокомплекса количественно преобладали виды, типичные для открытых берегов (см. табл. 2).

**Орнитокомплекс лиманных озёр.** На озёрах у Феодосии рост численности лебедя-шипун, красноглазого и хохлатой чернети стал заметным в первой декаде октября, кряквы — в середине этого месяца. В начале января отмечены максимальная численность красноногого нырка и появление серого гуся *Anser anser* (Linnaeus, 1758), в середине — максимум численности шипуна, кряквы, красноглазого чернети и лысухи, а также первые регистрации лебедя-кликун и малого лебедя *Cygnus bewickii* (рис. 3). К концу января максимальной численности достигла хохлатая чернеть, в первых числах февраля — чирок-свистунок и пеганка *Tadorna tadorna*; в это же время отмечено появление серой утки *Anas strepera* Linnaeus, 1758 и свиязи. К первой декаде марта заметно снизилась численность красноглазого чернети и лысухи, а к середине месяца — лебедя-шипун и красноногого нырка.



**Рис. 3.** Малые лебеди (*Cygnus bewickii*) и лебедь-кликун (*Cygnus cygnus*) на озере Кучук-Аджиголь у Феодосии, 27.01.2020, фото М. Н. Косаревой

**Fig. 3.** Bewick's swans (*Cygnus bewickii*) and whooper swan (*Cygnus cygnus*) on Kuchuk-Adzhigol Lake near Feodosiya, 27.01.2020, photo by M. Kosareva

Всего в зимний сезон 2019/2020 г. на озёрах обнаружено 24 вида (см. табл. 2), или 58,5 % от общего числа видов, отмеченных на зимовке (41). Видовой состав характеризовался значительным числом видов тростникового комплекса (13) и высокой специфичностью (10 видов: большая выпь *Botaurus stellaris* (Linnaeus, 1758), большая белая цапля *Egretta alba* (Linnaeus, 1758), серый гусь, лебедь-кликун, малый лебедь, серая утка, широконоск *Anas clypeata* Linnaeus, 1758, камышовый лунь, бекас *Gallinago gallinago* (Linnaeus, 1758) и тростниковая овсянка).

Количество видов, абсолютная и относительная численность особей птиц на более полном озере Кучук-Аджиголь были значительно выше, чем на озере Аджиголь. Основу орнитокомплекса составили гусеобразные (11 видов); по численности в продолжение всего периода зимовки доминировали красноглазая чернеть, кряква и лысуха. Кратковременные скопления серой утки и малого лебедя были самыми крупными из известных для этих видов на юге Крыма.

**Заключение.** В условиях мягкой зимы, сложившихся в Северном Причерноморье в 2019/2020 г., у морских берегов Южного Крыма зимовало не менее 44 видов гидрофильных птиц из 11 отрядов, или 61,1 % всех известных на зимовке в этом регионе (72 вида) [Андрющенко и др., 2012; Бескаравайный, 2008; Бескаравайный, Костин С., 1999; Костин Ю., 1983; Мосалов и др., 2002].

Качественная и количественная обеднёность орнитокомплексов в такие зимы наиболее заметна на акваториях у открытых берегов, что, наряду с погодным фактором, обусловлено относительным однообразием и невысокой кормностью биотопов. Здесь отмечено менее половины известных для этих биотопов видов, зарегистрирована низкая, по сравнению с таковой в холодные зимы, численность большинства гусеобразных, лысухи и некоторых чаек, а на отдельных участках — и отсутствие ряда регулярно зимующих видов (чернозобая гагара, черношейная поганка, длинноносый крохаль).

Роль этих акваторий как зимнего местообитания гидрофильных птиц повышается только во время похолоданий, когда замерзание водоёмов на севере полуострова и в континентальных районах провоцирует массовую миграцию птиц к южным берегам. Так, в некоторых районах центральной части Южного берега численность фоновых видов тёплой зимой 2019/2020 г. оказалась в 8 раз ниже численности экстремально холодной зимой 2011/2012 г.

Более полно (около 60 % общего видового состава) были представлены орнитокомплексы, связанные с более или менее изолированными от открытого моря акваториями. Максимальное видовое и экологическое разнообразие птиц установлено для закрытых бухт Севастополя, обладающих такими благоприятными свойствами, как защищённость от зимних штормов и разнообразие биотопов. Но при довольно высокой численности в 2020 г. количество некоторых фоновых видов по сравнению с количеством холодной зимой 2008 г. было ниже в 2,5–7 раз. К характерным особенностям орнитокомплекса полностью изолированных от моря лиманных озёр следует отнести большое количество видов тростникового комплекса и наиболее высокую специфичность видового состава.

При своей относительной качественной бедности (14 видов, или 50 % известных в регионе) группа гусеобразных тем не менее была лидирующей по числу видов (за исключением акваторий у открытых приглубых берегов). По численности представители данного отряда (кряквы и красноголовая чернеть) входили в группу доминантов на озере Кучук-Аджиголь у Феодосии и в большинстве бухт Севастополя. Более полно представлена вторая по видовому разнообразию группа — чайковые (*Lari*) (8 видов, 61,5 %), численность которых была высокой в бухтах Севастополя, у других крупных городов (озёрная чайка) и на некоторых неурбанизированных участках берега (средиземноморская чайка и хохотунья). В число доминантов входили также большой баклан, левантский буревестник (на открытых акваториях) и лысуха (в бухтах и на лиманных озёрах).

К особенностям зимнего периода 2019/2020 г. следует отнести очень высокую численность левантского буревестника, а также существенное возрастание численности озёрной чайки у Ялты. Интерес представляют регистрации краснозобой гагары и короткохвостого поморника, известных в зимнее время в Крыму по единичным наблюдениям [Костин Ю., 1983]. Зимовка на юге полуострова группы из пяти малых лебедей подтверждает тенденцию к увеличению с первой половины 1980-х гг. численности этого вида на юге России и Украины [Белик и др., 2012].

*Работа выполнена в рамках государственного задания КНС — ПЗ РАН — филиала ФИЦ ИнБЮМ по теме № 121032300023-7 и ФИЦ ИнБЮМ по теме № 121030100028-0.*

**Благодарность.** Авторы выражают искреннюю благодарность А. Б. Гринченко, М. Н. Косаревой и М. И. Стефановичу, любезно предоставившим сведения о своих наблюдениях, которые были использованы в данной работе, а также анонимным рецензентам за ценные замечания, позволившие улучшить статью.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Андриющенко Ю. А., Бескаравайный М. М., Костин С. Ю., Попенко В. М., Прокопенко С. П. О зимовке птиц на Юге Крыма в экстремальных условиях зимы 2011/2012 гг. // *Бранта* : сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. 2012. Вып. 15. С. 140–147. [Andryushchenko Yu. A., Beskaravayny M. M., Kostin S. Yu., Popenko V. M., Prokopenko S. P. On the bird wintering in the south of the Crimea under extreme winter conditions of 2011/2012. *Branta* : sbornik nauchnykh trudov Azovo-Chernomorskoj ornitologicheskoi stantsii, 2012, iss. 15, pp. 140–147. (in Russ.)]. <https://branta.org.ua/en/branta-issues/branta-15/15-11.html>
2. Белик В. П., Гугуева Е. В., Ветров В. В., Махмутов Р. Ш. Миграции малого лебедя в Волго-Ахтубинской пойме // *Казарка* : бюллетень рабочей группы по гусеобразным Северной Евразии. 2012. Т. 15, № 1. С. 13–29. [Belik V. P., Gugueva E. V., Vetrov V. V., Makhmutov R. Sh. Migration of the Bewick's swan (*Cygnus bewickii*) in the Volga–Akhtuba floodplain. *Kazarka* : byulleten' rabochei gruppy po guseobraznym Severnoi Evrazii, 2012, vol. 15, no. 1, pp. 13–29. (in Russ.)]
3. Бескаравайный М. М. *Птицы морских берегов Южного Крыма*. Симферополь : Н.Орианда, 2008. 160 с. [Beskaravayny M. M. *Ptitsy morskikh beregov Yuzhnogo Kryma*. Simferopol : N.Orianda, 2008, 160 p. (in Russ.)]
4. Бескаравайный М. М. Экстремальные похолодания как фактор формирования зимовок гидрофильных видов птиц на Юге Крыма // *Бранта* : сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. 2010. Вып. 13. С. 21–32. [Beskaravayny M. M. Extreme falls of temperature as a factor of formation of hydrophilic birds winterings in the South Crimea. *Branta* : sbornik nauchnykh trudov Azovo-Chernomorskoj ornitologicheskoi stantsii, 2010, iss. 13, pp. 21–32. (in Russ.)]. <https://branta.org.ua/en/branta-issues/branta-13/13-03.html>
5. Бескаравайный М. М. Зимовка птиц в сева-стопольских бухтах // *Птицы и окружающая среда* : сборник научных трудов / под ред. И. Т. Русева, В. П. Стойловского, А. И. Корзюкова, Д. А. Кивганова. Одесса : Апрель, 2013. С. 24–29. [Beskaravayny M. M. Zimovka ptits v sevastopol'skikh bukhtakh. In: *Ptitsy i okruzhayushchaya sreda* : sbornik nauchnykh trudov / I. T. Rusev, V. P. Stoilovskii, A. I. Korzyukov, D. A. Kivganov (Eds). Odesa : Aprel', 2013, pp. 24–29. (in Russ.)]
6. Бескаравайный М. М., Костин С. Ю. Структура и распределение зимней гидрофильной орнитофауны Южного берега Крыма // *Проблемы изучения фауны Юга Украины*. Одесса : Астропринт ; Мелитополь : Бранта, 1999. С. 19–33. [Beskaravayny M. M., Kostin S. Yu. Struktura i raspredelenie zimnei gidrofil'noi ornitofauny Yuzhnogo berega Kryma. In: *Problemy izucheniya fauny Yuga Ukrainy*. Odesa : Astroprint ; Melitopol : Branta, 1999, pp. 19–33. (in Russ.)]
7. Гирагосов В. Е., Бескаравайный М. М., Костин С. Ю. Новые данные о некоторых редких и малоизученных птицах Крыма по наблюдениям в Севастопольском регионе // *Бранта* : сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. 2015. Вып. 18. С. 24–30. [Giragosov V. E., Beskaravayny M. M., Kostin S. Yu. New data on some rare and poor studied bird species of the Crimea from observations in Sevastopol Region. *Branta* : sbornik nauchnykh trudov Azovo-Chernomorskoj ornitologicheskoi stantsii, 2015, iss. 18, pp. 24–30. (in Russ.)]. <https://branta.org.ua/en/branta-issues/branta-18/branta18-03.html>
8. Гирагосов В. Е., Бескаравайный М. М., Драпун И. Е. Новые сведения о малом веретеннике *Limosa lapponica* (Linnaeus, 1758) и краснозобой гагапе *Gavia stellata* (Pontoppidan, 1763) на Крымском полуострове (Чёрное море) // *Морской биологический журнал*. 2021. Т. 6, № 3. С. 44–49. [Giragosov V. E., Beskaravayny M. M., Drapun I. E. New information on the bar-tailed godwit *Limosa lapponica* (Linnaeus, 1758) and red-throated diver *Gavia stellata* (Pontoppidan, 1763) on the Crimean Peninsula (the Black Sea). *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2021, vol. 6, no. 3, pp. 44–49. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2021.06.3.05>
9. Костин Ю. В. *Птицы Крыма*. Москва : Наука, 1983. 240 с. [Kostin Yu. V. *Ptitsy Kryma*. Moscow : Nauka, 1983, 240 p. (in Russ.)]
10. Костин С. Ю., Аппак Б. А., Бескаравайный М. М. Результаты зимних учётов птиц на Юге Крыма // *Зимние учёты птиц на Азово-Черноморском побережье Украины* : сборник

- материалов XVIII рабочего совещания Азово-Черноморской орнитологической рабочей группы, 4–6 февраля, 1998 г. Алушта ; Киев : Wetlands International, 1998. [Вып. 1]. С. 14–18. [Kostin S. Yu., Appak B. A., Beskaravayny M. M. Results of bird surveys in winter in the southern coastal part of the Crimea // *Zimnie uchety ptits na Azovo-Chernomorskom poberezh'e Ukrainy* : sbornik materialov XVIII rabocheho soveshchaniya Azovo-Chernomorskoj ornitologicheskoi rabochei grupy, 4–6 February, 1998. Alushta ; Kyiv : Wetlands International, 1998, [iss. 1], pp. 14–18. (in Russ.)]
11. Мосалов А. А., Ганицкий И. В., Коблик Е. А., Глуховский М. В., Редькин Я. А., Шариков А. В., Шитиков Д. А. Зимняя орнитофауна некоторых районов побережья Крыма // *Русский орнитологический журнал*. 2002. Т. 11, вып. 182. С. 315–329. [Mosalov A. A., Ganitsky I. V., Koblik E. A., Glukhovskiy M. V., Red'kin Ya. A., Sharikov A. V., Shitikov D. A. Winter avifauna of some coastal areas of the Crimea. *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2002, vol. 11, iss. 182, pp. 315–329. (in Russ.)]
  12. Песенко Ю. А. *Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях*. Москва : Наука, 1982. 288 с. [Pesenko Yu. A. *Printsipy i metody kolichestvennoy analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh*. Moscow : Nauka, 1982, 288 p. (in Russ.)]
  13. *Прогноз и архив погоды* : [сайт]. [Weather Forecast and Archive : [site]. (in Russ.)]. URL: <http://weatherarchive.ru/> [accessed: 25.07.2020].
  14. Pusanow I. Versuch einer Revision der taurischen Ornithofauna. *Bulletin de la Société des naturalistes de Moscou. Section biologique*, 1933, t. 42, livr. 1, pp. 3–41.

## FEATURES OF HYDROPHILIC BIRDS WINTERING AT SEA COASTS OF SOUTHERN CRIMEA UNDER CONDITIONS OF THE MILD WINTER 2019/2020

M. M. Beskaravayny<sup>1</sup> and V. E. Giragosov<sup>2</sup>

<sup>1</sup>T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of RAS – Branch of IBSS,  
Feodosiya, Russian Federation

<sup>2</sup>A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation  
E-mail: [karavay54@mail.ru](mailto:karavay54@mail.ru)

In the Southern Crimea, the main winter habitat for hydrophilic birds is the coastal zone. In this area, species and quantitative composition of birds has been studied quite fully, *inter alia* under extreme cold conditions. A comparison of features of bird wintering in warm and cold winters is of interest since it allows to clarify the effect of weather conditions on the state of ornithological complexes and dynamics of intra-regional bird migrations. The aim of this research was to identify the species composition, abundance, and biotopic distribution of hydrophilic birds in the Southern Crimea under mild winter conditions. The study was carried out in the area from the Primorsky village near Feodosiya to Sevastopol (about 250 km) in the winter 2019/2020 characterized by prevalence of positive temperatures. The main coastal biotopes were surveyed: water areas off the open sea coasts, closed bays, and liman lakes. Off the open coasts, 24 species were revealed; this is significantly less than in cold seasons (for comparison: 41 species wintered there in the cold winter 2012). Lari and Anseriformes prevailed in species diversity. High abundance and active longshore migration of Levantine shearwater and great cormorant were recorded. The abundance of Anseriformes, coot, and some gull species was lower than in cold winters. In Sevastopol bays, 29 species were registered (for comparison: 35 species wintered there in cold January 2008). Anseriformes and Lari prevailed in species diversity, while coot and black-headed gull prevailed in abundance. On liman lakes, 24 wintering species were noted; coot and Anseriformes, mainly common pochard, prevailed in abundance. In total, 44 bird species (61.1% of wintering in the area) representing 11 orders were recorded in all the studied biotopes in the mild winter 2019/2020. The features of this winter were high abundance of Levantine shearwater and wintering of red-throated diver, parasitic jaeger, and Bewick's swan.

**Keywords:** hydrophilic birds, Southern Crimea, wintering, mild winter, open coasts, closed bays, liman lakes, species composition, abundance

УДК [582.263-155.7:579.2]:665.61

## ВЛИЯНИЕ СЫРОЙ НЕФТИ НА СИМБИОТИЧЕСКУЮ АССОЦИАЦИЮ ЗЕЛЁНОЙ ВОДОРОСЛИ *ACROSIPHONIA ARCTA* (DILLWYN) GAIN И ЭПИФИТНЫХ БАКТЕРИЙ

© 2023 г. Г. М. Воскобойников<sup>1</sup>, Л. О. Метелькова<sup>2</sup>, Д. В. Пуговкин<sup>1</sup>, Д. О. Салахов<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Мурманский морской биологический институт Российской академии наук,  
Мурманск, Российская Федерация

<sup>2</sup>Федеральное государственное унитарное предприятие «Всероссийский научно-исследовательский институт метрологии имени Д. И. Менделеева», Санкт-Петербург, Российская Федерация  
E-mail: [grvosk@mail.ru](mailto:grvosk@mail.ru)

Поступила в редакцию 01.04.2022; после доработки 07.07.2022;  
принята к публикации 20.10.2022; опубликована онлайн 14.03.2023.

Экспериментально показано, что зелёная водоросль *Acrosiphonia arcta*, обитающая на литорали Баренцева моря, сохраняет жизнеспособность в течение 10 дней при воздействии сырой нефти, введённой в концентрации  $5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$  в морскую воду. Данная концентрация соответствует слабому разливу нефти. Методами микробиологии, световой и электронной микроскопии, а также физиологии проанализированы морфофункциональные изменения у симбиотической ассоциации акросифонии и эпифитных бактерий на её поверхности. Показано сохранение высокого уровня фотосинтеза и неповреждённой ультраструктуры у большинства клеток водорослей в течение всего эксперимента. Вместе с тем к концу опыта под воздействием нефти в клетках водорослей уменьшается доля хлоропластов, исчезают пиреноид и гранулы крахмала. Прослежена динамика численности эпифитных бактерий в эксперименте и доля углеводород-окисляющих бактерий в общем количестве культивируемых гетеротрофов. Продемонстрирована способность акросифонии поглощать и трансформировать нефтепродукты. Способность данного вида водорослей развиваться в загрязнённых нефтью акваториях на любом субстрате, подготавливая его для заселения более крупными многолетними водорослями-макрофитами, определяет важную роль *A. arcta* в восстановлении прибрежных фитоценозов.

**Ключевые слова:** *Acrosiphonia arcta*, нефть, биоремедиация морской воды, симбиотическая ассоциация, эпифитные бактерии, фотосинтез, ультраструктура

Ранее у представителей водорослей-макрофитов, обитателей Баренцева моря, принадлежащих к различным систематическим группам, была выявлена способность к поглощению дизельного топлива [Воскобойников и др., 2018, 2020a; Pilatti et al., 2016]. В экспериментах по очистке морской воды от дизельного топлива с помощью водорослей было показано, что уменьшение содержания нефтепродукта (далее — НП) в воде происходило параллельно с его накоплением в растениях. При этом на поверхности водоросли с помощью эпифитных углеводородокисляющих бактерий (далее — УОБ) шла деструкция НП, что обеспечивало их поглощение и нейтрализацию дизельного топлива клетками растения. Известно, что УОБ, образующие с водорослями-макрофитами взаимовыгодную симбиотическую ассоциацию, могут окислять почти все НП, скорость деградации которых зависит от соотношения составляющих их углеводов [Пуговкин, 2017; Atlas, 1978; Heitkamp, Cerniglia, 1987; Pirnik, 1977].

Немногочисленные сведения по этой тематике были получены на представителях водорослей, имеющих пластинчатый таллом [Воскобойников и др., 2018, 2020b; Пуговкин, 2017; Ryzhik et al., 2019]. Необходимо отметить, что *Acrosiphonia arcta* (Dillwyn) Gain, 1912 относится к видам-первопоселенцам, подготавливающим субстрат для его заселения многолетними видами-доминантами [Malavenda et al., 2017].

Цель данного исследования — выявить у зелёной водоросли *A. arcta* (акросифонии узкой, имеющей сифонокладальный тип таллома и обитающей в литоральной зоне) морфофункциональные изменения, происходящие под влиянием сырой нефти, проанализировать преобразование токсиканта симбиотической ассоциацией этого вида водорослей и бактериями, а также определить потенциальную роль вида в очистке морской воды.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Вегетативные талломы *A. arcta*, примерно равные по размерно-массовым показателям, отбирали на побережье губы Зеленецкой Баренцева моря (69°07'09" с. ш., 36°05'35" в. д.) в летний период, очищали от обрастателей и помещали в стеклянные ёмкости с морской водой объёмом 1,3 л. Морскую воду (солёность — 33 ‰), отобранную в месте обитания водорослей, предварительно фильтровали через ватно-марлевый фильтр для удаления крупной (видимой) взвеси; затем в неё добавляли нефть с месторождения на острове Колгуев (Песчаноозёрское нефтегазоконденсатное месторождение) в количестве 5 мг·л<sup>-1</sup>, что соответствует слабому разливу нефти в морской среде и составляет 100 ПДК (предельно допустимая концентрация) для воды по валовому содержанию НП. Согласно нормативным документам, ПДК по общему содержанию НП соответствует 0,05 мг·л<sup>-1</sup> [Нормативы, 2020]. Опыт проводили в термостатируемом боксе при температуре +7...+8 °С, при освещении 16–18 Вт·м<sup>-2</sup>, с фотопериодом 24L : 0D, соответствующим естественным условиям обитания водорослей летом, и с постоянной аэрацией воды воздухом. Контрольные (содержащиеся в ёмкостях с морской водой без добавления нефти) и опытные (в ёмкостях с внесённой нефтью, 5 мг·л<sup>-1</sup>) образцы водорослей и воды отбирали для исследования в начале эксперимента (исходные образцы), а также через 5 и 10 суток от его начала. Анализ изменений в морфологии клеток выполняли с использованием светового микроскопа «Микмед-6» (ЛЮМО, Россия) и электронного трансмиссионного микроскопа JEM-100C (Jeol, Япония). В световом микроскопе исследовали препараты *in vivo*. Подготовку препаратов к просмотру в электронном микроскопе (срезы толщиной 20–30 нм, окрашенные толуидиновым синим) осуществляли по стандартной методике [Воскобойников, Титлянов, 1978]. Интенсивность видимого фотосинтеза водорослей в ходе эксперимента определяли по изменению содержания кислорода в воде до и после инкубации талломов с помощью оксиметра HI 9141 (Hanna Instruments, Германия) и йодометрическим методом Винклера. Расчёт проводили в мкг O<sub>2</sub> на 1 г сырой массы таллома в час [Salakhov et al., 2020]. Валовое содержание НП и концентрации алканов в воде и водорослях определяли методом газовой хроматографии / масс-спектрометрии. Пробоподготовку и инструментальный анализ выполняли на основе методики EPA 8270 (Semivolatile Organic Compounds by GC/MS), подробно описанной ранее [Воскобойников и др., 2018]. Расчёт массовой доли содержания компонентов сырой нефти производили с применением метода внутреннего стандарта. Результаты представлены в мкг·л<sup>-1</sup> для воды и в мкг·г<sup>-1</sup> сухой массы для водорослей.

Численность культивируемых гетеротрофных бактерий определяли методом предельных разведений [Руководство, 1980] с использованием жидких питательных сред Зобелла для общих гетеротрофов [Практическая гидробиология. Пресноводные экосистемы, 2006] и ММС для УОБ [Коронелли, Ильинский, 1984; Mills et al., 1978]. Полученную указанным методом численность культивируемых бактерий пересчитывали на 1 г сырой массы таллома водорослей.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Изменение содержания нефтепродуктов в воде и водорослях в ходе эксперимента.** Фракция сырой колгуевской нефти, растворённая в дихлорметане, характеризовалась преобладанием н-алканов в диапазоне  $C_8$ – $C_{30}$  с максимумами в области  $C_{14}$ – $C_{16}$ . Содержание изопреноидов (пристана и фитана) составляло не более 7 % от общей суммы н-алканов. Исходная морская вода содержала  $495 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$  НП, что составляет 10 ПДК (табл. 1). За время эксперимента (10 суток) количество НП в исходной воде без добавления нефти увеличилось до  $1527 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$  («вода + *A. arcta*»). Значение показателя, отражающего степень трансформации углеводов ( $\Sigma$ н-алканов /  $\Sigma$ НП), также возросло — с 0,06 до 0,10–0,12.

**Таблица 1.** Содержание и соотношение алканов и нефтепродуктов (НП) в образцах воды в течение эксперимента,  $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$

**Table 1.** Content and proportion of alkanes and oil products in water samples during the experiment,  $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$

	Вода	Вода + <i>A. arcta</i>	Вода + НП			Вода + <i>A. arcta</i> + НП		
	0 сут	10 сут	0 сут	5 сут	10 сут	0 сут	5 сут	10 сут
Сумма н-алканов	28,6	185	1569	247	185	1569	54	95
$\Sigma$ н-алканов / $\Sigma$ НП	0,06	0,12	0,28	0,13	0,16	0,28	0,09	0,08
Валовое содержание НП	495	1527	5552	1954	1158	5552	628	1166

При добавлении нефти содержание НП (в 1-е сутки) составило  $5552 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ . К 10-м суткам эксперимента валовое содержание НП в пробах воды снизилось на 79 %. В случае присутствия акросифонии валовое содержание НП в воде на 5-е сутки уменьшилось на 88 %, а на 10-е сутки оно увеличилось до  $1166 \text{ мкг}\cdot\text{г}^{-1}$ .

Валовое содержание нефтяных углеводов (далее — НУ) в контрольном образце акросифонии (0 суток) составило  $2686 \text{ мкг}\cdot\text{г}^{-1}$  (табл. 2). На 10-е сутки значение уменьшилось почти на 30 %.

При нахождении акросифонии в среде с НП на 5-е сутки эксперимента содержание НУ в талломе водорослей существенно увеличилось, но на 10-е сутки снизилось.

**Таблица 2.** Содержание и соотношение алканов и нефтепродуктов (НП) в образцах *Acrosiphonia arcta* в течение эксперимента,  $\text{мкг}\cdot\text{г}^{-1}$  сухой массы

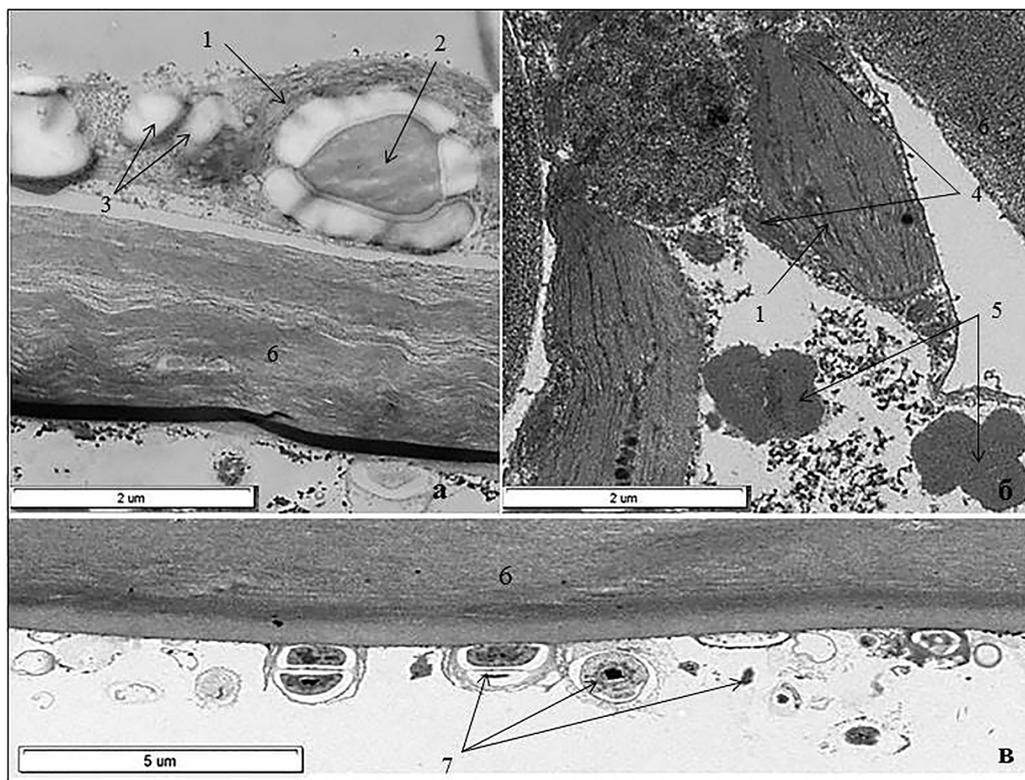
**Table 2.** Content and proportion of alkanes and oil products in *Acrosiphonia arcta* samples during the experiment,  $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$  dry weight

	Контроль		Опыт		
	0 сут	10 сут	0 сут	5 сут	10 сут
Сумма н-алканов	102	156	102	1482	867
$\Sigma$ н-алканов / $\Sigma$ НП	0,04	0,08	0,04	0,19	0,16
Валовое содержание НП	2686	1929	2686	7930	5395

**Изменение жизнеспособности, морфологии и физиологии водорослей в ходе эксперимента.** У водорослей контрольного (без добавления нефти) и опытных вариантов (с добавлением нефти) жизнеспособность сохранялась до конца эксперимента. В контрольном варианте талломы имели интенсивную зелёную окраску; в опыте интенсивность окраски у некоторых талломов к 10-м суткам снижалась.

Светооптические и электронно-микроскопические наблюдения после 5 и 10 суток опыта в клетках водорослей, экспонируемых без добавления нефти (контроль), не выявили каких-либо морфологических изменений по сравнению с исходным вариантом.

Цитоплазма клеток плотно прилегала к внутренней стороне плазматической мембраны. На срезах клеток были выявлены хлоропласты овальной формы (1 на рис. 1а), расположенные близко к плазмалемме.



**Рис. 1.** Структура клетки *Acrosiphonia arcta* под влиянием нефтяного загрязнения: а — контрольный образец; б, в — опытный образец через 10 суток эксперимента. Условные обозначения: 1 — хлоропласт; 2 — пиреноид с гранулами крахмала; 3 — гранулы крахмала в строме хлоропласта; 4 — митохондрии; 5 — электронно-плотные глобулы; 6 — оболочка водорослей; 7 — эпифитные микроорганизмы на внешней поверхности оболочки клеток водорослей

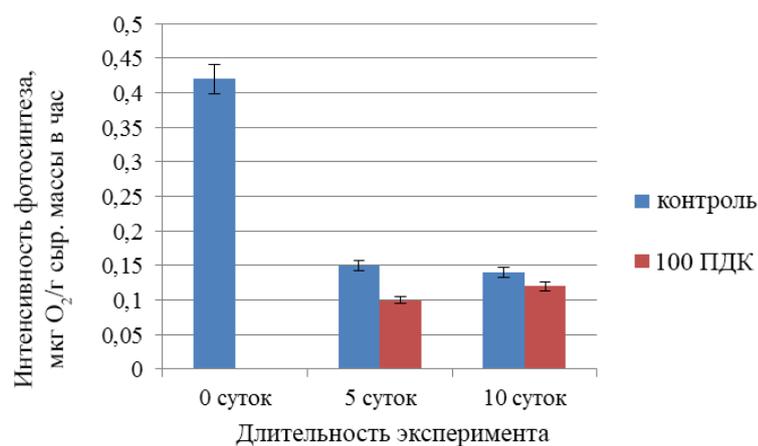
**Fig. 1.** Cell structure of *Acrosiphonia arcta* under oil contamination: а, control; б, в, experimental sample after 10 days of exposure. Legend: 1, chloroplast; 2, pyrenoid with starch granules; 3, starch granules in the chloroplast stroma; 4, mitochondria; 5, electron-dense globules; 6, algal shell; 7, epiphytic microorganisms on the surface of the alga

В большинстве клеток хлоропласты были объединены в фотосинтетический ретикулум. В хлоропластах выявлены тилакоиды, идущие по длинной оси параллельно друг другу, и пиреноид погружённого типа с гранулами крахмала (2 на рис. 1а), образующими обкладку. Гранулы крахмала в большом количестве встречались и вне пиреноида — в строме хлоропластов (3 на рис. 1а). В цитоплазме отмечено присутствие митохондрий (до трёх на срезе клетки, размером 1–2 мкм, с единичными кристами), а также немногочисленных электронно-плотных гранул, преимущественно округлой формы, диаметром 1,5–3 мкм. С внешней стороны оболочки таллома акросифонии в исходном варианте имелись единичные бактерии.

В опыте через 10 суток после введения нефти у отдельных клеток таллома акросифонии в препаратах *in vivo* отмечен плазмолиз. Отставание плазмалеммы от внутренней поверхности оболочки клеток таллома фиксировали не только в световом микроскопе, но и на срезах в электронном. На этой стадии опыта в хлоропластах отдельных клеток регистрировали деградирующий

пиреноид; в большинстве клеток его не выявляли. Гранулы крахмала отсутствовали. Вместе с тем признаков повреждения ламеллярной системы хлоропластов не было (1 на рис. 1б). Строма хлоропластов достаточно плотная, с большим числом тилакоидов. В цитоплазме, по сравнению с таковой в контрольном варианте опыта, на срезах клеток отмечено увеличение числа (до 4–7) и размера митохондрий (до 2,5 мкм), а также размера электронно-плотных глобул (до 4 мкм) (4 на рис. 1б). С внешней стороны оболочки водоросли присутствовало большое число микроорганизмов различной формы и плотности, образующих на отдельных её участках сплошной слой (7 на рис. 1в).

Интенсивность фотосинтеза у исходных образцов *A. arcta* составляла 0,42 мкг  $O_2$  на 1 г сырой массы в час (рис. 2).



**Рис. 2.** Интенсивность фотосинтеза *Acrosiphonia arcta* в ходе эксперимента

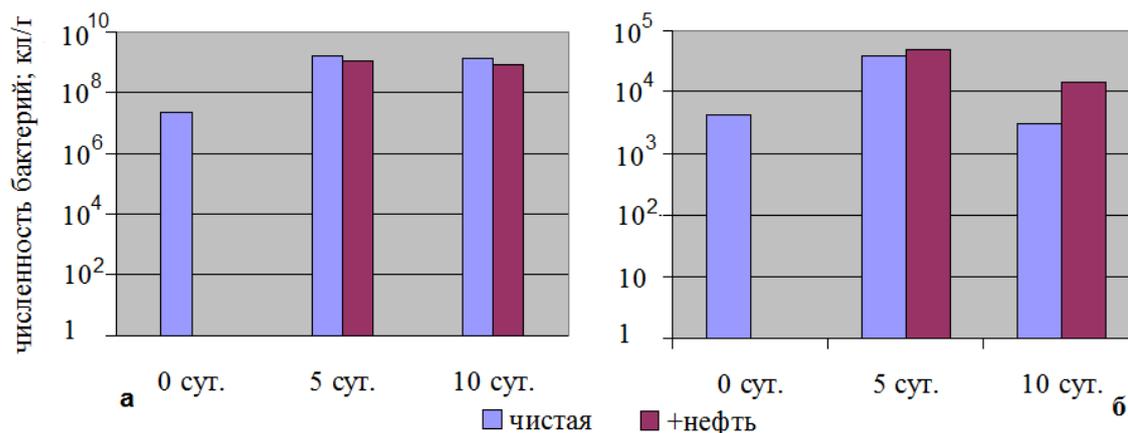
**Fig. 2.** Intensity of *Acrosiphonia arcta* photosynthesis during the experiment

У водорослей контрольного варианта через 5 суток интенсивность фотосинтеза снизилась в 2,8 раза и не изменялась до конца эксперимента. У опытных образцов *A. arcta* на 5-й день было отмечено снижение интенсивности фотосинтеза относительно контрольного варианта в 1,5 раза; к концу эксперимента значение практически не отличалось от контрольного.

**Изменение численности эпифитных бактерий.** В течение опыта зарегистрировано существенное изменение численности культивируемых гетеротрофных бактерий — в пределах нескольких порядков. До помещения в экспериментальные условия у акросифонии фиксировали достаточно высокое (до 9 порядков) количество культивируемых эпифитных бактерий — более 20 млн кл. $\cdot$ г $^{-1}$  для гетеротрофов и 4,3 тыс. кл. $\cdot$ г $^{-1}$  для УОБ (рис. 3).

К 5-м суткам эксперимента в контрольном варианте численность эпифитных бактерий акросифонии была приблизительно в 81,5 раза больше ( $1,6 \times 10^9$  кл. $\cdot$ г $^{-1}$ ), чем в исходном варианте ( $2,2 \times 10^7$  кл. $\cdot$ г $^{-1}$ ). При добавлении НП (100 ПДК) их численность увеличилась примерно в 53,5 раза — до  $1,1 \times 10^9$  кл. $\cdot$ г $^{-1}$  (численность бактерий возросла более чем на 2 порядка). К 10-м суткам опыта отмечен спад численности эпифитных бактерий по сравнению с предыдущими значениями — в 1,2 раза в варианте с нефтью и в 1,4 раза в контроле, то есть до  $7,8 \times 10^8$  и  $1,3 \times 10^9$  кл. $\cdot$ г $^{-1}$  соответственно.

Доля УОБ у водорослей до начала эксперимента составляла 0,02 % от общего числа культивируемых бактерий ( $4,3 \times 10^3$  кл. $\cdot$ г $^{-1}$ ). К 5-м суткам их доля в контрольном варианте уменьшилась до 0,002 % ( $3,02 \times 10^4$  кл. $\cdot$ г $^{-1}$ ), а в опыте — до 0,005 % ( $4,9 \times 10^4$  кл. $\cdot$ г $^{-1}$ ). К 10-м суткам опыта при снижении количества культивируемых бактерий относительно 5-х суток уменьшилась и доля УОБ — до 0,0002 % в контроле и до 0,002 % в эксперименте, что составило  $3,1 \times 10^3$  и  $1,5 \times 10^4$  кл. $\cdot$ г $^{-1}$  соответственно.



**Рис. 3.** Численность культивируемых эпифитных гетеротрофных (а) и углеводородокисляющих (б) бактерий в эксперименте

**Fig. 3.** Abundance of cultivated epiphytic heterotrophic (a) and hydrocarbon-oxidizing (б) bacteria in the experiment

### ОБСУЖДЕНИЕ

Эксперименты показали, что *A. arcta* сохраняет жизнеспособность в течение 10 дней при таком содержании НП в воде, которое в 10 раз превышает ПДК в месте произрастания и в 100 раз превосходит значение  $0,05 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ , принятое за 1 ПДК для рыбохозяйственных водоёмов [Нормативы, 2020]. В данном и в предыдущих исследованиях продемонстрировано, что уровень загрязнения морской воды НП в месте отбора проб колеблется от 2 ПДК в зимний и весенний периоды до 10 ПДК в летний сезон [Воскобойников и др., 2018, 2020b]. В акватории губы Зеленецкой находится причал дайвинг-центра, поэтому увеличение загрязнения может быть связано с усилением движения маломерного флота с началом сезона навигации в июле. По-видимому, развитие водорослей в условиях малого загрязнения НП обеспечило их устойчивость к данному фактору.

Изменение массовой доли алканов и валового содержания НП в воде в экспериментах с сырой нефтью и зелёными водорослями, а также без водорослей показано в табл. 1 и 2. Как уже отмечено выше, за 10 суток эксперимента количество НП в исходной воде без добавления нефти возросло до  $1527 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$  («вода + *A. arcta*»). Увеличилось и значение показателя, который отражает степень трансформации углеводов ( $\Sigma \text{н-алканов} / \Sigma \text{НП}$ ), — с 0,06 до 0,10–0,12. Это указывает на небольшое «внесённое» нефтяное загрязнение. Вероятно, сами водоросли изначально содержали существенное количество НУ на своей поверхности.

Как также указано выше, при добавлении нефти в количестве  $5 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$  измеренное содержание НП (в 1-е сутки) составило  $5552 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ . В течение опыта валовое содержание НП в пробах воды без водорослей-макрофитов постепенно снижалось, и на 10-е сутки значение составило  $1158 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ , то есть уменьшилось на 79 %. В случае добавления акросифонии фиксировали снижение валового содержания НП на 5-е сутки до  $628 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$  (на 88 %) и последующее увеличение до  $1166 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ . Ситуацию, когда на 10-е сутки эксперимента содержание НП в воде с макроводорослями выше, чем в контрольных образцах (без водорослей), можно объяснить тем, что водоросли не всё время поступательно поглощают НП и что существуют периоды «отдачи» поглощённых углеводов в окружающую среду до наступления некоего равновесного состояния. Возможно, это связано с циклами жизнедеятельности бактерий, обитающих на поверхности водорослей-макрофитов. Концентрации н-алканов и изопреноидов (фитана и пристана) изменялись в течение опыта в целом пропорционально валовому содержанию НП.

Таллом акросифонии изначально содержал  $2686 \text{ мкг}\cdot\text{г}^{-1}$  НП. На 10-е сутки эксперимента содержание углеводов в акросифонии сократилось до  $1929 \text{ мкг}\cdot\text{г}^{-1}$ . Вероятно, часть НП трансформировалась в клетках таллома, а часть перешла обратно в водную среду.

В опыте с добавлением нефти зарегистрировано поглощение НУ поверхностью водорослей. Максимальное количество НП в клетках водорослей было зафиксировано на 5-е сутки эксперимента —  $7930 \text{ мкг}\cdot\text{г}^{-1}$ . На 10-сутки опыта валовое содержание НП в водорослях снизилось до  $5395 \text{ мкг}\cdot\text{г}^{-1}$ . Учитывая данные по воде, можно предположить, что часть углеводов диффундировала обратно в воду.

Процессы трансформации углеводов в акросифонии можно отследить по изменению значения показателя  $\Sigma \text{н-алканов} / \Sigma \text{НП}$ . Его уменьшение на 10-е сутки свидетельствует об активно проходящих процессах деструкции основных компонентов нефти (н-алканов). Между тем полностью данные процессы к 10-м суткам не завершены. Изменение валового содержания НУ в воде и одновременно в водорослях отражает то, что акросифония очищает воду, поглощая НУ.

Визуальные и микроскопические наблюдения за изменениями у акросифонии, происходящими в ходе эксперимента, показали следующее. Несмотря на сохранение жизнеспособности при нефтяном загрязнении, соответствующем 100 ПДК, в отдельных клетках таллома отмечены деструктивные изменения — просветление протоплазмы, редукция оформленного пиреноида в хлоропластах и его крахмальной обкладки, уменьшение числа и парциального объёма на срезе клетки гранул крахмала, а затем их исчезновение. Однако до конца опыта хлоропласты в большинстве клеток таллома сохраняли целостность, признаков повреждений внутренней мембранной структуры зафиксировано не было. На всех стадиях эксперимента в цитоплазме выявлены электронно-плотные глобулы. Мы не можем с уверенностью говорить о природе данных образований, но не исключаем, что глобулы являются продуктом трансформации поглощённых НП. Их присутствие в клетках водорослей не только в опыте с введённой в морскую воду нефтью, но и в исходном варианте может быть обусловлено длительным обитанием водорослей до экспериментов в среде, загрязнённой НП (10 ПДК). Кроме того, сами водоросли обладают способностью синтезировать углеводы, например фитан. Интенсивность фотосинтеза снижалась у водорослей контрольного (без добавления НП) и опытного (с внесением НП) вариантов эксперимента через 5 суток почти в 3 раза по сравнению с таковой исходного варианта. Однако через 10 суток опыта значения фотосинтеза в варианте с внесённой нефтью не отличались от зафиксированных в исходном варианте. Данный факт может свидетельствовать об адаптивных способностях фотосинтетического аппарата водоросли к нефтяному загрязнению. Подтверждением этому являются минимальные изменения фотосинтетического аппарата в течение опыта. Увеличение интенсивности фотосинтеза при наличии в окружающей среде малых доз нефти было выявлено в экспериментах на ряде других видов водорослей, что подтверждает возможность поглощения и включения НУ в метаболизм водорослями-макрофитами [Степаньян, Воскобойников, 2006; Salakhov et al., 2020, 2021]. На возможные изменения метаболизма указывает увеличение числа и размеров митохондрий, а также количества митохондриальных крист на срезах клетки в процессе эксперимента.

Численность эпифитных бактерий коррелирует с изменениями концентраций НУ в водорослях. К 5-м суткам опыта отмечено возрастание количества гетеротрофных бактерий, в том числе УОБ. К окончанию эксперимента их численность уменьшалась относительно значения на 5-е сутки. НУ, которые накапливаются у водорослей, могут явиться фактором роста для микроорганизмов. Кроме того, резкое увеличение численности гетеротрофных бактерий и в эксперименте, и в контроле может быть связано с тем, что в процессе жизнедеятельности макрофитов происходит выделение в среду веществ, способствующих развитию гетеротрофных микроорганизмов.

Нужно отметить, что при значительном увеличении численности УОБ их доля относительно общего числа гетеротрофных бактерий в опыте оставалась достаточно низкой, в том числе при наличии нефти. Максимальная доля УОБ зарегистрирована у водорослей до внесения нефти в среду, в дальнейшем значение снижалось. Особенно хорошо это было заметно на 10-е сутки эксперимента: разница составила около порядка.

В процессе учёта численности культивируемых гетеротрофных бактерий в контроле и опыте возникли некоторые противоречия с результатами электронно-микроскопического анализа, при котором на поверхности водорослей при наличии нефти выявляют значительно больше бактерий, чем в контроле (рис. 1а, в). Данный факт можно объяснить тем, что большая часть бактериального сообщества не растёт на питательных средах [Meyer-Reil, 1977; van Es, Meyer-Reil, 1982; ZoBell, 1946]. Считается, что к культивированию на средах способны около 10 % от всего сообщества, а к использованию НУ в качестве питательного субстрата — от 40 до более чем 70 % сообщества [Панов, 1990; Buckley et al., 1976]. Однако это вовсе не означает, что остальные («неучтённые») бактерии, присутствующие в среде, не способны к деструкции НП. Культивирование на питательных средах позволяет выявить бактерии, способные быстро адаптироваться к условиям загрязнения (в том числе в рамках лабораторного эксперимента), а также получить вполне объективные результаты и отследить тенденции, которые имеют место в бактериальных сообществах при воздействии на них различных поллютантов (в данном случае — нефти).

**Заключение.** Полученные результаты продемонстрировали способность зелёной водоросли *Acrosiphonia arcta* не только выдерживать в течение 10 дней нефтяное загрязнение 100 ПДК, которое по уровню сравнимо со слабым разливом нефти, но и участвовать в очистке морской воды от нефтепродуктов. Если первый выявленный факт, вероятно, определяется формированием адаптивных реакций при длительном пребывании в условиях слабого загрязнения среды обитания нефтепродуктами, то второй, по аналогии с характеристиками других изученных представителей фитобентоса, — образованием симбиотической ассоциации водоросли и углеводородокисляющих бактерий. В пользу этих фактов свидетельствуют сохранение структуры и функции фотосинтетического аппарата при уровне нефтяного загрязнения 100 ПДК и присутствие большого числа микроорганизмов на поверхности водорослей. При чрезвычайно малой биомассе акросифонии её процентный вклад в объём нейтрализованных нефтепродуктов в прибрежье Баренцева моря значительно меньше, чем у ламинариевых или фукусовых водорослей [Воскобойников и др., 2020a]. Вместе с тем *A. arcta* встречается во всех широтах Мирового океана, весьма устойчива к факторам внешней среды прибрежья Баренцева моря [Lüning, 1984; Wiencke et al., 1993] и способна развиваться в загрязнённых нефтью акваториях на любом субстрате, подготавливая его для заселения более крупными многолетними водорослями-макрофитами и прохождения ими ранних стадий развития, параллельно с этим участвуя в биоремедиации морской среды от нефти. Таким образом, роль *A. arcta* в восстановлении прибрежных фитоценозов достаточно значима.

*Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Донные биоценозы Баренцева моря, его водосборного бассейна и сопредельных вод в современных условиях» (№ гос. регистрации 122020900044-2).*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Воскобойников Г. М., Матишов Г. Г., Метелькова Л. О., Жаковская З. А., Лопушанская Е. М. Об участии зелёной водоросли *Ulvaria obscura* в биоремедиации морской среды от нефтепродуктов // Доклады Академии наук. 2018. Т. 481, № 1. С. 111–113. [Voskoboinikov G. M., Matishov G. G., Metelkova L. O., Zhakovskaia Z. A., Lopushanskaia E. M. The participating of the green algae *Ulvaria obscura* in the bioremediation of the sea

- water from oil products. *Doklady Akademii nauk*, 2018, vol. 481, no. 1, pp. 111–113. (in Russ.). <https://doi.org/10.31857/S086956520000064-3>
2. Воскобойников Г. М., Малавенда С. В., Метелькова Л. О. Роль фукусовых водорослей в биоремедиации прибрежных акваторий от нефтепродуктов на примере Кольского залива // *Морские исследования и образование (MARESEDU-2020)* : труды IX Международной научно-практической конференции. Тверь : ПолиПРЕСС, 2020а. Т. 3. С. 320–323. [Voskoboinikov G. M., Malavenda S. V., Metelkova L. O. Rol' fukusovykh vodoroslei v bioremediatsii pribrezhnykh akvatorii ot nefteproduktov na primere Kol'skogo zaliva. In: *Morskie issledovaniya i obrazovanie (MARESEDU-2020)* : trudy IX Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii. Tver : Poli-PRESS, 2020a, vol. 3, pp. 320–323. (in Russ.)]
  3. Воскобойников Г. М., Рыжик И. В., Салахов Д. О., Метелькова Л. О., Жаковская З. А., Лопушанская Е. М. Поглощение и преобразование дизельного топлива водорослью *Palmaria palmata* (Linnaeus) F. Weber et D. Mohr, 1805 (Rhodophyta) и её возможная роль в биоремедиации морской воды // *Биология моря*. 2020b. Т. 46, № 2. С. 135–141. [Voskoboinikov G. M., Ryzhik I. V., Salakhov D. O., Metelkova L. O., Zhakovskaya Z. A., Lopushanskaya E. M. Absorption and conversion of the diesel fuel by the red alga *Palmaria palmata* (Linnaeus) F. Weber et D. Mohr, 1805 (Rhodophyta): The potential role of the alga in bioremediation of sea water. *Biologiya morya*, 2020b, vol. 46, no. 2, pp. 135–141. (in Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0134347520020102>
  4. Воскобойников Г. М., Титлянов Э. А. Изучение анатомии и ультраструктуры красной водоросли *Grateloupia turuturu* из различных по освещённости мест обитания // *Экологические аспекты фотосинтеза морских макроводорослей*. Владивосток : Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 83–87. [Voskoboinikov G. M., Titlyanov E. A. A study on the anatomy and ultrastructure of the red alga *Grateloupia turuturu* from habitats of different illumination. In: *Ekologicheskie aspekty fotosinteza morskikh makrovodoroslei*. Vladivostok : Izd-vo DVNTs AN SSSR, 1978, pp. 83–87. (in Russ.)]
  5. Коронелли Т. В., Ильинский В. В. Об учёте численности углеводородокисляющих бактерий в морской воде методом предельных разведений // *Вестник Московского университета. Серия 16. Биология*. 1984. № 3. С. 54–56. [Koronelli T. V., Iljinsky V. V. About the enumeration of hydrocarbon-oxidizing bacteria in seawater by a considered method. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 16. Biologiya*, 1984, no. 3, pp. 54–56. (in Russ.)]
  6. Панов Г. В. *Состояние микробиологических процессов в импактных и фоновых районах Мирового океана (на примере Балтийского и Берингова морей)* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16. Москва, 1990. 22 с. [Panov G. V. *Sostoyanie mikrobiologicheskikh protsessov v impaktnykh i fonovykh raionakh Mirovogo okeana (na primere Baltiiskogo i Beringova morei)* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.16. Moscow, 1990, 22 p. (in Russ.)]
  7. *Практическая гидробиология. Пресноводные экосистемы* / под ред. В. Д. Федорова, В. И. Капкова. Москва : ПИМ, 2006. 367 с. [*Prakticheskaya gidrobiologiya. Presnovodnye ekosistemy* / V. D. Fedorov, V. I. Kapkov (Eds). Moscow : PIM, 2006, 367 p. (in Russ.)]
  8. Пуговкин Д. В. *Эпифитные бактериоценозы *Fucus vesiculosus* L. Баренцева моря и их роль в деградации нефтяных загрязнений* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 25.00.28. Мурманск, 2017. 26 с. [Pugovkin D. V. *Epifitnye bakterio-tsenozy *Fucus vesiculosus* L. Barentseva morya i ikh rol' v degradatsii neftyanykh zagryaznenii* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 25.00.28. Murmansk, 2017, 26 p. (in Russ.)]
  9. *Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений* / под ред. А. В. Цыбань. Ленинград : Гидрометеиздат, 1980. 191 с. [*Rukovodstvo po metodam biologicheskogo analiza morskoi vody i donnykh otlozhenii* / A. V. Tsyban (Ed.). Leningrad : Gidrometeoizdat, 1980, 191 p. (in Russ.)]
  10. Степаньян О. В., Воскобойников Г. М. Влияние нефти и нефтепродуктов на морфофункциональные особенности морских макроводорослей // *Биология моря*. 2006. Т. 32, № 4. С. 241–248. [Stepanyan O. V., Voskoboinikov G. M. The effects of oil and oil products on the morphofunctional

- characteristics of marine macroalgae. *Biologiya morya*, 2006, vol. 32, no. 4, pp. 241–248. (in Russ.)]
11. Нормативы предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения. Приложение. Табл. № 2 // *Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения* : приказ Минсельхоза России от 13.12.2016 № 552 [в ред. от 10.03.2020]. [Normativy predel'no dopustimyykh kontsentratsii vrednykh veshchestv v vodakh vodnykh ob'ektov rybokhozyaistvennogo znacheniya. Prilozhenie. Tabl. no. 2. In: *Ob utverzhdenii normativov kachestva vody vodnykh ob'ektov rybokhozyaistvennogo znacheniya, v tom chisle normativov predel'no dopustimyykh kontsentratsii vrednykh veshchestv v vodakh vodnykh ob'ektov rybokhozyaistvennogo znacheniya* : prikaz Minsel'khoza Rossii ot 13.12.2016 no. 552 [v red. ot 10.03.2020]. (in Russ.)]. URL: <https://sudact.ru/law/prikaz-minselkhoza-rossii-ot-13122016-n-552/prilozhenie/tablitisa-n-2/> [accessed: 21.03.2022].
  12. Atlas R. M. Microorganisms and petroleum pollutants. *BioScience*, 1978, vol. 28, iss. 6, pp. 387–391. <https://doi.org/10.2307/1307454>
  13. Buckley E. N., Jonas R. B., Fraender F. K. Characterization of microbial isolates from an estuarine ecosystem: Relationship of hydrocarbon utilization to ambient hydrocarbon concentrations. *Applied and Environmental Microbiology*, 1976, vol. 32, no. 2, pp. 232–237. <https://doi.org/10.1128/aem.32.2.232-237.1976>
  14. Heitkamp M. A., Cerniglia C. E. Effects of chemical structure and exposure on the microbial degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons in freshwater and estuarine ecosystems. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 1987, vol. 6, iss. 7, pp. 535–546. <https://doi.org/10.1002/etc.5620060706>
  15. Lüning K. Temperature tolerance and biogeography of seaweeds: The marine algal flora of Helgoland (North Sea) as an example. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 1984, vol. 38, iss. 2, pp. 305–317. <https://doi.org/10.1007/BF01997486>
  16. Malavenda S. V., Mitayev M. V., Malavenda S. S., Gerasimova M. V. Fouling of coarse-clastic sediments with macrophytes depending on the rate of abrasion, Murmansk coast. *Doklady Earth Sciences*, 2017, vol. 474, iss. 1, pp. 557–560. <https://doi.org/10.1134/S1028334X17050063>
  17. Meyer-Reil L.-A. Bacterial growth rates and biomass production. In: *Microbial Ecology of a Brackish Water Environment* / G. Rheinheimer (Ed.). Berlin ; Heidelberg : Springer-Verlag, 1977, pp. 223–235. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-66791-6\\_16](https://doi.org/10.1007/978-3-642-66791-6_16)
  18. Mills A. L., Breul C., Colwell R. R. Enumeration of petroleum-degrading marine and estuarine microorganisms by the most probable number method. *Canadian Journal of Microbiology*, 1978, vol. 24, pp. 552–557. <https://doi.org/10.1139/m78-089>
  19. Pilatti F., Ramlov F., Schmidt E., Kreuzsch M., Pereira D., Costa Ch., de Oliveira E., Bauer Cl., Rocha M., Bouzon Z., Maraschin M. *In vitro* exposure of *Ulva lactuca* Linnaeus (Chlorophyta) to gasoline – Biochemical and morphological alterations. *Chemosphere*, 2016, vol. 156, pp. 428–437. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2016.04.126>
  20. Pirnik M. P. Microbial oxidation of methyl branched alkanes. *Critical Reviews in Microbiology*, 1977, vol. 5, iss. 4, pp. 413–422. <https://doi.org/10.3109/10408417709102812>
  21. Ryzhik I., Pugovkin D., Makarov M., Roleda M. Y., Basova L., Voskoboinikov G. Tolerance of *Fucus vesiculosus* exposed to diesel water-accommodated fraction (WAF) and degradation of hydrocarbons by the associated bacteria. *Environmental Pollution*, 2019, vol. 254 (Pt. B), art. no. 113072 (6 p.). <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.113072>
  22. Salakhov D., Pugovkin D., Ryzhik I., Voskoboinikov G. The influence of diesel fuel on morpho-functional state of *Ulvaria obscura* (Chlorophyta). *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2020, vol. 539, iss. 1, art. no. 012202 (7 p.). <https://doi.org/10.1088/1755-1315/539/1/012202>
  23. Salakhov D., Pugovkin D., Ryzhik I., Voskoboinikov G. The changes in the morpho-functional state of the green alga *Ulva intestinalis* L. In the Barents Sea under the influence of diesel fuel. *IOP Conference Series:*

- Earth and Environmental Science*, 2021, vol. 937, iss. 2, art. no. 022059 (8 p.). <https://doi.org/10.1088/1755-1315/937/2/022059>
24. van Es F. B., Meyer-Reil L.-A. Biomass and metabolic activity of heterotrophic marine bacteria. In: *Advances in Microbial Ecology* / K. C. Marshall (Ed.). New York ; London : Plenum Press, 1982, vol. 6, pp. 111–170. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-8318-9\\_4](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-8318-9_4)
25. Wiencke C., Rahmel J., Karsten U., Weykam G., Kirst G. O. Photosynthesis of marine macroalgae from Antarctica: Light and temperature requirements. *Botanica Acta*, 1993, vol. 106, iss. 1, pp. 78–87. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1993.tb00341.x>
26. ZoBell C. E. *Marine Microbiology. A Monograph on Hydrobacteriology*. Waltham, MA : Chronica Botanica Co., 1946, 240 p.

## THE EFFECT OF CRUDE OIL ON THE SYMBIOTIC ASSOCIATION OF THE GREEN ALGA *ACROSIPHONIA ARCTA* (DILLWYN) GAIN AND EPIPHYTIC BACTERIA

G. M. Voskoboinikov<sup>1</sup>, L. O. Metelkova<sup>2</sup>, D. V. Pugovkin<sup>1</sup>, and D. O. Salakhov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russian Federation

<sup>2</sup>D. I. Mendeleev Institute for Metrology, Saint Petersburg, Russian Federation

E-mail: [grvosk@mail.ru](mailto:grvosk@mail.ru)

It was experimentally shown that the green alga *Acrosiphonia arcta*, inhabiting the Barents Sea littoral zone, remains viable for 10 days in case of exposure to crude oil introduced into seawater at a concentration of 5 mg·L<sup>-1</sup>. This concentration corresponds to a weak oil spill in the marine environment. Morphological and functional changes in the symbiotic association of *A. arcta* and epiphytic bacteria on its surface were traced by the techniques of microbiology, light and electron microscopy, and physiology. During the experiment, most algal cells maintained a high level of photosynthesis, and their ultrastructure was preserved. Interestingly, by the end of the exposure, under the effect of crude oil, the proportion of chloroplasts decreased in algal cells, and the pyrenoid and starch granules disappeared. The dynamics of the abundance of epiphytic bacteria in the experiment and the proportion of hydrocarbon-oxidizing bacteria in the total abundance of cultivated heterotrophs were traced. The capability of *A. arcta* to absorb and transform oil products was shown. This algal species is capable of developing in oil-contaminated water areas on any substrate, preparing it for colonization by larger perennial macrophyte algae, and this determines the significant role of *A. arcta* in the restoration of coastal phytocoenoses.

**Keywords:** *Acrosiphonia arcta*, oil, seawater bioremediation, symbiotic association, epiphytic bacteria, photosynthesis, ultrastructure

УДК [582.261.1:57.086.83]:519.6

**ПРОДУКЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ КУЛЬТУРЫ  
ДИАТОМОВОЙ ВОДОРΟΣЛИ  
*CYLINDROTHECA CLOSTERIUM* (EHRENBERG) REIMANN ET LEWIN  
В ДВУХСТУПЕНЧАТОМ ХЕМОСТАТЕ**

© 2023 г. Р. Г. Геворгиз<sup>1</sup>, С. Н. Железнова<sup>1</sup>, А. С. Малахов<sup>2</sup>

<sup>1</sup>ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,  
Севастополь, Российская Федерация

<sup>2</sup>Национальный исследовательский Томский политехнический университет,  
Томск, Российская Федерация  
E-mail: [r.gevorgiz@yandex.ru](mailto:r.gevorgiz@yandex.ru)

Поступила в редакцию 06.10.2020; после доработки 16.01.2021;  
принята к публикации 20.10.2022; опубликована онлайн 14.03.2023.

В работе рассмотрены преимущества и недостатки проточного и накопительного культивирования микроводорослей. Указаны достоинства проточного культивирования, в частности в квазинепрерывном режиме в двухступенчатом хемотрате. В качестве продуцента ценных веществ предложено использовать культуру бентосной диатомовой водоросли *Cylindrotheca closterium*, которая обладает многими полезными свойствами как биологического характера, так и технологического: 1) характеризуется достаточно высокими продукционными показателями; 2) эффективно утилизирует световую энергию, что снимает ограничения на размещение производства в регионах с малым количеством солнечных дней в году; 3) характеризуется довольно низким температурным оптимумом роста, что актуально для реализации промышленных технологий на территории Российской Федерации; 4) имеет удельную плотность клеток больше единицы, поэтому они достаточно быстро оседают на дно фотобиореактора при отсутствии перемешивания культуры, что упрощает отделение биомассы от культуральной среды и снижает её себестоимость. Цель работы — изучить продукционные характеристики квазинепрерывной культуры *C. closterium* в двухступенчатом хемотрате. Исследования проводили при температуре  $(20 \pm 1)^\circ\text{C}$  и облучённости  $150 \text{ мкмоль квантов}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ . Хемотратная установка для культивирования *C. closterium* состояла из двух стеклянных фотобиореакторов плоскопараллельного типа объёмом 3 л с рабочей толщиной 5 см и рабочей поверхностью каждого фотобиореактора  $0,03 \text{ м}^2$ . Культуру выращивали на питательной среде RS. Перемешивание осуществляли посредством барботажа воздухом (скорость — 1,5 л воздуха на 1 л культуры в мин). Культуру исследовали при различных скоростях протока питательной среды — 0,1; 0,3; 0,5; 0,7; 0,9 сут<sup>-1</sup>. Рассчитаны параметры роста накопительной культуры: удельная скорость роста  $\mu_n = 0,7 \text{ сут}^{-1}$ ; время удвоения биомассы  $t_d = 0,987 \text{ сут}$ . Максимальная продуктивность одно- и двухступенчатого хемотрата была отмечена при оптимальной скорости протока  $0,59 \text{ сут}^{-1}$  и составила  $1,348$  и  $1,498 \text{ г}\cdot\text{л}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$  соответственно. Экспериментально показано, что в проточной культуре продуктивность *C. closterium* выше в 2,2 раза, чем в накопительной. На основе экспериментальных данных проведён расчёт максимальной удельной скорости роста  $\mu_m$  и константы насыщения  $K_S$  при лимитировании роста *C. closterium* кремнием; значения составили  $1,05 \text{ сут}^{-1}$  и  $0,028 \text{ г}\cdot\text{л}^{-1}$  соответственно. Показано, что наблюдаемая потребность в кремнии в проточной культуре ( $Y_{\text{пр}} = 35 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ ) ниже на 7,9 %, чем в накопительной ( $Y_n = 38 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ ). Отмечено, что величины  $\mu_m$ ,  $K_S$  и  $Y_{\text{пр}}$

являются важными физиологическими характеристиками диатомовой водоросли *C. closterium* и играют ключевую роль при проектировании промышленных систем для интенсивного культивирования микроводорослей.

**Ключевые слова:** *Cylindrotheca closterium*, хемостат, математическая модель

Микроводоросли нашли широкое применение в современной биотехнологии [Bozarth et al., 2009]. Их биомассу и продукты жизнедеятельности используют в пищевой промышленности, сельском хозяйстве, аквакультуре [Creswell, 2010; Sathasivam et al., 2019]. Важную роль микроводоросли играют в технологиях очистки сточных вод [Abinandan et al., 2018; Wollmann et al., 2019], в реабилитации водоёмов, предотвращая цветение [Kiran et al., 2016], в утилизации CO<sub>2</sub> [Singh, Dhar, 2019], а также в альголизации и сидерации почв. На их основе созданы промышленные технологии получения уникальных биологически активных соединений, которые применяют в медицине и парфюмерии [Lauritano et al., 2016; Lincoln et al., 1990; Patras et al., 2018] и т. д. Микроводоросли очень активно используют в различных сферах деятельности человека, однако их потенциал далеко не исчерпан. Выделение новых объектов для интенсивного культивирования из природных популяций, а также получение генетически модифицированных штаммов с заданными свойствами постоянно расширяют возможности для создания новых биотехнологий на основе микроводорослей. В этом направлении достигнуты немалые успехи, но поиск новых продуцентов продолжается.

Известно, что многие ценные вещества микроводоросли накапливают именно в стрессовых условиях, к примеру при лимитировании роста биогенными элементами. В связи с этим разработаны различные способы двухстадийного накопительного культивирования микроводорослей, когда на первом этапе происходит накопление биомассы, а на втором — накопление ценных веществ, например липидов и каротиноидов [Lu et al., 2018; Minyuk et al., 2014; Nagappan et al., 2019]. Существенным недостатком двухстадийного накопительного культивирования является гибель немалой части клеток микроводорослей на втором этапе, при создании стрессовых условий, что значительно снижает эффективность процесса получения целевого продукта [Minyuk et al., 2014]. Наиболее перспективной альтернативой двухстадийному методу накопительной культуры является метод проточного культивирования микроводорослей, в частности использование двухступенчатого хемостата с равной или разной удельной скоростью протока для каждой ступени.

С позиции получения ценных биологически активных соединений в промышленных масштабах наиболее перспективными объектами культивирования являются бентосные виды микроводорослей, которые обладают многими полезными свойствами как биологического, так и технологического характера. Так, они: 1) характеризуются достаточно высокими продукционными показателями [Железнова, 2019]; 2) эффективно утилизируют световую энергию [Baldisserotto et al., 2019], что снимает ограничения на размещение производства в регионах с малым количеством солнечных дней в году; 3) характеризуются довольно низким температурным оптимумом роста [Salleh, McMinn, 2011; Stock et al., 2019], что актуально для реализации технологий на территории Российской Федерации; 4) имеют удельную плотность клеток больше единицы, поэтому достаточно быстро оседают на дно фотобиореактора при отсутствии перемешивания культуры, что упрощает отделение биомассы от культуральной среды, снижает её себестоимость и т. д.

В литературе данные об интенсивной культуре бентосных микроводорослей немногочисленны. Также практически отсутствуют описания исследований бентосных диатомей в проточной культуре. Среди многих видов бентосных микроводорослей для интенсивного культивирования в промышленных масштабах наибольшее внимание привлекает диатомея *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann et Lewin, 1964 [Геворгиз и др., 2016;

Wang et al., 2018], которая способна накапливать ценные полиненасыщенные жирные кислоты и фукоксантин [Wang et al., 2015; Zhelezнова et al., 2017], а также йод, железо и другие микроэлементы в органической форме [Железнова и др., 2015а; de la Cuesta, Manley, 2009].

Цель работы — исследовать производственные характеристики квазинепрерывной культуры *C. closterium* в двухступенчатом хемостате.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

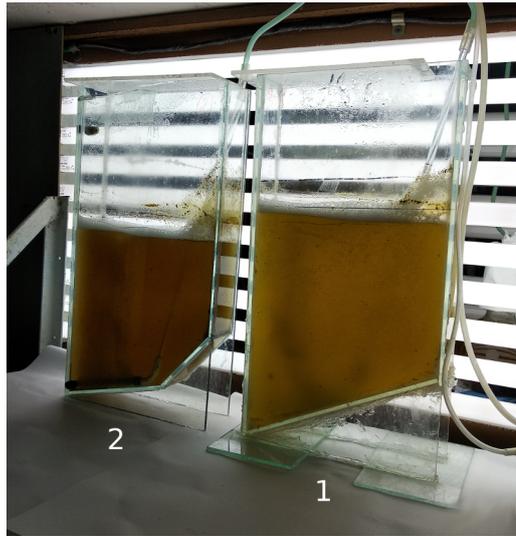
В работе изучали культуру диатомовой водоросли *C. closterium* из коллекции культур микроводорослей ФИЦ ИнБЮМ. Полученную из этой коллекции культуру адаптировали к концентрированной питательной среде RS [Железнова и др., 2015b] и к условиям интенсивного культивирования в течение двух недель. Адаптированную культуру осадил центрифугированием (при 1600 г в течение 1 мин), затем удалили надосадочную жидкость, а сырую массу водорослей использовали в качестве инокулята для исследования производственных характеристик квазинепрерывной культуры в хемостате. В работе с хемостатом применяли питательную среду RS с увеличенной в 3 раза концентрацией каждого компонента, приготовленную на стерильной черноморской воде. Состав использованной питательной среды представлен в табл. 1.

**Таблица 1.** Состав питательной среды RS [Железнова и др., 2015b], используемой в эксперименте

**Table 1.** Composition of the nutrient medium RS [Zhelezнова et al., 2015b] used in the experiment

№	Компонент	Навеска, г·л <sup>-1</sup>
1	NaNO <sub>3</sub>	2,331
2	NaH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> · 2H <sub>2</sub> O	0,665
3	Na <sub>2</sub> SiO <sub>3</sub> · 9H <sub>2</sub> O	1,158
4	Na <sub>2</sub> EDTA	0,792
5	FeSO <sub>4</sub> · 7H <sub>2</sub> O	0,192
6	CuSO <sub>4</sub> · 5H <sub>2</sub> O	0,0006
7	ZnSO <sub>4</sub> · 7H <sub>2</sub> O	0,001 32
8	CoCl <sub>2</sub> · 6H <sub>2</sub> O	0,0006
9	MnCl <sub>2</sub> · 4H <sub>2</sub> O	0,001 08
10	NaMoO <sub>4</sub> · H <sub>2</sub> O	0,000 36

Исследования производственных характеристик *C. closterium* проводили при оптимальных световых условиях, при оптимальной температуре и обеспеченности биогенными элементами. Хемостатная установка для культивирования *C. closterium* (рис. 1) состояла из двух стеклянных фотобиореакторов (двухступенчатый хемостат) плоскопараллельного типа; объём каждого — 3 л, рабочая толщина — 5 см. Рабочий объём суспензии в каждом фотобиореакторе поддерживали на постоянном уровне (2 л). Эксперимент проводили с равномерным круглосуточным односторонним освещением фотобиореакторов. Источником освещения служили люминесцентные лампы SE-PII-1-LF 46W/54-765 (Польша), которые на рабочей поверхности каждого фотобиореактора (0,03 м<sup>2</sup>) давали в среднем 150 мкмоль квантов·м<sup>-2</sup>·с<sup>-1</sup> (33 Вт·м<sup>-2</sup>). Облучённость измеряли спектрофотометром «ТКА-Спектр» (ФАР). На протяжении всего эксперимента температуру суспензии водорослей поддерживали на постоянном уровне (20 ± 1) °С. Для обеспечения клеток углеродом культуру в обоих фотобиореакторах барботировали воздухом (1,5 л воздуха на 1 л культуры в мин) с помощью компрессорной установки. Для увеличения растворимости CO<sub>2</sub> в культуральной среде подачу воздуха в суспензию осуществляли через насадку-диспергатор.



**Рис. 1.** Культура *Cylindrotheca closterium* в двухступенчатом хемостате (номера ступеней указаны цифрами)

**Fig. 1.** *Cylindrotheca closterium* culture in a two-stage chemostat (stages are indicated by numbers)

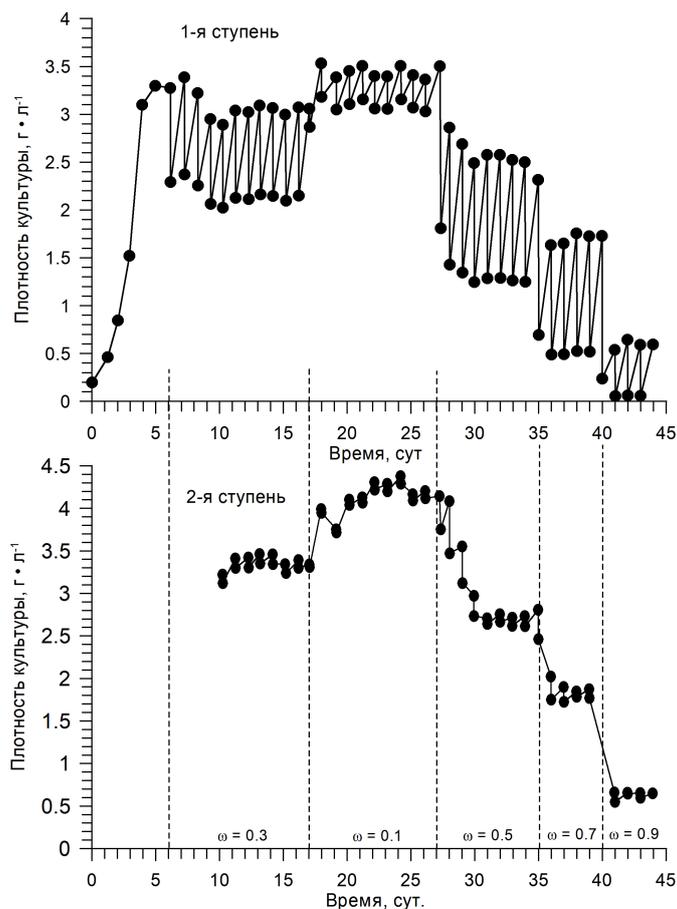
На первом этапе эксперимента культуру выращивали в накопительном режиме, на втором — в квазинепрерывном. Пропорционально-проточное квазинепрерывное культивирование *C. closterium* осуществляли в однопоточном режиме следующим образом: 1) ежедневно из второго фотобиореактора (вторая ступень хемостата) изымали часть рабочего объема на урожай; 2) из первого фотобиореактора (первая ступень хемостата) изымали такую же часть рабочего объема и переносили во второй фотобиореактор, восстанавливая таким образом рабочий объем во втором фотобиореакторе; 3) рабочий объем в первом фотобиореакторе восстанавливали, добавляя свежую питательную среду. Разбавление культуры осуществляли ежедневно.

После накопительного культивирования, с 6-го дня эксперимента, культуру выращивали в квазинепрерывном режиме со скоростью потока питательной среды через рабочий объем суспензии микроводорослей  $0,6 \text{ л} \cdot \text{сут}^{-1}$  (скорость разбавления, или удельная скорость потока,  $\omega = 0,6 / 2 = 0,3 \text{ сут}^{-1}$ ). С 17-го по 27-й день эксперимента была установлена удельная скорость потока  $0,1 \text{ сут}^{-1}$ ; с 27-го по 35-й —  $0,5 \text{ сут}^{-1}$ ; с 35-го по 40-й —  $0,7 \text{ сут}^{-1}$ ; с 40-го по 44-й —  $0,9 \text{ сут}^{-1}$ .

Для определения плотности культуры применяли два метода — метод йодатной окисляемости [Геворгиз и др., 2015] и прямое взвешивание сырой массы *C. closterium* в полипропиленовых пробирках на аналитических весах с погрешностью  $0,1 \text{ мг}$  после осаждения клеток центрифугированием ( $1600 \text{ g}$  в течение  $2 \text{ мин}$ ). Для пересчета полученных данных на сухую массу использовали коэффициент связи между сухой и сырой массой ( $k = 0,1$ ) [Железнова, Геворгиз, 2020].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика плотности культуры *C. closterium* в накопительном и проточном режиме культивирования представлена на рис. 2. В эксперименте использовали адаптированную культуру, поэтому лаг-фазу у накопительной кривой не наблюдали. Экспоненциальная фаза роста длилась четверо суток. В стационарной фазе плотность культуры оставалась практически неизменной. При переходе к квазинепрерывному режиму культивирования была отмечена быстрая адаптация к условиям проточного культивирования. При изменении удельной скорости потока переходные процессы были непродолжительными (не более 2–3 суток), значение плотности культуры достаточно быстро достигало нового стационарного динамического равновесия (рис. 2).



**Рис. 2.** Динамика плотности культуры *Cylindrotheca closterium* в накопительном режиме культивирования и в двухступенчатом хемостате при различной скорости потока питательной среды  $\omega$  (границы указаны пунктиром)

**Fig. 2.** Dynamics of *Cylindrotheca closterium* density in the batch culture and in the two-stage chemostat at different dilution rates  $\omega$  (the boundaries are indicated by the dotted lines)

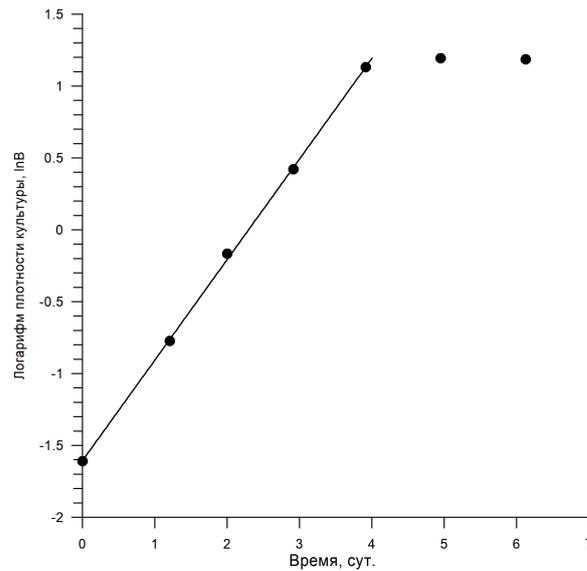
И в первой, и во второй ступенях хемостата при удельной скорости потока  $0,1 \text{ сут}^{-1}$  была зафиксирована незначительная агглютинация клеток, которая приводила к трудностям отбора проб при измерении плотности культуры и способствовала увеличению разброса данных. В обеих ступенях хемостата практически при любой скорости потока клетки равномерно распределялись по всему рабочему объёму. При удельной скорости потока  $0,9 \text{ сут}^{-1}$  регистрировали пристеночный рост культуры, и барботажа воздухом для перемешивания суспензии было недостаточно. Даже после перемешивания культуры ручной мешалкой часть биомассы довольно быстро оседала на дно или стенки фотобиореактора.

**Параметры роста.** В начале накопительного культивирования при внесении инокулята в питательную среду плотность культуры ( $B_0$ ) составила  $0,2 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$ . Лаг-фазы у накопительной культуры не было, поскольку к условиям эксперимента её адаптировали ранее. Экспоненциальная фаза накопительной кривой характеризовалась постоянной удельной скоростью роста и с высокой точностью ( $R^2 = 0,99$ ) описывалась уравнением (1) (рис. 3):

$$\ln B = \mu_n (t - t_0) + \ln B_0; \quad \ln B = 0,7 t - 1,61, \quad (1)$$

где  $\mu_n$  — удельная скорость роста в накопительной культуре,  $\text{сут}^{-1}$ ;

$B_0$  — плотность культуры в начальный момент времени  $t_0$  ( $t_0 = 0$ ).



**Рис. 3.** Динамика плотности культуры *Cyindrotheca closterium* в накопительном режиме культивирования в полулогарифмических координатах. Аппроксимация экспериментальных точек уравнением (1),  $R^2 = 0,99$ . Удельная скорость роста  $\mu_n = 0,7 \text{ сут}^{-1}$

**Fig. 3.** Dynamics of *Cyindrotheca closterium* density in the batch culture in semi-logarithmic coordinates. Approximation of experimental points by equation (1),  $R^2 = 0.99$ . The specific growth rate  $\mu_n = 0.7 \text{ day}^{-1}$

Время удвоения биомассы в экспоненциальной фазе роста ( $t_d$ ) составило:

$$t_d = \ln 2 \frac{t - t_0}{\ln B - \ln B_0} = \frac{\ln 2}{\mu_n} = \frac{0,693}{0,7} = 0,987. \quad (2)$$

Обратное время удвоения (рис. 3):

$$\log_2 B = \frac{1}{t_d}(t - t_0) + \log_2 B_0, \quad \frac{1}{t_d} = \frac{\mu_n}{\ln 2} = \frac{0,7}{0,693} = 1,01. \quad (3)$$

На 5-й день эксперимента культура достигла стационарной фазы роста. В этой фазе плотность культуры оставалась неизменной ( $B_m = 3,3 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$ ) до момента перехода к квазинепрерывному режиму культивирования (рис. 2). За 5 дней накопительного культивирования урожай составил  $B_n(5) = B_m - B_0 = 3,1 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$ , то есть средняя продуктивность накопительной культуры  $\bar{P}_n = 0,62 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ .

Количественные потребности в биогенных элементах активно растущей культуры *C. closterium* экспериментально определены нами ранее [Железнова и др., 2015b]. На основе этих данных по формуле (4) рассчитаны экономические коэффициенты ( $Y_{\text{эк}}$ ) для некоторых биогенных элементов (табл. 2):

$$Y_{\text{эк}} = \frac{1}{Y_n}, \quad (4)$$

где  $Y_n$  — наблюдаемая потребность в биогенном элементе в накопительной культуре.

Для нахождения зависимости удельной скорости роста *C. closterium* от концентрации лимитирующего субстрата в питательной среде по данным из [Железнова, Геворгиз, 2014] рассчитывали константу насыщения ( $K_S$ ). Проанализировав состав и соотношения биогенных элементов в питательной среде F [Guillard, 1975; Guillard, Ryther, 1962], а также соотношения потребностей

для *C. closterium* из табл. 2, можно утверждать, что при культивировании *C. closterium* на питательной среде F, как это сделано в работе [Железнова, Геворгиз, 2014], лимитирующим рост фактором является концентрация в ней кремния, поэтому константу насыщения рассчитывали именно для кремния (рис. 4):

$$P = P_m \frac{S}{K_S + S}, \quad P = 1,81 \frac{S}{0,028 + S}; \quad \mu = \mu_m \frac{S}{K_S + S}, \quad \mu = \mu_m \frac{S}{0,028 + S}, \quad (5)$$

где  $S$  — концентрация лимитирующего субстрата (кремния) в питательной среде, г·л<sup>-1</sup>.

**Таблица 2.** Наблюдаемые потребности для *Cylindrotheca closterium* в накопительной культуре ( $Y_H$ ) по данным из [Железнова, Геворгиз, 2014] и расчётные значения экономических коэффициентов ( $Y_{ЭК}$ ) по формуле (4) для некоторых биогенных элементов

**Table 2.** Observed requirements for *Cylindrotheca closterium* in the batch culture ( $Y_H$ ) according to the data from [Zheleznova, Gevorgiz, 2014] and calculated values of economic coefficients ( $Y_{ЭК}$ ) according to formula (4) for some nutrients

№	Биогенный элемент	$Y_H$ , мг·г <sup>-1</sup>	$Y_{ЭК}$ , г·г <sup>-1</sup>
1	Азот	64 ± 1	15,6
2	Кремний	38,2 ± 0,01	26,2
3	Фосфор	17 ± 1	60,3
4	Железо	45 ± 0,2	22,2

**Проточная культура.** Теория хемостата разработана для непрерывных культур гетеротрофных микроорганизмов во второй половине XX в. и детально изложена в работах [Непрерывное культивирование микроорганизмов, 1968; Перт, 1978; Herbert et al., 1956; Maxon, 1955; Methods in Microbiology, 1970]. В ряде случаев она применима и для низших фототрофов. Но в связи с тем, что для их роста необходима световая энергия, которая наравне с биогенными элементами может лимитировать рост клеток, для фототрофов теория хемостата требует поправок и уточнений. Особенно это актуально для плотных культур микроводорослей, когда накопительная кривая характеризуется наличием не только экспоненциальной фазы роста, но и продолжительной фазы замедления роста (фазы отрицательного ускорения роста). Особо следует отметить необходимость существенных дополнений и изменений в теории хемостата в таких случаях, когда: 1) используется естественное освещение, когда в течение суток наблюдается смена лимитирующего рост фактора; 2) организация непрерывного протока питательной среды затруднительна или нецелесообразна и пр. В таком случае на практике часто применяют культуру с периодическим разбавлением (квасинепрерывную культуру). Стоит подчеркнуть, что метод квазинепрерывного культивирования является некоторым обобщением различных способов проточного культивирования микроорганизмов, однако публикации, посвящённые моделированию процессов в квазинепрерывной культуре, достаточно редки [Тренкеншу, 2005; Фенцл, 1968].

В нашем эксперименте экспоненциальную фазу роста накопительной кривой с высокой точностью описывало уравнение для экспоненциального роста (см. уравнение (1) и рис. 3), то есть рост клеток практически не ограничивался световыми условиями, поэтому можно считать, что смена лимитирующего фактора на этом участке не происходила. Это обстоятельство позволяет для вывода уравнений динамики плотности квазинепрерывной культуры применять подход, аналогичный тому, который был использован при работе с гетеротрофными микроорганизмами. Рассмотрим квазинепрерывную культуру в пропорционально-проточном однопоточном многоступенчатом хемостате с одинаковым рабочим объёмом  $V$  (л) в каждой ступени и с неизменным

объёмом  $w$  (л), который удаляется из каждой ступени при процедуре обмена. Отношение массы водорослей в  $i$ -й ступени хемостата  $m_i$  (г) к рабочему объёму  $V$  (л) определяет текущую плотность культуры в данной ступени ( $\text{г}\cdot\text{л}^{-1}$ ):

$$B_i = \frac{m_i}{V}. \quad (6)$$

В результате процедуры обмена из  $i$ -й ступени хемостата удаляется объём  $w$ , в котором содержится масса водорослей  $m_i^*$ . В оставшемся объёме  $(V - w)$  содержится масса водорослей  $m_i^{**}$ . Следовательно, можно записать такие равенства:

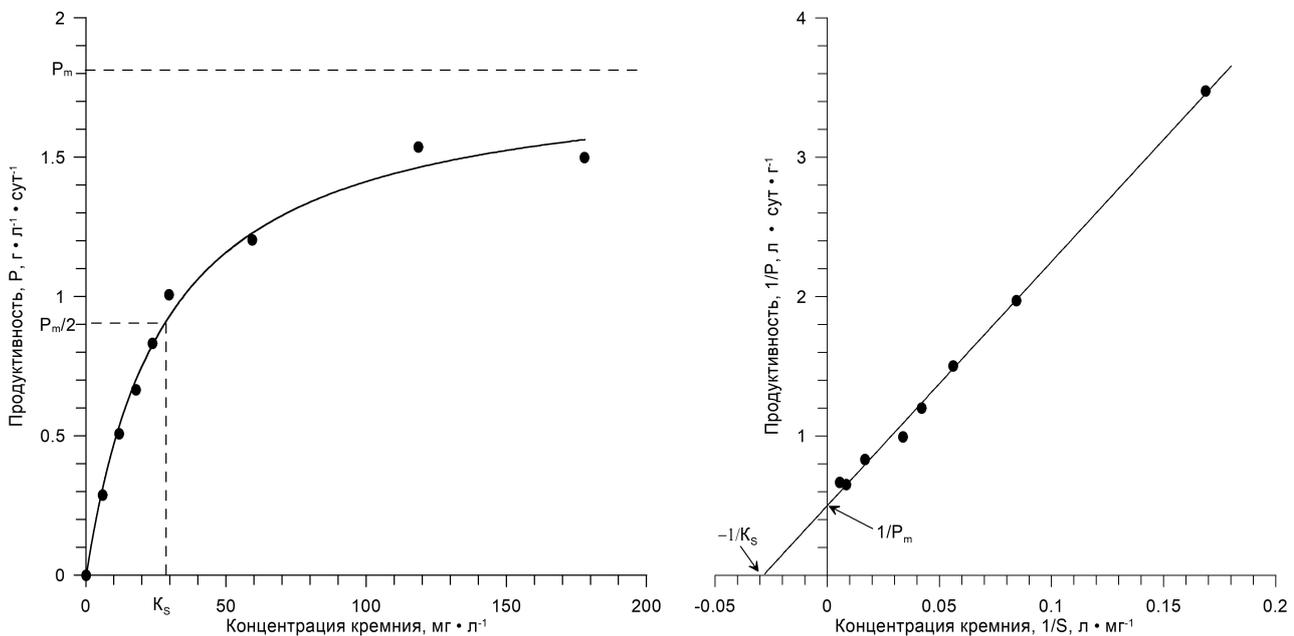
$$m_i = m_i^* + m_i^{**}; \quad m_i^* = w \cdot B_i; \quad m_i^{**} = V \cdot B_i - w \cdot B_i = (V - w) \cdot B_i. \quad (7)$$

В многоступенчатом хемостате после удаления объёма  $w$  в  $i$ -ю ступень поступает такой же объём суспензии из предыдущей ступени, поэтому плотность культуры в  $i$ -й ступени после обмена ( $B_i^{(-)}$ ) будет равна:

$$B_i^{(-)} = \frac{m_{i-1}^* + m_i^{**}}{V} = \frac{w \cdot B_{i-1} + (V - w) \cdot B_i}{V}, \quad (8)$$

где  $m_{i-1}^*$  — масса водорослей из предыдущей ступени, которая вносится в текущую ступень при процедуре обмена;

$B_{i-1}$  — плотность культуры в предыдущей ступени хемостата.



**Рис. 4.** Зависимость скорости роста культуры *Cylindrotheca closterium* от концентрации кремния в питательной среде.  $P_m = 1,81 \text{ г}\cdot(\text{л}\cdot\text{сут})^{-1}$ ;  $K_S = 0,028 \text{ г}\cdot\text{л}^{-1}$ . Расчёт по уравнению (5) по экспериментальным данным из [Железнова, Геворгиз, 2014]

**Fig. 4.** Dependence of *Cylindrotheca closterium* growth rate on the silicon concentration in the nutrient medium.  $P_m = 1.81 \text{ g}\cdot(\text{L}\cdot\text{day})^{-1}$ ;  $K_S = 0.028 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ . Calculation by equation (5) according to the experimental data from [Zheleznova, Gevorgiz, 2014]

Из этого следует:

$$\frac{w}{V} = \frac{B_i - B_i^{(-)}}{B_i - B_{i-1}} = \frac{m_i^* - m_{i-1}^*}{m_i - m_{i-1}}, \quad (9)$$

то есть доля объёма при процедуре обмена равна отношению массы водорослей, удаляемой при обмене из текущей ступени, к разнице масс водорослей в текущей и предыдущей ступенях хемостата.

Отношение плотности культуры до и после процедуры обмена указывает на величину разбавления культуры ( $\theta_i$ ) — на то, во сколько раз уменьшаются масса водорослей и плотность культуры в  $i$ -й ступени:

$$\theta_i = \frac{B_i}{B_i^{(-)}} = \frac{V}{V - w \left(1 - \frac{B_{i-1}}{B_i}\right)}. \quad (10)$$

Заметим, что если культуру разбавляют питательной средой ( $B_{i-1} = 0$ ), то получается выражение для первой ступени хемостата, аналогичное выражению в работе [Тренкеншу, 2005]:

$$\theta_1 = \frac{B_1}{B_1^{(-)}} = \frac{V}{V - w}.$$

Из выражений (9) и (10) следует:

$$\frac{w}{V} = \frac{B_i - B_i^{(-)}}{B_i - B_{i-1}} = \frac{B_i - \frac{1}{\theta_i} B_i}{B_i - B_{i-1}}. \quad (11)$$

В квазинепрерывной культуре изменение массы водорослей ( $\Delta m_i$ ) определяется двумя процессами — увеличением массы водорослей за счёт их роста и уменьшением массы за счёт разницы притока и оттока с частью суспензии при процедуре обмена:

$$\underbrace{m_{i+1} - (m_{i-1}^* + m_i^{**})}_{\text{прирост}} + \underbrace{m_{i-1}^*}_{\text{приток}} - \underbrace{(m_i - m_i^{**})}_{\text{убыль с оттоком}} = m_{i+1} - m_i = \Delta m_i, \quad (12)$$

где  $m_i$  — масса водорослей до обмена;

$m_{i+1}$  — масса водорослей до обмена на следующем шаге квазинепрерывного культивирования;

$m_{i-1}^*$  — масса водорослей, вносимых в  $i$ -ю ступень из предыдущей ступени при процедуре обмена;

$m_i^{**}$  — масса водорослей, которая остаётся в  $i$ -й ступени после удаления части суспензии объёмом  $w$ .

Учитывая (6), (7) и (8), запишем изменение плотности культуры ( $\Delta B_i$ ):

$$\underbrace{[B_{i+1} - B_i^{(-)}]}_{\text{прибыль}} - \underbrace{[B_i - B_i^{(-)}]}_{\text{убыль}} = B_{i+1} - B_i = \Delta B_i, \quad (13)$$

где  $B_i$  — плотность культуры до обмена (текущая плотность);

$B_i^{(-)}$  — плотность культуры после процедуры обмена;

$B_{i+1}$  — плотность культуры до обмена на следующем шаге квазинепрерывного культивирования.

В микробиологической практике рост водорослей в культуре выражается двумя количественными характеристиками — скоростью роста (продуктивностью) и относительной (удельной) скоростью роста. За промежуток времени между процедурами обмена  $\Delta t$  (сут) плотность культуры в  $i$ -й ступени возрастет до величины  $B_{i+1}$ , поэтому на данном промежутке времени средняя скорость роста составит ( $\text{г} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ ):

$$\bar{P}_i = \frac{B_{i+1} - B_i^{(-)}}{\Delta t}, \quad (14)$$

а средняя относительная скорость роста составит ( $\text{сут}^{-1}$ ):

$$\bar{\mu}_i = \frac{B_{i+1} - B_i^{(-)}}{B_i^{(-)} \cdot \Delta t}. \quad (15)$$

Убыль плотности определяется величиной разбавления культуры, которая зависит от массы водорослей, выносимой из текущей ступени хемостата при процедуре обмена, и массы водорослей, вносимой в рабочий объем из предыдущей ступени хемостата. Из рабочего объема за одну процедуру обмена в течение промежутка времени  $\Delta t$  удаляется объем  $w$ , поэтому скорость протока культуры ( $F$ ) в текущей ступени хемостата равна ( $\text{л} \cdot \text{сут}^{-1}$ ):

$$F = \frac{w}{\Delta t},$$

а относительная (удельная) скорость протока  $\omega$  равна ( $\text{сут}^{-1}$ ):

$$\omega = \frac{F}{V} = \frac{w}{V \cdot \Delta t}. \quad (16)$$

С учётом (10) и (16) можно выразить величину удельной скорости протока питательной среды для  $i$ -й ступени следующим образом:

$$\omega \left(1 - \frac{B_{i-1}}{B_i}\right) = \left(1 - \frac{1}{\theta_i}\right) \frac{1}{\Delta t}; \quad \omega = \frac{1 - \frac{1}{\theta_i}}{1 - \frac{B_{i-1}}{B_i}} \frac{1}{\Delta t}. \quad (17)$$

Отметим: (16) позволяет рассчитать для  $i$ -й ступени удельную скорость протока суспензии водорослей (или питательной среды для первой ступени), которая во всех ступенях хемостата одинакова. Выражение (17) указывает на то, какова будет удельная скорость протока при уменьшении плотности культуры в  $i$ -й ступени в  $\theta_i$  раз с учётом плотности культуры в предыдущей ступени хемостата.

Величину изменения плотности культуры (13) за промежуток времени  $\Delta t$  можно выразить через скорость роста и скорость протока. Из (11), (13) и (16) следует:

$$\frac{\Delta B_i}{\Delta t} = \frac{B_{i+1} - B_i^{(-)}}{\Delta t} - \frac{B_i - B_i^{(-)}}{\Delta t} = \bar{P}_i - \omega (B_i - B_{i-1}). \quad (18)$$

Таким образом, скорость изменения плотности квазинепрерывной культуры в текущей ступени хемостата определяется средней скоростью роста ( $\bar{P}_i$ ), скоростью внесения водорослей из предыдущей ступени ( $\omega \cdot B_{i-1}$ ), а также скоростью удаления водорослей при обмене ( $\omega \cdot B_i$ ).

Выразим среднюю скорость роста  $\bar{P}_i$  в единицах плотности культуры (биомассы) в  $i$ -й ступени хемостата:

$$\bar{P}_i = \tilde{\mu}_i \cdot B_i, \quad (19)$$

где  $\tilde{\mu}_i$  — коэффициент, отражающий долю прироста биомассы  $B_i$  за промежуток времени  $\Delta t$ .

По сути этот коэффициент является относительной скоростью роста, аналогичной (15), с той лишь разницей, что скорость прироста относится не к плотности культуры после обмена, а к плотности культуры до обмена — к  $B_i$ . Из сравнения (14), (19) и (10) ясно, что  $\bar{\mu}_i = \tilde{\mu}_i \cdot \theta_i$ , и отличие между этими величинами будет тем меньше, чем ближе  $\theta_i$  к единице и чем меньше интервал времени  $\Delta t$  между разбавлениями культуры.

Подставляя (19) в (18), получаем следующее уравнение:

$$\frac{\Delta B_i}{\Delta t} = \tilde{\mu}_i \cdot B_i - \omega (B_i - B_{i-1}) = \left[ \tilde{\mu}_i - \omega \left( 1 - \frac{B_{i-1}}{B_i} \right) \right] B_i. \quad (20)$$

Таким образом, получено уравнение, решение которого позволяет описать динамику плотности квазинепрерывной культуры в многоступенчатом хемостате. В частном случае, при  $\Delta t \rightarrow 0$ ,  $\tilde{\mu}_i \rightarrow \mu_i$ ,  $\theta_i \rightarrow 1$  (непрерывный проток), получаем дифференциальные уравнения, которые идентичны уравнениям, опубликованным в работах [Перт, 1978; Фенцл, 1968].

Для первой ступени хемостата, когда культуру разбавляют питательной средой ( $B_{i-1} = 0$ ), выражение (20) преобразуется в:

$$\frac{\Delta B_1}{\Delta t} = \tilde{\mu}_1 \cdot B_1 - \omega \cdot B_1 = (\tilde{\mu}_1 - \omega) B_1. \quad (21)$$

Оно полностью идентично выражению, полученному ранее для квазинепрерывной культуры в одноступенчатом хемостате [Тренкеншу, 2005].

Поскольку в нашем эксперименте переходные процессы при различных изменениях скорости протока питательной среды были кратковременны (рис. 2), мы станем рассматривать только установившиеся процессы (стационарное динамическое равновесие), то есть такие, при которых плотность культуры с течением времени в каждой ступени хемостата остаётся неизменной ( $\Delta B_i = 0$ ). Для условий стационарного динамического равновесия из (20) следуют выражения для относительной скорости роста и продуктивности культуры в  $i$ -й ступени хемостата:

$$\tilde{\mu}_i = \omega \left( 1 - \frac{B_{i-1}}{B_i} \right); \quad \bar{P}_i = \omega (B_i - B_{i-1}). \quad (22)$$

Отсюда следуют связь плотностей культуры в соседних ступенях хемостата, а также скорость разбавления в  $i$ -й ступени:

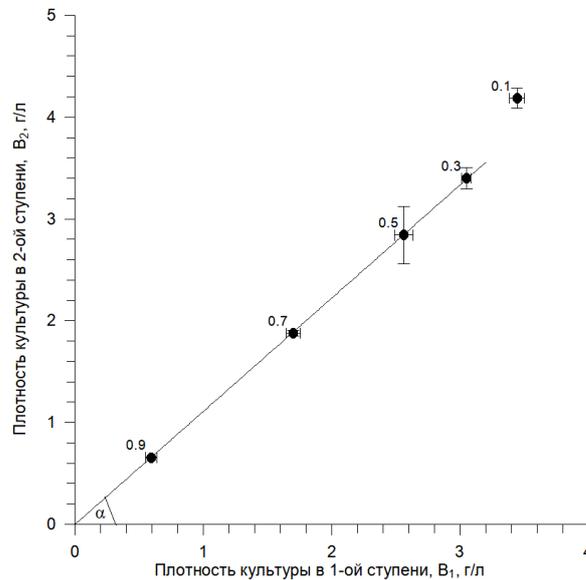
$$B_i = \frac{\omega}{\omega - \tilde{\mu}_i} B_{i-1}; \quad \omega = \tilde{\mu}_i \frac{B_i}{B_i - B_{i-1}} = \frac{\bar{P}_i}{B_i - B_{i-1}}. \quad (23)$$

Заметим, что для условий стационарного динамического равновесия будут справедливы равенства:

$$B_i = \frac{\omega}{\omega - \tilde{\mu}_i} B_{i-1} = q_i \cdot B_{i-1}; \quad \tilde{\mu}_i = \omega \left( 1 - \frac{1}{q_i} \right) = \omega \cdot \epsilon_i; \quad \tilde{\mu}_i = \frac{\epsilon_i}{\epsilon_{i-1}} \tilde{\mu}_{i-1}, \quad (24)$$

где  $q_i$ ,  $\epsilon_i$  и  $\epsilon_{i-1}$  — некоторые постоянные величины, легко определяемые экспериментальным путём.

Действительно, экспериментально полученный нами коэффициент связи между плотностью культуры в первой и второй ступенях хемостата  $q_2$  постоянен для любой скорости протока (рис. 5). Из рисунка видно, что даже при максимальной скорости протока, когда зарегистрирован пристеночный рост, связь между плотностью культуры в первой и второй ступенях достаточно хорошо описывается выражением (23) при  $q_2 = \text{tg}\alpha = 1,11$ .



**Рис. 5.** Связь между плотностью культуры в первой и второй ступенях хемостата в условиях стационарного динамического равновесия,  $\text{tg}\alpha = 1,11$  [см. выражение (23)]. Удельная скорость протока,  $\omega$ , указана цифрами. Значение для  $\omega = 0,1$  в расчётах не учитывали из-за проявления агглютинации клеток

**Fig. 5.** The relationship between culture density in the first and second chemostat stages under conditions of stationary dynamic equilibration,  $\text{tg}\alpha = 1.11$  [see expression (23)]. The dilution rate,  $\omega$ , is indicated by numbers. The value for  $\omega = 0.1$  was not taken into account in the calculations due to the manifestation of cell agglutination

Выражение для продуктивности культуры в  $i$ -й ступени (22) можно представить в виде:

$$B_i = \frac{\bar{P}_i}{\omega} + B_{i-1}. \quad (25)$$

У культуры в стационарном динамическом равновесии всегда  $\bar{P}_i > 0$  и  $\omega > 0$ , поэтому для любого режима квазинепрерывного культивирования в многоступенчатом хемостате  $B_i > B_{i-1}$ . Если культуру разбавляют питательной средой ( $B_{i-1} = 0$ ), то из выражения (22) следует:

$$\tilde{\mu}_1 = \omega; \quad \bar{P}_1 = \omega \cdot B_1. \quad (26)$$

Для нахождения зависимости концентрации лимитирующего рост биогенного элемента в текущей ступени хемостата от скоростей протока и потребления субстрата клетками в процессе роста будем придерживаться логики вывода уравнения (20). По аналогии с (7) можно записать следующие выражения:

$$s_i = s_i^* + s_i^{**}; \quad s_i^* = w \cdot S_i; \quad s_i^{**} = V \cdot S_i - w \cdot S_i = (V - w) \cdot S_i, \quad (27)$$

где  $s_i$  — масса лимитирующего субстрата в рабочем объёме  $i$ -й ступени хемостата, г;

$s_i^*$  и  $s_i^{**}$  — масса лимитирующего субстрата в удаляемом объёме  $w$  при обмене и в оставшемся объёме  $(V - w)$  соответственно;

$S_i$  — концентрация лимитирующего субстрата в  $i$ -й ступени хемостата, г·л<sup>-1</sup>.

Концентрация лимитирующего субстрата в  $i$ -й ступени после обмена ( $S_i^{(-)}$ ) будет равна:

$$S_i^{(-)} = \frac{s_{i-1}^* + s_i^{**}}{V} = \frac{w \cdot S_{i-1} + (V - w) \cdot S_i}{V}. \quad (28)$$

Из этого выражения следует:

$$\frac{w}{V} = \frac{S_i^{(-)} - S_i}{S_{i-1} - S_i} = \frac{s_{i-1}^* - s_i^*}{s_{i-1} - s_i}. \quad (29)$$

Изменение массы лимитирующего субстрата ( $\Delta s_i$ ) можно выразить таким образом:

$$\underbrace{s_{i-1}^*}_{\text{приток}} - \underbrace{(s_i - s_i^{**})}_{\text{убыль с оттоком}} - \underbrace{((s_{i-1}^* + s_i^{**}) - s_{i+1})}_{\text{убыль за счёт роста}} = s_{i+1} - s_i = \Delta s_i, \quad (30)$$

где  $s_i$  — масса лимитирующего субстрата до обмена;

$s_{i+1}$  — масса лимитирующего субстрата до обмена на следующем шаге квазинепрерывного культивирования;

$s_{i-1}^*$  — масса субстрата, вносимая в  $i$ -ю ступень из предыдущей ступени при процедуре обмена;

$s_{i-1}^{**}$  — масса субстрата, которая остаётся в  $i$ -й ступени после удаления части суспензии объёмом  $w$ .

Учитывая (27), (29) и (30), запишем изменение концентрации субстрата в  $i$ -й ступени хемостата ( $\Delta S_i$ ):

$$\underbrace{[S_i^{(-)} - S_i]}_{\text{прибыль}} - \underbrace{[S_i^{(-)} - S_{i+1}]}_{\text{убыль}} = S_{i+1} - S_i = \Delta S_i, \quad (31)$$

где  $S_i$  — концентрация субстрата до обмена;

$S_i^{(-)}$  — концентрация субстрата после процедуры обмена;

$S_{i+1}$  — концентрация субстрата до обмена на следующем шаге квазинепрерывного культивирования.

Величину изменения концентрации субстрата (31) на промежутке времени  $\Delta t$  можно выразить через скорость потребления субстрата и скорость протока. Из (29), (31) и (16) следует:

$$\frac{\Delta S_i}{\Delta t} = \frac{S_i^{(-)} - S_i}{\Delta t} - \frac{S_i^{(-)} - S_{i+1}}{\Delta t} = \omega (S_{i-1} - S_i) - \bar{P}_{S_i}, \quad (32)$$

где  $\bar{P}_{S_i}$  — средняя скорость потребления лимитирующего субстрата клетками на промежутке времени  $\Delta t$ .

Доля кремния в биомассе *C. closterium* при разных условиях культивирования изменяется незначительно, поэтому можно предположить, что для любой скорости протока величина  $Y_H$  постоянна. В таком случае скорость потребления субстрата  $\bar{P}_{S_i}$  будет пропорциональна скорости роста  $\bar{P}_i$  микроводорослей. Следовательно, с учётом (19) выражение (32) представляется в виде:

$$\frac{\Delta S_i}{\Delta t} = \omega (S_{i-1} - S_i) - Y_H \cdot \tilde{\mu}_i \cdot B_i. \quad (33)$$

Решение данного уравнения позволит описать динамику концентрации лимитирующего рост субстрата квазинепрерывной культуры в многоступенчатом хемостате. Для частного случая (при непрерывном протоке питательной среды) это уравнение приведено в работах [Перт, 1978; Фенцл, 1968].

Для условий стационарного динамического равновесия из (33) можно выразить  $B_i$ :

$$B_i = \frac{\omega (S_{i-1} - S_i)}{\tilde{\mu}_i Y_H}; \quad \tilde{\mu}_i = \frac{\omega (S_{i-1} - S_i)}{B_i Y_H} = \omega \left( \frac{S_{i-1}}{S_i} - 1 \right). \quad (34)$$

Из (5) найдём  $S_i(\tilde{\mu}_i)$ :

$$S_i(\tilde{\mu}_i) = \frac{K_S \cdot \tilde{\mu}_i}{\mu_m - \tilde{\mu}_i}. \quad (35)$$

Затем (24) и (35) подставим в (34):

$$B_i = \frac{\omega}{\tilde{\mu}_i} \frac{1}{Y_H} \left( S_{i-1} - \frac{K_S \cdot \tilde{\mu}_i}{\mu_m - \tilde{\mu}_i} \right) = \frac{\omega}{\omega \cdot \epsilon_i} \frac{1}{Y_H} \left( S_{i-1} - \frac{K_S \cdot \omega \cdot \epsilon_i}{\mu_m - \omega \cdot \epsilon_i} \right). \quad (36)$$

Отсюда получим зависимость плотности культуры в  $i$ -й степени от скорости разбавления:

$$B_i(\omega) = \frac{1}{\epsilon_i} \frac{1}{Y_H} \left( S_{i-1} - \frac{K_S \cdot \omega}{\frac{1}{\epsilon_i} \mu_m - \omega} \right). \quad (37)$$

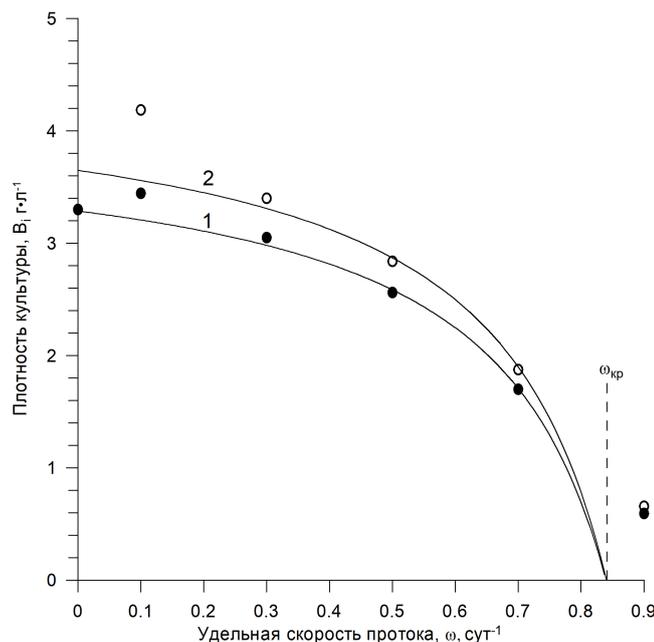
В частном случае, для первой степени хемостата, когда культуру разбавляют питательной средой ( $S_{i-1} = S_0$ ;  $\epsilon_i = 1$ ), с учётом (26) запишем:

$$B_1(\omega) = \frac{1}{Y_H} \left( S_0 - \frac{K_S \cdot \omega}{\mu_m - \omega} \right). \quad (38)$$

Подставляя в последнее выражение численные значения наблюдаемой потребности в кремнии из табл. 2, константы насыщения из (5) и концентрации кремния в питательной среде  $RS$   $S_0 = 0,115 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$ , методом наименьших квадратов по экспериментальным данным определим  $\mu_m$ . На рис. 6 показано соответствие экспериментальных данных и теоретической кривой (38) с рассчитанным значением  $\mu_m = 1,05 \text{ сут}^{-1}$  ( $R^2 = 0,97$ ). При расчёте значение плотности культуры при  $\omega = 0,9 \text{ сут}^{-1}$  не учитывали. Как было сказано выше, при данной скорости протока регистрировали пристеночный рост *C. closterium*.

Подставляем значение  $\mu_m = 1,05 \text{ сут}^{-1}$  в (38) и получаем для условий нашего эксперимента зависимость плотности культуры в первой степени хемостата от удельной скорости протока:

$$B_1(\omega) = \frac{1}{0,035} \left( 0,115 - \frac{0,028 \cdot \omega}{1,05 - \omega} \right). \quad (39)$$



**Рис. 6.** Зависимость плотности культуры от удельной скорости протока  $\omega$  в условиях стационарного динамического равновесия: 1 — первая ступень хемостата, расчёт по уравнению (38) ( $R^2 = 0,97$ ); 2 — вторая ступень, расчёт по уравнению (45) ( $R^2 = 0,96$ ). В расчётах значение для  $\omega = 0,9 \text{ сут}^{-1}$  не учитывали (объяснение см. в тексте). Пунктиром указана критическая скорость разбавления  $\omega_{кр} = 0,84 \text{ сут}^{-1}$

**Fig. 6.** The dependence of culture density on the dilution rate  $\omega$  under conditions of stationary dynamic equilibrium: 1, the first stage of the chemostat, calculation according to equation (38) ( $R^2 = 0.97$ ); 2, the second stage, calculation according to equation (45) ( $R^2 = 0.96$ ). In the calculations, the value for  $\omega = 0.9 \text{ day}^{-1}$  was not taken into account (see text for an explanation). The dotted line denotes the critical dilution rate  $\omega_{кр} = 0.84 \text{ day}^{-1}$

Отметим следующее. В табл. 2 указано значение наблюдаемой потребности в кремнии  $Y_H = 38,2 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ , однако, по результатам наших расчётов, в проточной культуре величина наблюдаемой потребности  $Y_{пр} = 35,0 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ . Объяснить занижение можно проявлением процессов автоселекции у микроорганизмов в проточной культуре [Гительзон и др., 1973]. Соответственно, для накопительной культуры потребность в кремнии  $Y_H = 38,2 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ , а для проточной культуры  $Y_{пр} = 35,0 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ .

Анализируя выражение (38), можно заметить, что при некоторой критической скорости разбавления  $\omega_{кр}$  значение  $B_1$  обращается в нуль (рис. 6). В нашем эксперименте критическая скорость разбавления (см. рис. 6) составила:

$$\omega_{кр}(B_1) = \mu_m \frac{S_0 - Y_{пр} \cdot B_1}{S_0 + K_S - Y_{пр} \cdot B_1}; \quad \omega_{кр}(0) = \mu_m \frac{S_0}{S_0 + K_S} = \frac{1,05 \cdot 0,115}{0,115 + 0,028} = 0,84 \text{ сут}^{-1}.$$

Следовательно, с учётом (26) для условий нашего эксперимента предельное значение  $\tilde{\mu}_1 = 0,84 \text{ сут}^{-1}$ . В сравнении с удельной скоростью роста  $\mu_H = 0,7 \text{ сут}^{-1}$ , полученной в накопительной культуре [см. (1)], это значение несколько выше, что связано с процессами автоселекции в проточной культуре [Гительзон и др., 1973].

Таким образом, для условий нашего эксперимента в накопительной культуре удельная скорость роста  $\mu_H = 0,7 \text{ сут}^{-1}$ , её предельное значение в проточной культуре  $\tilde{\mu}_1 = 0,84 \text{ сут}^{-1}$ , а её максимально возможное значение при лимитировании роста *C. closterium* кремнием  $\mu_m = 1,05 \text{ сут}^{-1}$ .

Заметим, что максимальное значение  $\mu_m$  входит в выражение (5) и представляет собой некоторую видоспецифическую характеристику субстратзависимого роста *C. closterium* (определяемую генетикой вида) при лимитировании роста кремнием.

Получить зависимость  $B_2(\omega)$  для второй ступени хемостата из (37) в явном виде нельзя (как это возможно для первой ступени), так как  $\epsilon_2 \neq 1$ . Для получения зависимости  $B_2(\omega)$  воспользуемся связью (23). Если подставить (23) в (38), получится зависимость плотности культуры во второй ступени от  $\omega$  и  $\mu_2$ :

$$B_2(\omega, \mu_2) = \frac{\omega}{\omega - \tilde{\mu}_2} \frac{1}{Y_{\text{пр}}} \left( S_0 - \frac{K_S \cdot \omega}{\mu_m - \omega} \right). \quad (40)$$

Поскольку угол наклона  $q_i$  у линейной зависимости (24) постоянен и легко может быть найден из экспериментальных данных, для второй ступени хемостата можно записать:

$$B_2(\omega) = \frac{q_2}{Y_{\text{пр}}} \left( S_0 - \frac{K_S \cdot \omega}{\mu_m - \omega} \right). \quad (41)$$

Аналогично для  $i$ -й ступени ( $i \geq 2$ ):

$$B_i(\omega, \mu_2, \dots, \mu_i) = \frac{\omega^{i-1}}{\prod_{k=2}^i (\omega - \tilde{\mu}_k)} \frac{1}{Y_{\text{пр}}} \left( S_0 - \frac{K_S \cdot \omega}{\mu_m - \omega} \right). \quad (42)$$

Если  $q_i$  — постоянная величина для любой пары соседних ступеней, то и произведение  $q_2 \cdot q_3 \cdot \dots \cdot q_i$  будет величиной постоянной. Следовательно:

$$B_i(\omega) = \frac{\prod_{k=2}^i q_k}{Y_{\text{пр}}} \left( S_0 - \frac{K_S \cdot \omega}{\mu_m - \omega} \right). \quad (43)$$

По данным нашего эксперимента (рис. 5), угол наклона у зависимости  $B_2$  от  $B_1$  равен:

$$q_2 = \frac{\omega}{\omega - \tilde{\mu}_2} = \text{tg } \alpha = 1,11. \quad (44)$$

Поэтому для условий нашего эксперимента зависимость плотности культуры во второй ступени хемостата от скорости разбавления можно представить следующим образом:

$$B_2(\omega) = 1,11 \frac{1}{Y_{\text{пр}}} \left( S_0 - \frac{K_S \cdot \omega}{\mu_m - \omega} \right) = \frac{1,11}{0,035} \left( 0,115 - \frac{0,028 \cdot \omega}{1,05 - \omega} \right). \quad (45)$$

На рис. 6 показаны зависимость плотности культуры во второй ступени хемостата от удельной скорости протока и соответствие экспериментальных данных и теоретической кривой (45).

Найдём величину урожая при различных режимах культивирования. Для этого подсчитаем суммарную продуктивность культуры в  $i$  ступенях хемостата в условиях стационарного динамического равновесия. Из выражения для продуктивности  $i$ -й ступени (22) ясно, что суммарная продуктивность всех ступеней хемостата  $R_i$  (всей системы культивирования) равна:

$$R_i = \sum_{k=1}^i \bar{P}_k = \omega \cdot B_i. \quad (46)$$

Следовательно, урожай ( $H_i$ ) системы культивирования, состоящей из  $i$  ступеней, в условиях стационарного динамического равновесия за некоторое фиксированное время составит ( $\Gamma \cdot \text{л}^{-1}$ ):

$$H_i(t) = R_i \cdot t = \omega \cdot B_i \cdot t, \quad (47)$$

где  $t$  — время культивирования, сут.

Для нахождения продуктивности многоступенчатого хемостата подставим выражение (43) в (46):

$$R_i(\omega) = \omega \frac{\prod_{k=2}^i q_k}{Y_{\text{пр}}} \left( S_0 - \frac{K_S \cdot \omega}{\mu_m - \omega} \right). \quad (48)$$

Для частного случая,  $R_1(\omega)$  и  $R_2(\omega)$ , имеем:

$$R_1(\omega) = \omega \frac{1}{Y_{\text{пр}}} \left( S_0 - \frac{K_S \cdot \omega}{\mu_m - \omega} \right); \quad R_2(\omega) = \omega \frac{q_2}{Y_{\text{пр}}} \left( S_0 - \frac{K_S \cdot \omega}{\mu_m - \omega} \right). \quad (49)$$

Аналогичное выражение для одноступенчатого хемостата было получено в [Перт, 1978].

Подставляя экспериментальные значения и  $q_2 = 1,11$  [см. (44)] в (49), имеем:

$$R_1(\omega) = \omega \frac{1}{0,035} \left( 0,115 - \frac{0,028 \cdot \omega}{1,05 - \omega} \right); \quad R_2(\omega) = \omega \frac{1,11}{0,035} \left( 0,115 - \frac{0,028 \cdot \omega}{1,05 - \omega} \right). \quad (50)$$

Таким образом, получены зависимости продуктивности одно- и двухступенчатого хемостата от удельной скорости протока. На рис. 7 представлено соответствие экспериментальных данных и теоретических кривых (50).

Найдём оптимальное значение удельной скорости протока  $\omega_{opt}$ , при котором продуктивность многоступенчатого хемостата максимальна. Для этого продифференцируем функцию (48) по  $\omega$ :

$$R'_i(\omega) = \frac{\prod_{k=2}^i q_k}{Y_{\text{пр}}} \frac{(K_S + S_0)\omega^2 - 2\mu_m\omega(K_S + S_0) + \mu_m^2 S_0}{(\mu_m - \omega)^2}. \quad (51)$$

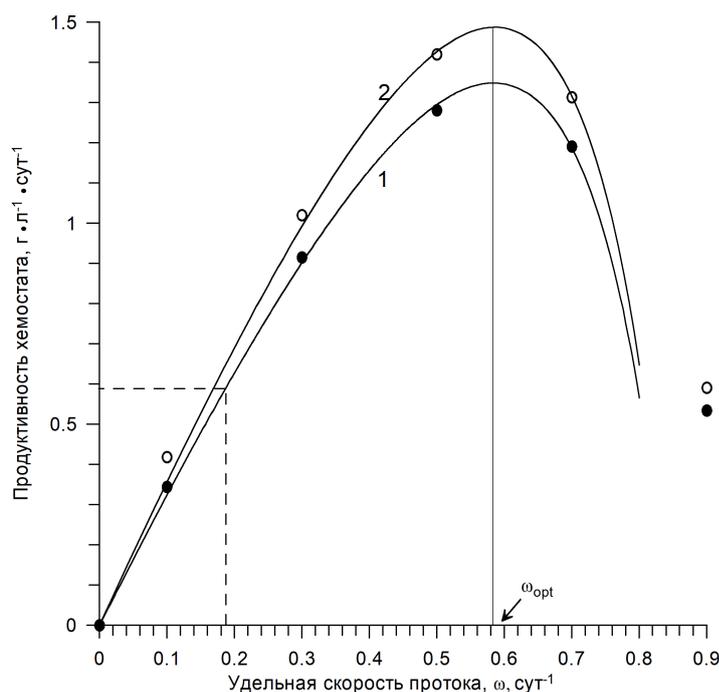
При  $R'_i(\omega) = 0$  получаем квадратное уравнение:

$$\omega^2 - 2\mu_m\omega + \frac{\mu_m^2 S_0}{K_S + S_0} = 0. \quad (52)$$

Один из корней этого уравнения не имеет смысла, так как должно выполняться условие  $\mu_m > \omega$ ; второй корень — оптимальное значение удельной скорости протока, при котором достигается максимальная продуктивность всей многоступенчатой системы культивирования:

$$\omega_{opt} = \mu_m \left( 1 - \sqrt{\frac{K_S}{S_0 + K_S}} \right). \quad (53)$$

Отметим, что в последнем выражении величина  $\omega_{opt}$  не зависит от числа ступеней, поэтому (53) можно использовать для расчёта оптимальной удельной скорости протока как для одноступенчатого хемостата, так и для многоступенчатого.



**Рис. 7.** Зависимость продуктивности хемостата в условиях стационарного динамического равновесия от удельной скорости протока: 1 и 2 — расчёт по уравнению (50) ( $R^2 = 0,98$ ) для одно- и двухступенчатого хемостата соответственно. В расчётах значение для  $\omega = 0,9 \text{ сут}^{-1}$  не учитывали (объяснение см. в тексте). Стрелкой указано оптимальное значение удельной скорости протока  $\omega_{opt} = 0,59$ , при котором достигается максимальная продуктивность. Для сравнительной оценки пунктиром показана продуктивность накопительной культуры [см. (55) и (56)]

**Fig. 7.** Dependence of the chemostat productivity under conditions of stationary dynamic equilibrium on the dilution rate: 1 and 2 denote calculation according to equation (50) ( $R^2 = 0.98$ ) for a one- and two-stage chemostat, respectively. In the calculations, the value for  $\omega = 0.9 \text{ day}^{-1}$  was not taken into account (see text for an explanation). The arrow indicates the optimal value of the dilution rate  $\omega_{opt} = 0.59$ , at which the maximum productivity is achieved. For a comparative assessment, the dotted line shows the productivity of the batch culture [see (55) and (56)]

Рассчитаем оптимальную удельную скорость протока для условий нашего эксперимента:

$$\omega_{opt} = 1,05 \left( 1 - \sqrt{\frac{0,028}{0,115 + 0,028}} \right) = 0,59 \text{ сут}^{-1}. \quad (54)$$

А также по формулам (39), (45) и (50) сделаем расчёт плотности культуры и продуктивности для каждой ступени хемостата при  $\omega_{opt} = 0,59 \text{ сут}^{-1}$ . По формуле (47) найдём величину урожая одно- и двухступенчатого хемостата при оптимальной скорости протока за четверо суток культивирования. Результаты расчёта представим в табл. 3.

Проведём сравнение количества полученного урожая за фиксированный промежуток времени в условиях накопительного и проточного культивирования. Накопительное культивирование продолжалось пять суток, поэтому расчёты будем вести для  $t_n = 5 \text{ сут}$ . Если накопительную культуру в момент достижения максимальной плотности  $B_m$  (начальный момент стационарной фазы роста) разбавить до исходной плотности  $B_0$ , то рост в накопительной культуре будет продолжен, и максимальная плотность снова будет достигнута через промежуток времени  $t_n$ . В условиях повторения циклов разбавления накопительной культуры через промежутки

времени  $t_n$  накопительная культура становится частью проточного квазинепрерывного культивирования с промежутком времени между процедурами разбавления  $t - t_0 = t_n$ . Средняя продуктивность, относительная скорость роста и урожай на этом промежутке могут быть представлены как:

$$\bar{P}_n = \frac{B_m - B_0}{t - t_0} = \frac{B_n}{t_n}; \quad \tilde{\mu}_n = \frac{1}{B_m} \frac{B_m - B_0}{t - t_0} = \frac{\bar{P}_n}{B_m}; \quad B_n = \bar{P}_n \cdot t_n. \quad (55)$$

С другой стороны, ввиду (46) и (47), для квазинепрерывной культуры средняя продуктивность, относительная скорость роста и урожай имеют вид:

$$R_i = \omega \cdot B_i; \quad \tilde{\mu}_1 = \omega; \quad H_{np} = R_i \cdot t_n = \omega \cdot B_i \cdot t_n. \quad (56)$$

Сравнивая продуктивности двух квазинепрерывных культур, (55) и (56), при одинаковой относительной скорости протока в условиях стационарного динамического равновесия ( $\omega = \tilde{\mu}_1 = \tilde{\mu}_n$ ), имеем:

$$\frac{R_i}{\bar{P}_n} = \frac{\omega \cdot B_i}{\tilde{\mu}_n \cdot B_m} = \frac{B_i}{B_m} < 1.$$

Следовательно, для условий  $\tilde{\mu}_n = \omega$  накопительное культивирование более выгодно. Однако при увеличении скорости протока,  $\tilde{\mu}_n < \omega \leq \omega_{opt}$ , более выгодной становится проточная культура. При этом максимальная выгода одноступенчатого хемостата будет достигнута при оптимальной скорости протока  $\omega_{opt}$  (рис. 7).

Для расчёта продуктивности накопительной культуры подставим численные значения из нашего эксперимента в (55). В результате получим:  $\bar{P}_n = 0,62 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ ;  $\tilde{\mu}_n = 0,19 \text{ сут}^{-1}$ ;  $B_n = 3,1 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$ . Для расчёта продуктивности хемостата для каждого из стационарных состояний воспользуемся выражением (56). Результаты расчёта внесём в табл. 3.

**Таблица 3.** Продукционные характеристики культуры *Cylindrotheca closterium* в одно- и двухступенчатом хемостате в условиях стационарного динамического равновесия:  $\omega$  — удельная скорость протока,  $\text{сут}^{-1}$ ;  $B_1, B_2$  — плотность культуры в первой и второй ступенях соответственно,  $\text{г} \cdot \text{л}^{-1}$ ;  $\tilde{\mu}_1, \tilde{\mu}_2$  — удельная скорость роста в первой и второй ступенях;  $R_1, R_2$  — продуктивность одно- и двухступенчатого хемостата,  $\text{г} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ ;  $\bar{P}_2$  — продуктивность второй ступени хемостата;  $H_1(5), H_2(5)$  — урожай, полученный в одно- и двухступенчатом хемостате за период времени  $t_n = 5$  суток, г

**Table 3.** *Cylindrotheca closterium* production characteristics in a one- and two-stage chemostat under stationary dynamic equilibrium conditions:  $\omega$ , the dilution rate,  $\text{day}^{-1}$ ;  $B_1, B_2$ , the culture density in the first and second stages, respectively,  $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ ;  $\tilde{\mu}_1, \tilde{\mu}_2$ , specific growth rate in the first and second stages;  $R_1, R_2$ , productivity of a one- and two-stage chemostat,  $\text{g} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$ ;  $\bar{P}_2$ , productivity of the chemostat second stage;  $H_1(5), H_2(5)$ , yield received in a one- and two-stage chemostat over a period of time  $t_n = 5$  days, g

$\omega$	$B_1$	$\tilde{\mu}_1$	$R_1$	$H_1(5)$	$B_2$	$\tilde{\mu}_2$	$\bar{P}_2 = \frac{R_2}{R_2 - R_1}$	$R_2$	$H_2(5)$
0,1	3,44	0,1	0,344	1,72	4,19	0,02	0,074	0,419	2,09
0,3	3,05	0,3	0,915	4,58	3,40	0,03	0,106	1,021	5,10
0,5	2,56	0,5	1,281	6,40	2,84	0,05	0,139	1,420	7,10
$\omega_{opt} = 0,59$	2,29	0,59	1,348	6,76	2,54	0,06	0,150	1,498	7,51
0,7	1,70	0,7	1,191	5,95	1,88	0,07	0,123	1,314	6,57
0,9	0,59	0,9	0,534	2,67	0,66	0,09	0,057	0,591	2,96

Из сравнения результатов расчётов видно, что при  $\omega = 0,1$  на промежутке времени  $t_n$  проточная культура даёт меньший урожай, чем накопительная. Проточное культивирование становится выгодным при больших скоростях протока. Максимальный урожай будет достигнут при оптимальной скорости протока:  $R_1(0,59) = 1,35 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ ;  $H_1(5) = 6,76 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$ . Соответственно, культивирование *C. closterium* в одноступенчатом хемостате выгоднее периодического в 2,2 раза.

Сравним продуктивность одно- и двухступенчатого хемостата при условии поступления в систему культивирования на единицу объёма суспензии микроводорослей одинакового количества лимитирующего субстрата. Рабочий объём каждой ступени хемостата равен  $V$ , а значит, суммарный объём суспензии микроводорослей в двухступенчатом хемостате составляет  $2V$ . Следовательно, для соблюдения условий сравнения необходимо вдвое увеличить рабочий объём одноступенчатого хемостата или вдвое уменьшить удельную скорость протока. Учитывая (24) и (46), запишем:

$$\frac{R_2}{R_1} = \frac{\omega B_2}{\frac{\omega}{2} B_1} = \frac{2B_2}{B_1} = 2 \cdot q_2 > 1.$$

Отсюда следует, что в указанных выше условиях двухступенчатая система культивирования более продуктивна, чем одноступенчатая. Данные о продуктивности одно- и двухступенчатого хемостата представлены в табл. 3.

**Заключение.** Проведённые исследования продемонстрировали, что культура диатомовой водоросли *Cylindrotheca closterium* характеризуется достаточно высокими показателями продуктивности как в накопительной, так и в проточной культуре. В накопительной культуре удельная скорость роста  $\mu_n = 0,7 \text{ сут}^{-1}$ , а время удвоения биомассы  $t_d = 0,987 \text{ сут}$ . В проточной культуре при критической скорости разбавления предельное значение удельной скорости роста культуры  $\tilde{\mu}_1$  составляет  $0,84 \text{ сут}^{-1}$ . Для условий нашего эксперимента в одно- и двухступенчатом хемостате максимальная продуктивность зарегистрирована при оптимальной скорости протока  $\omega_{opt} = 0,59 \text{ сут}^{-1}$  ( $R_1 = 1,348 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$  и  $R_2 = 1,498 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$  соответственно). Экспериментально показано, что в проточной культуре продуктивность *C. closterium* в 2,2 раза выше, чем в периодической.

На основе экспериментальных данных проведён расчёт двух параметров уравнения Моно — максимальной удельной скорости роста  $\mu_m$  и константы насыщения  $K_S$  — при лимитировании роста *C. closterium* кремнием; значения составили  $1,05 \text{ сут}^{-1}$  и  $0,028 \text{ г} \cdot \text{л}^{-1}$  соответственно. Также рассчитана наблюдаемая потребность *C. closterium* в кремнии в проточной культуре  $Y_{пр} = 35 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ . Показано, что наблюдаемая потребность в кремнии в проточной культуре ниже, чем в накопительной, на 7,9 %. Заметим: величины  $\mu_m$ ,  $K_S$  и  $Y_{пр}$  являются важными физиологическими характеристиками диатомовой водоросли *C. closterium* и играют ключевую роль при проектировании промышленных систем для интенсивного культивирования микроводорослей.

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

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Геворгиз Р. Г., Железнова С. Н., Зозуля Ю. В., Уваров И. П., Репков А. П., Лелеков А. С. Промышленная технология производства биомассы морской диатомеи *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann & Lewin с использованием газовихревого фотобиореактора // *Актуальные вопросы биологической физики и химии*. 2016. № 1–1. С. 73–77. [Gevorgiz R. G., Zheleznova S. N., Zozulya Yu. V., Uvarov I. P., Repkov A. P., Lelekov A. S. Industrial production

- technology biomass marine diatoms *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann & Lewin using gas vortex photobioreactor. *Aktual'nye voprosy biologicheskoi fiziki i khimii*, 2016, no. 1–1, pp. 73–77. (in Russ.)]
2. Геворгиз Р. Г., Железнова С. Н., Никонова Л. Л., Бобко Н. И., Нехорошев М. В. Оценка плотности культуры фототрофных микроорганизмов методом йодатной окисляемости. Севастополь, 2015. 31 с. (Препринт / Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского, РАН). [Gevorgiz R. G., Zheleznova S. N., Nikonova L. L., Bobko N. I., Nekhoroshev M. V. *Otsenka plotnosti kul'tury fototrofnykh mikroorganizmov metodom iodatnoi okislyaemosti*. Sevastopol, 2015, 31 p. (Preprint / A. O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of RAS). (in Russ.)]. URL: <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/43>
  3. Гительзон И. И., Фиш А. М., Чумакова Р. И., Кузнецов А. М. Максимальная скорость размножения бактерий и возможность её определения // Доклады Академии наук СССР. 1973. Т. 211, № 6. С. 1453–1455. [Gitelzon I. I., Fish A. M., Chumakova R. I., Kuznetsov A. M. Maximum reproduction rate of bacteria and the possibility of its determination. *Doklady Akademii nauk SSSR*, 1973, vol. 211, no. 6, pp. 1453–1455. (in Russ.)]
  4. Железнова С. Н., Геворгиз Р. Г. Интенсивная культура диатомовой водоросли *Cylindrotheca closterium* (Ehrenb.) Reimann et Lewin // Вопросы современной альгологии. 2014. № 1 (5). [Zheleznova S. N., Gevorgiz R. G. Intensive culture of diatom *Cylindrotheca closterium* (Ehrenb.) Reimann et Lewin. *Voprosy sovremennoi algologii*, 2014, no. 1 (5). (in Russ.)]. URL: <http://algology.ru/474>
  5. Железнова С. Н., Бобко Н. И., Геворгиз Р. Г., Нехорошев М. В. Баланс железа в плотной культуре диатомовой водоросли *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann & J. C. Lewin // Фундаментальные и прикладные проблемы современной экспериментальной биологии растений : сборник материалов всероссийской научной конференции с международным участием и школы для молодых учёных, посвящённых 125-летию Института физиологии растений имени К. А. Тимирязева РАН, Москва, 23–27 ноября 2015 г. Москва : ИФР РАН, 2015а. С. 238–241. [Zheleznova S. N., Bobko N. I., Gevorgiz R. G., Nekhoroshev M. V. Balans zheleza v plotnoi kul'ture diatomovoi vodorosli *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann & J. C. Lewin. In: *Fundamental'nye i prikladnye problemy sovremennoi eksperimental'noi biologii rastenii* : sbornik materialov Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem i shkoly dlya molodykh uchenykh, posvyashchennykh 125-letiyu Instituta fiziologii rastenii imeni K. A. Timiryazeva RAN, Moscow, 23–27 November, 2015. Moscow : IFR RAN, 2015a, pp. 238–241. (in Russ.)]
  6. 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. 2015b. № 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.) Reimann et Lewin – promising biotech facility. *Aktual'naya biotekhnologiya*, 2015b, no. 3 (14), pp. 46–48. (in Russ.)]
  7. Железнова С. Н. Продукционные характеристики морской диатомовой водоросли *Cylindrotheca closterium* (Ehrenb.) Reimann et Lewin в интенсивной культуре при различных источниках азота в питательной среде // Морской биологический журнал. 2019. Т. 4, № 1. С. 33–44. [Zheleznova S. N. Production characteristics of the diatom *Cylindrotheca closterium* (Ehrenb.) Reimann et Lewin grown in an intensive culture at various nitrogen sources in the medium. *Morskoj biologicheskij zhurnal*, 2019, vol. 4, no. 1, pp. 33–44. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.1.04>
  8. Железнова С. Н., Геворгиз Р. Г. Измерение плотности культур диатомовых водорослей различными методами // Актуальные вопросы биологической физики и химии. 2020. Т. 5, № 1. С. 201–207. [Zheleznova S. N., Gevorgiz R. G. Measurement of diatom cultures density by various methods. *Aktual'nye voprosy biologicheskoi fiziki i khimii*, 2020, vol. 5, no. 1, pp. 201–207. (in Russ.)]

9. *Непрерывное культивирование микроорганизмов* : пер. с англ. / под ред. И. Малека, З. Фенцля. Москва : Пищевая промышленность, 1968. 546 с. [*Theoretical and Methodological Basis of Continuous Culture of Microorganisms* : transl. from Engl. / I. Málek, Z. Fencel (Eds). Moscow : Pishchevaya promyshlennost', 1968, 546 p. (in Russ.)]
10. Перт С. Дж. *Основы культивирования микроорганизмов и клеток* / пер. с англ. Т. А. Петровой, И. Н. Позмоговой ; под ред. И. Л. Работновой. Москва : Мир, 1978. 330 с. [Pirt S. J. *Principles of Microbe and Cell Cultivation* / transl. from Engl. by T. A. Petrova, I. N. Pozmogova ; I. L. Rabotnova (Ed.). Moscow : Mir, 1978, 330 p. (in Russ.)]
11. Тренкеншу Р. П. Простейшие модели роста микроводорослей. 2. Квазинепрерывная культура // *Экология моря*. 2005. Вып. 67. С. 98–110. [Trenkenshu R. P. Simplest models of microalgae growth. 2. Quasi-continuous culture. *Ekologiya morya*, 2005, iss. 67, pp. 98–110. (in Russ.)]. URL: <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4659>
12. Фенцл З. Теоретический анализ систем непрерывных культур // *Непрерывное культивирование микроорганизмов: теоретические и методологические основы* : пер. с англ. / под ред. И. Малека, З. Фенцля. Москва : Пищевая промышленность, 1968. С. 64–150. [Fencel Z. Theoretical analysis of continuous culture systems. In: *Theoretical and Methodological Basis of Continuous Culture of Microorganisms* : transl. from Engl. / I. Málek, Z. Fencel (Eds). Moscow : Pishchevaya promyshlennost', 1968, pp. 64–150. (in Russ.)]
13. Abinandan S., Subashchandrabose S. R., Venkateswarlu K., Megharaj M. Nutrient removal and biomass production: Advances in microalgal biotechnology for wastewater treatment. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2018, vol. 38, iss. 8, pp. 1244–1260. <https://doi.org/10.1080/07388551.2018.1472066>
14. Baldisserotto C., Sabia A., Ferroni L., Pancaldi S. Biological aspects and biotechnological potential of marine diatoms in relation to different light regimens. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2019, vol. 35, iss. 2, art. no. 35 (9 p.). <https://doi.org/10.1007/s11274-019-2607-z>
15. Bozarth A., Maier U.-G., Zauner S. Diatoms in biotechnology: Modern tools and applications. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2009, vol. 82, iss. 2, pp. 195–201. <https://doi.org/10.1007/s00253-008-1804-8>
16. de la Cuesta J. L., Manley S. L. Iodine assimilation by marine diatoms and other phytoplankton in nitrate-replete conditions. *Limnology and Oceanography*, 2009, vol. 54, iss. 5, pp. 1653–1664. <https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.5.1653>
17. Creswell L. R. *Phytoplankton Culture for Aquaculture Feed*. [Stoneville, MS : Southern Regional Aquaculture Center], 2010, 13 p. (SRAC Publication ; no. 5004).
18. Guillard R. R. L., Ryther J. H. Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt, and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. *Canadian Journal of Microbiology*, 1962, vol. 8, no. 2, pp. 229–239. <https://doi.org/10.1139/m62-029>
19. Guillard R. R. L. Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates. In: *Culture of Marine Invertebrates Animals* / M. L. Smith, M. H. Chanley (Eds). New York : Plenum Press, 1975, pp. 29–60. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-8714-9\\_3](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-8714-9_3)
20. Herbert D., Elsworth R., Telling R. C. The continuous culture of bacteria; a theoretical and experimental study. *The Journal of General Microbiology*, 1956, vol. 14, iss. 3, pp. 601–622. <https://doi.org/10.1099/00221287-14-3-601>
21. Kiran M. T., Bhaskar M. V., Tiwari A. Phycoremediation of eutrophic lakes using diatom algae. In: *Lake Sciences and Climate Change* / M. N. Rashed (Ed). London : IntechOpen, 2016, pp. 103–115. <https://doi.org/10.5772/64111>
22. Lauritano C., Andersen J. H., Hansen E., Albrigtsen M., Escalera L., Esposito F., Helland K., Hanssen K. Ø., Romano G., Ianora A. Bioactivity screening of microalgae for antioxidant, anti-inflammatory, anticancer, anti-diabetes, and antibacterial activities. *Frontiers in Marine Science*, 2016, vol. 3, art. no. 68 (12 p.). <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00068>
23. Lincoln R. A., Strupinski K., Walker J. M. Biologically active compounds from diatoms. *Diatom Research*, 1990, vol. 5, iss. 2, pp. 337–349. <https://doi.org/10.1080/0269249X.1990.9705124>
24. Lu X., Sun H., Zhao W., Cheng K.-W., Chen F., Liu B. A hetero-photoautotrophic two-stage cultivation process for production of fucoxanthin

- by the marine diatom *Nitzschia laevis*. *Marine Drugs*, 2018, vol. 16, iss. 7, art. no. 219 (13 p.). <https://doi.org/10.3390/md16070219>
25. Maxon W. D. Continuous fermentation: A discussion of its principles and applications. *Applied Microbiology*, 1955, vol. 3, no. 2, pp. 110–122. <https://doi.org/10.1128/am.3.2.110-122.1955>
  26. *Methods in Microbiology* / J. R. Norris, D. W. Ribbons (Eds). London ; New York : Academic Press, 1970, vol. 2, 445 p. [https://doi.org/10.1016/S0580-9517\(08\)70210-1](https://doi.org/10.1016/S0580-9517(08)70210-1)
  27. 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. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v16.i4.50>
  28. Nagappan S., Devendran S., Tsai P.-C., Dahms H.-U., Ponnusamy V. K. Potential of two-stage cultivation in microalgae biofuel production. *Fuel*, 2019, vol. 252, pp. 339–349. <https://doi.org/10.1016/j.fuel.2019.04.138>
  29. Patras D., Moraru C. V., Socaciu C. Screening of bioactive compounds synthesized by microalgae: A progress overview on extraction and chemical analysis. *Studia Universitatis Babeş-Bolyai, Seria Chimia*, 2018, vol. 63, iss. 1, pp. 21–35. <http://dx.doi.org/10.24193/subbchem.2018.1.02>
  30. Salleh S., McMinn A. The effects of temperature on the photosynthetic parameters and recovery of two temperate benthic microalgae, *Amphora* cf. *coffeaeformis* and *Cocconeis* cf. *sublittoralis* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 2011, vol. 47, iss. 6, pp. 1413–1424. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2011.01079.x>
  31. Sathasivam R., Radhakrishnan R., Hashem A., Abd\_Allah E. F. Microalgae metabolites: A rich source for food and medicine. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2019, vol. 26, iss. 4, pp. 709–722. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2017.11.003>
  32. Singh J., Dhar D. W. Overview of carbon capture technology: Microalgal biorefinery concept and state-of-the-art. *Frontiers in Marine Science*, 2019, vol. 6, art. no. 29 (9 p.). <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00029>
  33. Stock W., Vanelslander B., Rüdiger F., Sabbe K., Vyverman W., Karsten U. Thermal niche differentiation in the benthic diatom *Cylindrotheca closterium* (Bacillariophyceae) complex. *Frontiers in Microbiology*, 2019, vol. 10, art. no. 1395 (12 p.). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01395>
  34. Wang S., Chen J., Li Z., Wang Y., Fu B., Han X., Zheng L. Cultivation of the benthic microalga *Prorocentrum lima* for the production of diarrhetic shellfish poisoning toxins in a vertical flat photobioreactor. *Biore-source Technology*, 2015, vol. 179, pp. 243–248. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2014.12.019>
  35. Wang S., Verma S. K., Said I. H., Thomsen L., Ullrich M. S., Kuhnert N. Changes in the fucoxanthin production and protein profiles in *Cylindrotheca closterium* in response to blue light-emitting diode light. *Microbial Cell Factories*, 2018, vol. 17, art. no. 110 (13 p.). <https://doi.org/10.1186/s12934-018-0957-0>
  36. Wollmann F., Dietze S., Ackermann J.-U., Bley T., Walther T., Steingroewer J., Krujatz F. Microalgae wastewater treatment: Biological and technological approaches. *Engineering in Life Sciences*, 2019, vol. 19, iss. 12, pp. 860–871. <https://doi.org/10.1002/elsc.201900071>
  37. Zheleznova S. N., Gevorgiz R. G., Nekhoroshev M. V. Conditions optimization of the *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann et Lewin cultivation in order to obtain a high yield of fucoxanthin. In: *3<sup>rd</sup> Russian Conference on Medicinal Chemistry*, Kazan, 28 Sept. – 03 Oct., 2017 : abstr. book. Kazan : Kazan Federal University, 2017, pp. 261.

**PRODUCTION CHARACTERISTICS OF A CULTURE OF THE DIATOM  
*CYLINDROTHECA CLOSTERIUM* (EHRENBERG) REIMANN ET LEWIN  
IN A TWO-STAGE CHEMOSTAT**

**R. G. Gevorgiz<sup>1</sup>, S. N. Zheleznova<sup>1</sup>, and A. S. Malakhov<sup>2</sup>**

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

<sup>2</sup>National Research Tomsk Polytechnic University, Tomsk, Russian Federation

E-mail: [r.gevorgiz@yandex.ru](mailto:r.gevorgiz@yandex.ru)

The advantages and disadvantages of flow and batch microalgae cultivation are discussed. The benefits of the flow cultivation are indicated, in particular in a quasi-continuous mode in a two-stage chemostat. It is proposed to use the culture of the benthic diatom *Cylindrotheca closterium* as a producer of valuable substances since this species has several useful properties of both biological and technological nature. Specifically: 1) *C. closterium* is characterized by relatively high production rates; 2) it efficiently utilizes light energy which removes restrictions on the location of production in areas with a small number of sunny days *per year*; 3) it has a rather low temperature optimum for growth which is significant for the implementation of industrial technologies in Russian Federation; and 4) it has the specific density of cells of more than one, therefore, cells quickly enough sink to the photobioreactor bottom in the absence of the culture aeration (this simplifies the separation of biomass from the culture medium and reduces its cost). The aim of this work is to analyze the production characteristics of the quasi-continuous *C. closterium* culture in the two-stage chemostat. The studies were carried out at a temperature of  $(20 \pm 1)$  °C and irradiation of  $150 \mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . The chemostat for *C. closterium* cultivation consisted of two glass 3-L photobioreactors of the plane-parallel type, each having a working thickness of 5 cm and a working surface of  $0.03 \text{ m}^2$ . The cultivation was carried out on the nutrient medium RS with a constant aeration (the speed was of 1.5 L of air *per* 1 L of culture *per min*). The culture was examined at different dilution rates of the nutrient medium: 0.1; 0.3; 0.5; 0.7; and  $0.9 \text{ day}^{-1}$ . The growth parameters of the batch culture were calculated: the specific growth rate  $\mu_{\text{H}} = 0.7 \text{ day}^{-1}$ ; the time for doubling the biomass  $t_d = 0.987$  days. The maximum productivity of a one- and two-stage chemostat was registered at the optimal dilution rate of  $0.59 \text{ day}^{-1}$ ; the values were  $1.348$  and  $1.498 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}\cdot\text{day}^{-1}$ , respectively. As found experimentally, *C. closterium* productivity in the flow culture is 2.2 times higher than in the batch culture. The experimental data were used to calculate the maximum specific growth rate  $\mu_m$  and the saturation constant  $K_S$  with limiting *C. closterium* growth by silicon; the values were  $1.05 \text{ day}^{-1}$  and  $0.028 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ , respectively. It was shown that the observed need for silicon in the flow culture ( $Y_{\text{np}} = 35 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ) is lower by 7.9 % than in the batch culture ( $Y_{\text{H}} = 38 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ). For the diatom *C. closterium*,  $\mu_m$ ,  $K_S$ , and  $Y_{\text{np}}$  are important physiological characteristics; those play the key role in the design of industrial systems for intensive microalgae cultivation.

**Keywords:** *Cylindrotheca closterium*, chemostat, mathematical model

UDC 599.537-15:597.311

**EVIDENCE OF A FAILED PREDATORY ATTEMPT  
BY AN ORCA, *ORCINUS ORCA* (LINNAEUS, 1758),  
ON A GREAT WHITE SHARK, *CARCHARODON CARCHARIAS* (LINNAEUS, 1758)**

© 2023 A. De Maddalena

Marine Sciences, University of Milano-Bicocca, Milan, Italy  
E-mail: [alessandrodemaddalena@gmail.com](mailto:alessandrodemaddalena@gmail.com)

Received by the Editor 09.08.2022; after reviewing 28.09.2022;  
accepted for publication 20.10.2022; published online 14.03.2023.

The first observation of a live great white shark *Carcharodon carcharias* bearing tooth rake marks by an orca *Orcinus orca* on the left flank is presented. The estimated 3.5-m shark was observed on 7 July, 2017, at Seal Island in False Bay, Western Cape, South Africa. This case provides evidence that great white sharks can survive an attack by an orca.

**Keywords:** great white shark, *Carcharodon carcharias*, killer whale, *Orcinus orca*, False Bay, South Africa

Orcas, or killer whales, *Orcinus orca* (Linnaeus, 1758), have been reported to feed on or attack different species of sharks, including the broadnose sevengill shark *Notorynchus cepedianus* (Péron, 1807); Pacific sleeper shark *Somniosus pacificus* Bigelow & Schroeder, 1944; whale shark *Rhincodon typus* Smith, 1828; common thresher *Alopias vulpinus* (Bonnaterre, 1788); basking shark *Cetorhinus maximus* (Gunnerus, 1765); great white shark *Carcharodon carcharias* (Linnaeus, 1758); shortfin mako *Isurus oxyrinchus* Rafinesque, 1810; tope shark *Galeorhinus galeus* (Linnaeus, 1758); grey reef shark *Carcharhinus amblyrhynchos* (Bleeker, 1856); bronze whaler, or copper shark, *Carcharhinus brachyurus* (Günther, 1870); Galapagos shark *Carcharhinus galapagensis* (Snodgrass & Heller, 1905); blue shark *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758); scalloped hammerhead *Sphyrna lewini* (Griffith & Smith, 1834); and smooth hammerhead *Sphyrna zygaena* (Linnaeus, 1758) [Best et al., 2010, 2014; Brown, Norris, 1956; De Maddalena, Buttigieg, 2009; Engelbrecht et al., 2019; Fertl et al., 1996; Ford et al., 2011; Norris, 1958; Pyle et al., 1999; Reyes, García-Borboroglu, 2004; Sorisio et al., 2006; Ternullo et al., 1993; Towner et al., 2022; Visser, 2000a, b, 2005; Visser, Bonaccorso, 2003; Visser et al., 2000; Yukhov et al., 1975]. In the present article, the observation of a live great white shark bearing tooth rake marks by an orca is reported.

#### MATERIAL AND METHODS

The observation took place on 7 July, 2017, 14.8 km northeast of Simon's Town harbour, near Seal Island in False Bay, Western Cape, South Africa. The author observed the female great white shark repeatedly while cage diving off the *White Pointer II* – the 11-m boat of *Apex Shark Expeditions*. The great white shark made several passes around the boat and the cage between 8:45 and 10:35, swimming at depths ranging from the surface to 5 m, in 10-m-deep waters. It was briefly observed at 8:45; then it was observed clearly several times between 10:22 and 10:35. At 10:35, the shark succeeded in catching the bait before

it disappeared. The shark had a massive body, with a wide trunk, and it was estimated at 3.5 m in total length. Underwater visibility was about 8 m. Perhaps, the same shark was seen earlier in the morning, at 7:02, preying on a Cape fur seal, *Arctocephalus pusillus pusillus* (Schreber, 1775), in the same area, when several kelp gulls, *Larus dominicanus* Lichtenstein, 1823, were observed flying over the nearby spot attracted by the upcoming predatory event.

At least two other great white sharks were observed that morning on the same spot. One was briefly seen at 7:22 when it bit the seal-shaped decoy that was being towed behind the boat shortly after sunrise, while another one, an estimated 3-m female, was observed from the cage swimming at depths ranging from the surface to 3 m, between 10:03 and 10:04. No other species of fish were observed on that day.

In order to attract the sharks and to keep them around the cage, the crew was using a small amount of chum, made of sardines, and a few heads of salmon as the bait. It was a sunny day, with an average water temperature of +14 °C and relatively calm seas.

Photos of the sharks were taken with two cameras for subsequent analysis (Fig. 1).

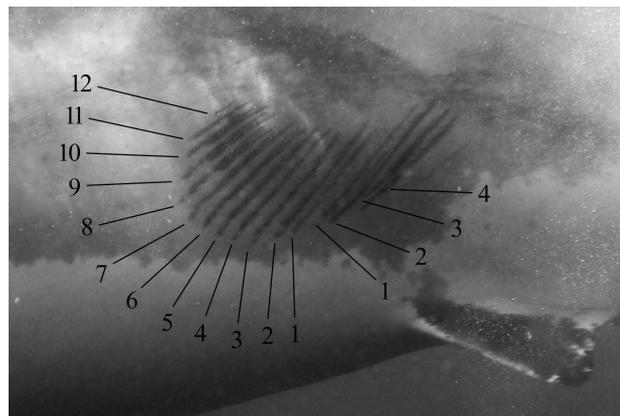


**Fig. 1.** Estimated 3.5-m female great white shark *Carcharodon carcharias* bearing tooth rake marks by an orca *Orcinus orca* on the left side of its trunk, observed on 7 July, 2017, at Seal Island in False Bay, Western Cape, South Africa. Photos by Alessandro De Maddalena

**Рис. 1.** Самка большой белой акулы *Carcharodon carcharias* длиной около 3,5 м со следами зубов косятки *Orcinus orca* на левой стороне туловища, обнаруженная 7 июля 2017 г. у острова Сил, в заливе Фолс-Бей, Западный Кейп, Южная Африка. Фото Алессандро Де Маддалена

## RESULTS AND DISCUSSION

Careful observation of the photos, showing the parallel marks seen on the left posterolateral region of the trunk of the great white shark, led the author to conclude that they are consistent with tooth rake marks of an orca. This was also confirmed by following examination of a large number of photos which the author was able to take on twelve past expeditions to observe orcas in the winter season in the areas of Bodø, Kaldfjord, and Skjervoy (Norway) since January 2014. Photos published in Ford *et al.* [2000] were also useful for additional comparison. Sixteen parallel scratches can be observed. The scratches are divided into twelve on the left and four on the right, separated by a small gap. The marks could have been caused by the teeth in the lower jaw of an orca trying to grab the shark from above. Orcas have ten to twelve large, recurved teeth in each half of both jaws, which are oval in cross section [Jefferson *et al.*, 1993]. The twelve scratches on the left match the twelve teeth in the orca's left half of the lower jaw, and the four scratches on the right match the first four teeth in the cetacean's right half of the lower jaw, while the small gap in between matches the space at the mandibular symphysis (Fig. 2). The appearance of the scratches seems to indicate that they were inflicted with significant force. It is likely, the marks were enhanced by the vigorous movement that the shark may have made in order to escape the attack of the large cetacean.



**Fig. 2.** Close-up of the tooth rake marks on the left side of the estimated 3.5-m female great white shark observed on 7 July, 2017, at Seal Island in False Bay, South Africa. The numbers indicate the twelve scratches on the left matching the twelve teeth in the orca's left half of the lower jaw and the four scratches matching the first four teeth in the orca's right half of the lower jaw. Photo by Alessandro De Maddalena

**Рис. 2.** Крупный план следов зубов на левой стороне тела самки большой белой акулы длиной около 3,5 м, наблюдавшейся 7 июля 2017 г. у острова Сил, в заливе Фолс-Бей, Западный Кейп, Южная Африка. Цифрами обозначены следы, соответствующие двенадцати зубам в левой половине нижней челюсти косатки, и царапины, соответствующие первым четырём зубам в правой половине нижней челюсти косатки. Фото Алессандро Де Маддалена

Predation on great white sharks by orcas is very rare. Only two cases were recorded to date outside South Africa, the first of them occurring on 4 October, 1997, at Southeast Farallon Island, California [Pyle *et al.*, 1999], and the second occurring on 2 February, 2015, at the Neptune Islands, South Australia [Fisher, 2015]. In South Africa, a few cases have been reported. The first case was recorded on 15 March, 2002, in Plettenberg Bay [Best *et al.*, 2010]. In 2015, a pair of male orcas, known as Port and Starboard and easily recognizable because of their collapsed dorsal fins, were recorded preying on broadnose sevengill sharks in False Bay [Engelbrecht *et al.*, 2019]. More recently, Towner *et al.* [2022] reported five cases of predation on great white sharks by the same pair of male orcas near Gansbaai, Western Cape, South Africa, recorded between February and June in 2017. Great white sharks moved from the area following these predatory events and in response to more sightings of the same orcas and other orcas. Gansbaai is located approximately 100 km east of False Bay. The fact that

the observation reported herein occurred in July 2017, immediately after the above-mentioned series of predatory events, suggests that the same pair of orcas may have attempted to prey on the great white shark described in this article, but this time without success. Apart from the rake marks, the shark appeared to be perfectly fine, swimming normally and being very active and fast.

The arrival or the departure of large predators at the top of the pyramid of biomass at any site can rapidly induce changes at lower trophic levels. Orca predation on great white sharks induces emigration of sharks from a given site. Individual great white sharks may not return for weeks or months, and in their absence the number of other sharks, such as bronze whalers and broadnose sevengills, may temporarily increase on that site [Andrew Fox, personal communication; Jorgensen et al., 2019; Pyle et al., 1999; Towner et al., 2022].

**Conclusion.** To the best of the author's knowledge, the observation of a live great white shark bearing tooth rake marks by an orca described in this article is the first case of its kind reported in the scientific literature. This observation is especially interesting because it represents the evidence that great white sharks can survive an attack by an orca, and it does not necessarily have to succumb in the confrontation between the two species. We should expect more such cases to be reported from the observation area in the future.

**Acknowledgement.** The author wishes to thank Eric Glenn Haenni for taking the time to edit the text; Chris Fallows, Monique Fallows, the crew of *Apex Shark Expeditions*, and our guests for making it possible to observe the case reported in this article; Olav Magne Strömsholm, Pierre Robert de Latour, and the rest of the crew of *Orca Norway* for making it possible to collect the photographic documentation of orcas in Norway; Alessandra, Antonio, and Phoebe for their support and love.

## REFERENCES

- Best P. B., Mejer M. A., Lockyer C. Killer whales in South African waters – A review of their biology. *African Journal of Marine Science*, 2010, vol. 32, iss. 2, pp. 171–186. <https://doi.org/10.2989/1814232X.2010.501544>
- Best P. B., Mejer M. A., Thornton M., Kotze P. G. H., Seakamela S. M., Hofmeyr G. J. G., Wintner S., Weland C. D., Steinke D. Confirmation of the occurrence of a second killer whale morphotype in South African waters. *African Journal of Marine Science*, 2014, vol. 36, iss. 2, pp. 215–224. <https://doi.org/10.2989/1814232X.2014.923783>
- Brown D. H., Norris K. S. Observations of captive and wild cetaceans. *Journal of Mammalogy*, 1956, vol. 37, iss. 3, pp. 311–326. <https://doi.org/10.2307/1376730>
- De Maddalena A., Buttigieg A. *Pesci martello / Hammerhead Sharks*. Formello : IRECO, 2009, 128 p.
- Engelbrecht T. M., Kock A. A., O'Riain M. J. Running scared: When predators become prey. *Ecosphere*, 2019, vol. 10, iss. 1, art. no. e02531 (8 p.). <https://doi.org/10.1002/ecs2.2531>
- Fertl D., Acevedo-Gutierrez A., Darby F. L. A report of killer whales (*Orcinus orca*) feeding on a carcharhinid shark in Costa Rica. *Marine Mammal Science*, 1996, vol. 12, iss. 4, pp. 606–611. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1748-7692.1996.tb00075.x>
- Fisher H. Killer whale kills great white. In: *Port Lincoln Times* : [site]. URL: <https://www.portlincolntimes.com.au/story/2861721/killer-whale-kills-great-white-photos>) [accessed: 19.07.2022].
- Ford J. K. B., Ellis G. M., Balcomb K. C. *Killer Whales. The Natural History and Genealogy of Orcinus Orca in British Columbia and Washington*. 2<sup>nd</sup> edition. Vancouver, Canada : UBC Press ; Seattle, Washington : University of Washington Press, 2000, 104 p.
- Ford J. K. B., Ellis G. M., Matkin C. O., Wetklo M. H., Barrett-Lennard L. G., Withler R. E. Shark predation and tooth wear in a population of northeastern Pacific killer whales. *Aquatic Biology*, 2011, vol. 11, no. 3, pp. 213–224. <https://doi.org/10.3354/AB00307>
- Jefferson T. A., Leatherwood S., Webber M. A. *Marine Mammals of the World*. Rome : FAO, 1993, 320 p. (FAO species identification guide).

11. Jorgensen S. J., Anderson S., Ferretti F., Tietz J. R., Chapple T., Kanive P., Bradley R. W., Moxley J. H., Block B. A. Killer whales redistribute white shark foraging pressure on seals. *Scientific Reports*, 2019, vol. 9, art. no. 6153 (9 p.). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-39356-2>
12. Norris K. S. Facts and tales about killer whales. *Pacific Discovery*, 1958, January, pp. 24–27.
13. Pyle P., Schramm M. J., Keiper C., Anderson S. D. Predation on a white shark (*Carcharodon carcharias*) by a killer whale (*Orcinus orca*) and a possible case of competitive displacement. *Marine Mammal Science*, 1999, vol. 15, iss. 2, pp. 563–568. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1999.tb00822.x>
14. Reyes L. M., García-Borboroglu P. Killer whale (*Orcinus orca*) predation on sharks in Patagonia, Argentina: A first report. *Aquatic Mammals*, 2004, vol. 30, iss. 3, pp. 376–379. <http://dx.doi.org/10.1578/AM.30.3.2004.376>
15. Sorisio L. S., De Maddalena A., Visser I. Interaction between killer whales (*Orcinus orca*) and hammerhead sharks (*Sphyrna* sp.) in Galápagos waters. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 2006, vol. 5, no. 1, pp. 69–71. <https://doi.org/10.5597/lajam00095>
16. Ternullo R. L., Black N. A., Baldrige A., Shearwater D. Occurrence, distribution and predation behavior of killer whales (*Orcinus orca*) in Monterey Bay, California. In: *Tenth Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals*: Abstracts, Galveston, Texas, U. S. A., November 11–15, 1993. Galveston: Society for Marine Mammalogy, 1993, p. 105.
17. Towner A. V., Watson R. G. A., Kock A. A., Papastamatiou Y., Sturup M., Gennari E., Baker K., Booth T., Dicken M., Chivell W., Elwen S., Kaschke T., Edwards D., Smale M. J. Fear at the top: Killer whale predation drives white shark absence at South Africa's largest aggregation site. *African Journal of Marine Science*, 2022, vol. 44, iss. 2, pp. 139–152. <https://doi.org/10.2989/1814232X.2022.2066723>
18. Visser I. N. Killer whale (*Orcinus orca*) interactions with longline fisheries in New Zealand waters. *Aquatic Mammals*, 2000a, vol. 26, iss. 3, pp. 241–252.
19. Visser I. N. *Orca (Orcinus Orca) in New Zealand Waters*. PhD dissertation. Auckland: University of Auckland, 2000b, 194 p.
20. Visser I. N. First observations of feeding on thresher (*Alopias vulpinus*) and hammerhead (*Sphyrna zygaena*) sharks by killer whales (*Orcinus orca*) specializing on elasmobranch prey. *Aquatic Mammals*, 2005, vol. 31, iss. 1, pp. 83–88. <http://dx.doi.org/10.1578/AM.31.1.2005.83>
21. Visser I. N., Bonaccorso F. J. New observations and a review of killer whale (*Orcinus orca*) sightings in Papua New Guinea waters. *Aquatic Mammals*, 2003, vol. 29, iss. 1, pp. 150–172.
22. Visser I. N., Berghan J., van Meurs R., Fertl D. Killer whale (*Orcinus orca*) predation on a short-fin mako shark (*Isurus oxyrinchus*) in New Zealand waters. *Aquatic Mammals*, 2000, vol. 26, iss. 3, pp. 229–231.
23. Yuhkov V. L., Vinogradova E. K., Medvedev L. P. Ob"ekty pitaniya kosatok (*Orcinus orca* L.) v Antarktike i sopredel'nykh vodakh. In: *Morskije mlekopitayushchie*: materialy VI Vsesoyuznogo soveshchaniya, Kyiv, October, 1975 / E. G. Agarkov (Ed.). Kyiv: Naukova dumka, 1975, pt. 2, pp. 183–185.

**СВИДЕТЕЛЬСТВО НЕУДАЧНОЙ АТАКИ  
КОСАТКОЙ *ORCINUS ORCA* (LINNAEUS, 1758)  
БОЛЬШОЙ БЕЛОЙ АКУЛЫ *CARCHARODON CARCHARIAS* (LINNAEUS, 1758)**

**А. Де Маддалена**

Международная программа «Морские науки», Миланский университет Бикокка, Милан, Италия  
E-mail: [alessandrodemaddalena@gmail.com](mailto:alessandrodemaddalena@gmail.com)

Представлено первое наблюдение живой большой белой акулы *Carcharodon carcharias* со следами зубов косатки *Orcinus orca* на левом боку. Акула длиной около 3,5 м была замечена 7 июля 2017 г. у острова Сил, в заливе Фолс-Бей, Западный Кейп, Южная Африка. Данное наблюдение свидетельствует о том, что большие белые акулы могут пережить нападение косатки.

**Ключевые слова:** большая белая акула, *Carcharodon carcharias*, косатка, *Orcinus orca*, Фолс-Бей, ЮАР

УДК 593.161.42-113.4:547.587.11

**РОСТ *ISOCHRYSIS GALBANA* PARKE, 1949 (НАРТОФЫТА)  
В МИКСОТРОФНЫХ УСЛОВИЯХ  
С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ САЛИЦИЛОВОЙ КИСЛОТЫ**

© 2023 г. Н. Н. Ковалев, С. Е. Лескова, Е. В. Михеев

Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет,  
Владивосток, Российская Федерация  
E-mail: [kovalevnn61@yandex.ru](mailto:kovalevnn61@yandex.ru)

Поступила в редакцию 28.10.2021; после доработки 27.04.2022;  
принята к публикации 20.10.2022; опубликована онлайн 14.03.2023.

Проведена оценка влияния различных концентраций салициловой кислоты на динамику роста *Isochrysis galbana* Parke, 1949 в накопительной культуре. Культивирование осуществляли в монокультуре. Прирост биомассы водорослей находили по увеличению числа клеток, просчитанных в каждом опыте в камере Горяева в трёх повторностях под световым микроскопом. Продолжительность экспериментов составляла 7 суток. Установлено, что концентрации салициловой кислоты от  $2,8 \times 10^{-7}$  до  $5,6 \times 10^{-7}$  моль·л<sup>-1</sup> оказывали стимулирующее воздействие на динамику роста клеток *I. galbana* по сравнению с контрольной группой. Максимальный прирост клеток в культуре отмечен при добавлении салициловой кислоты в концентрации  $2,8 \times 10^{-7}$  моль·л<sup>-1</sup>, причём удельная скорость роста при данной концентрации на 7-е сутки эксперимента была в 1,2 раза выше, чем в контрольной группе. Проведена оценка биохимических показателей культуры водорослей *I. galbana* с добавлением салициловой кислоты в концентрации  $2,8 \times 10^{-7}$  моль·л<sup>-1</sup> в течение 7 суток эксперимента в сравнении с показателями контрольной группы. Максимальное содержание белка в экспериментальной группе зарегистрировано на 7-е сутки опыта. Увеличение составляло 76,9 % по сравнению с начальным значением. Показано, что максимальный рост содержания липидов и углеводов в экспериментальной группе приходился на 5-е сутки опыта. Прирост значений по этим показателям составлял 41,7 и 87 % соответственно. Содержание хлорофилла росло на протяжении всего времени опыта как в контрольной, так и в экспериментальной группе, при этом наибольшее значение показателя отмечено для экспериментальной группы.

**Ключевые слова:** микроводоросли, культивирование, *Isochrysis galbana*, фитогормоны, салициловая кислота

Морские микроводоросли играют фундаментальную роль в питании рыб и моллюсков, особенно в прибрежной зоне. *Isochrysis galbana* Parke, 1949 (Haptophyta) — одна из наиболее широко используемых микроводорослей в аквакультуре из-за высокого содержания в ней полиненасыщенных жирных кислот [Sánchez et al., 2013].

*I. galbana* в основном применяют для кормления личинок и ранней молоди двустворчатых моллюсков. Стадии искусственного разведения большинства личинок приходится на периоды высоких температур, что может изменять липидный состав *I. galbana* и влияет на её питательную ценность.

Получение культур со стабильным составом питательных компонентов осложняется широкой его вариативностью под влиянием способов и условий среды культивирования. Так, было отмечено, что повышение солёности с 5 до 50 г·л<sup>-1</sup> снижает продукцию общих липидов *I. galbana* в 2 раза [Cañavate et al., 2020]. В то же время увеличение времени светового режима при культивировании способствует росту выработки водорослью докозагексаеновой кислоты в 1,6 раза [Tzovenis et al., 1997].

Между тем производство культуры в открытых бассейнах нестабильно и требует оптимизации основных параметров (рН и объём культуры, газообмен, скорость потока), что в конечном счёте влияет на продуктивность фотосинтеза [Van Bergeijk et al., 2007]. Одним из способов регуляции эффективности культивирования микроводорослей и их биохимического состава является использование фитогормонов. Эти вещества рассматривают в качестве экзогенных биорегуляторов, воздействующих на устойчивость микроводорослей к факторам окружающей среды, а также на процессы биосинтеза липидов и пигментов [Романенко и др., 2016; Priyadarshani, Rath, 2012], однако влияние фитогормонов на разные виды микроводорослей может значительно различаться. Сведения о воздействии этих химических соединений различных групп на физиологические и биохимические показатели микроводорослей остаются фрагментарными, и значения зависят от их концентраций в различные фазы роста.

Исследования фитогормонов микроводорослей, являющихся пищевыми объектами моллюсков и беспозвоночных, единичны и касаются в основном разработки методов их культивирования с целью извлечения биологически активных метаболитов (каротиноидов, хлорофиллов). Остаются малоизученными вопросы влияния экзогенных стимуляторов роста на культуры микроводорослей, их биохимический состав. Между тем знание физиологических эффектов действия фитогормонов открывает промышленную перспективу их использования в марикультурных хозяйствах [Ковалев и др., 2021].

Целью настоящей работы было оценить влияние различных концентраций салициловой кислоты на рост и биохимический состав *I. galbana* в накопительной культуре.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использовали культуру микроводорослей *I. galbana* из коллекции Научно-производственного департамента марикультуры ФГБОУ ВО «Дальрыбвтуз». Водоросль выращивали в накопительном режиме на питательной среде f/2, которую готовят на основе фильтрованной и стерилизованной морской воды с добавлением растворов ряда минеральных солей (NaNO<sub>3</sub>; NaH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>·H<sub>2</sub>O; Na<sub>2</sub>SiO<sub>3</sub>·9H<sub>2</sub>O), микроэлементов (CuSO<sub>4</sub>·5H<sub>2</sub>O; ZnSO<sub>4</sub>·7H<sub>2</sub>O; CoCl<sub>2</sub>·6H<sub>2</sub>O; MnCl<sub>2</sub>·4H<sub>2</sub>O; Na<sub>2</sub>MoO<sub>4</sub>·2H<sub>2</sub>O; ЭДТА-Na<sub>2</sub>; FeCl<sub>3</sub>·6H<sub>2</sub>O) и витаминов (B<sub>1</sub>; B<sub>7</sub>; B<sub>12</sub>) [Guillard, 1975]. Культуру водорослей содержали при постоянных условиях — температуре +21...+23 °С, освещённости 8–10 кЛк, фотопериоде 8 : 16 ч (свет : темнота) и периодическом перемешивании (4–5 раз в сутки).

В опытах салициловую кислоту («НеваРеактив», Россия) применяли в качестве фитогормона в четырёх концентрациях: 2,8 × 10<sup>-7</sup>; 5,6 × 10<sup>-7</sup>; 8 × 10<sup>-7</sup> и 11,2 × 10<sup>-7</sup> моль·л<sup>-1</sup>. *I. galbana* во время экспериментов содержали в стеклянных термостойких конических колбах объёмом 1 л. В стерильные колбы заливали 400 мл чистой фильтрованной и стерилизованной морской воды, 2 мл питательной среды и 100 мл культуры водорослей. В четыре из них в начале эксперимента был добавлен фитогормон, пятая колба была контрольной, то есть культура росла без добавления стимулятора.

Культивирование осуществляли в монокультуре. Прирост биомассы водорослей определяли по увеличению числа клеток, просчитанных в каждом опыте в камере Горяева в трёх повторностях под световым микроскопом. Продолжительность эксперимента составляла 7 дней.

Для определения содержания общих углеводов пробу взвеси водорослей подвергали кислотному гидролизу. При нём образовавшиеся моносахаридные единицы переходят в фурфурольные производные, формирующие при добавлении в раствор L-триптофана окрашенные комплексы, которые поглощают свет при длине волны 540 нм [Laurens et al., 2012].

Пробоподготовку для определения белка проводили согласно Герберту с соавторами [Herbert et al., 1971]. Содержание белка определяли методом Лоури [Lowry et al., 1951].

Определение общего содержания липидов проводили методом, в основе которого лежит цветная реакция ванилина в кислой среде с липидами с образованием интенсивного окрашивания. Хромогенными группами выступают гидроксильные и карбонильные [Johnson et al., 1977].

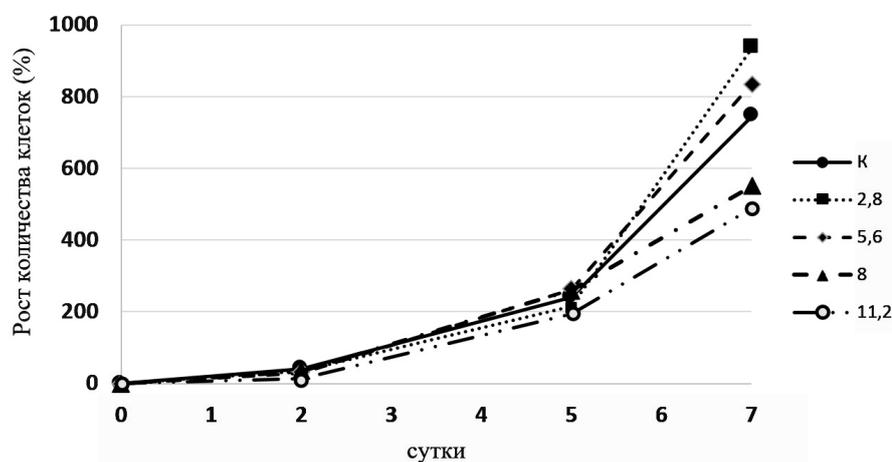
Сумму хлорофиллов выделяли методом экстракции ацетоном из предварительно замороженной биомассы водорослей [Carneiro et al., 2019]. Количественное содержание хлорофиллов определяли спектрофотометрически при длинах волн 630, 647, 664 и 750 нм. В качестве контроля использовали 90%-ный ацетон [Aminot, Ray, 2000].

Расчёт удельной скорости роста проводили по [Тренкешу, Лелеков, 2017].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Проанализировано влияние различных концентраций салициловой кислоты на динамику роста *I. galbana* в накопительной культуре.

Показано, что салициловая кислота в концентрациях от  $2,8 \times 10^{-7}$  до  $5,6 \times 10^{-7}$  моль·л<sup>-1</sup> стимулировала рост культуры. Наибольший эффект салициловая кислота оказывала при концентрации  $2,8 \times 10^{-7}$  моль·л<sup>-1</sup>: рост культуры составлял 935,4 %. Рост контрольной культуры за этот же период — 744,7 % (рис. 1). Следует отметить, что различия плотности культуры *I. galbana* контрольной группы и экспериментальной, выращиваемой при  $2,8 \times 10^{-7}$  моль·л<sup>-1</sup> салициловой кислоты, составили 190,7 %, или 1,84 млн кл.·мл<sup>-1</sup>.



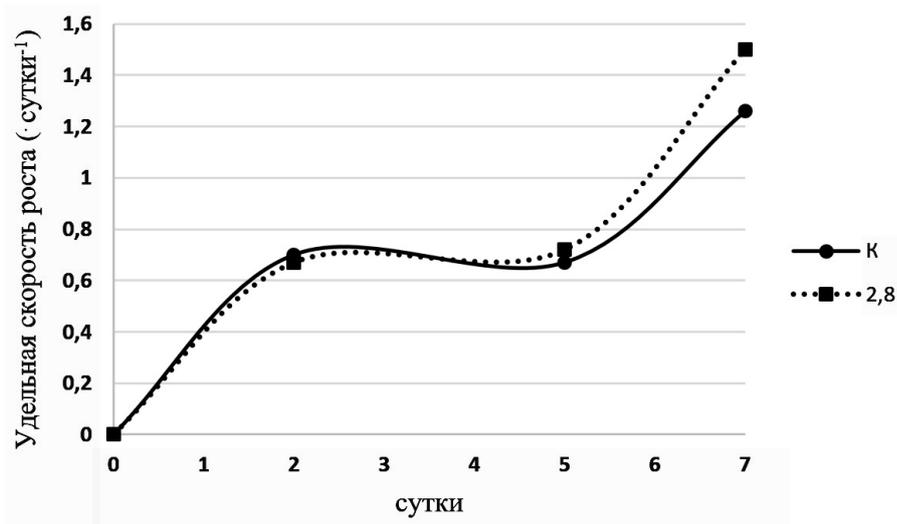
**Рис. 1.** Динамика роста культуры *Isochrysis galbana* с использованием салициловой кислоты ( $\times 10^{-7}$  моль·л<sup>-1</sup>) (К — контроль)

**Fig. 1.** Growth dynamics of *Isochrysis galbana* culture using salicylic acid ( $\times 10^{-7}$  mol·L<sup>-1</sup>) (K denotes control)

Положительные значения удельной скорости роста являются косвенным подтверждением скорости синтеза основных биохимических компонентов микроводорослей. На начальных этапах роста культур клеток исследователи отмечают изменение биохимического состава микроводорослей, тогда как в экспоненциальной фазе биохимический состав микроводорослей не меняется [Тренкешу, Лелеков, 2017].

Расчёт значений удельной скорости роста ( $\mu$ ) микроводоросли показал его линейность в первые 2 суток культивирования. Удельная скорость роста культуры в течение 5 суток культивирования с использованием салициловой кислоты в концентрации  $2,8 \times 10^{-7}$  моль·л<sup>-1</sup> не отличалась от таковой для контрольной группы (рис. 2).

В экспериментальной группе *I. galbana*, культивируемой с использованием салициловой кислоты в концентрации  $2,8 \times 10^{-7}$  моль·л<sup>-1</sup>, на 7-е сутки опыта удельная скорость роста была выше в 1,2 раза, чем в контрольной группе (рис. 2).



**Рис. 2.** Удельная скорость роста культуры *Isochrysis galbana* с использованием салициловой кислоты ( $2,8 \times 10^{-7}$  моль·л<sup>-1</sup>) (К — контроль)

**Fig. 2.** Specific growth rate of *Isochrysis galbana* culture using salicylic acid ( $2,8 \times 10^{-7}$  mol·L<sup>-1</sup>) (K denotes control)

В первые 5 суток культивирования в контрольной группе отмечено увеличение белка в культуре на 23 %. В экспериментальной группе с использованием салициловой кислоты содержание белка выросло на 69 %. Дальнейшее культивирование микроводоросли (до 7 суток) приводило к снижению концентрации белка в контрольной группе и к росту на 4,5 % в экспериментальной группе (табл. 1).

Динамика изменения концентрации углеводов в культуре за 5 дней культивирования схожа с динамикой изменения содержания белка. В контрольной группе отмечен рост показателя на 21,5 %, в опытной — на 87,9 %. Дальнейшее культивирование приводило к снижению концентрации углеводов в контрольной группе на 11,5 %, в опытной — на 22,9 % (табл. 1).

Проведённое исследование показало, что в процессе культивирования контрольной группы *I. galbana* содержание липидов снижалось, причём максимальное уменьшение было отмечено на 5-й день и составило 18,8 % по сравнению с содержанием липидов в стартовой культуре. Между тем в культуре *I. galbana*, выращенной с использованием салициловой кислоты, рост концентрации липидов за 5 дней составил 41,7 %; дальнейшее культивирование сопровождалось снижением показателя на 10,3 % (табл. 1).

Отмечена положительная динамика роста содержания хлорофилла в обеих группах в течение всего времени культивирования. Рост концентрации хлорофилла в контрольной группе на 5-е сутки составил 308,3 %, а на 7-е — 441,7 %. Значения для экспериментальной группы — 391,7 и 533,3 % соответственно (табл. 1).

**Таблица 1.** Влияние салициловой кислоты ( $2,8 \times 10^{-7}$  моль·л<sup>-1</sup>) на биохимические показатели *Isochrysis galbana***Table 1.** Effect of salicylic acid ( $2.8 \times 10^{-7}$  mol·L<sup>-1</sup>) on *Isochrysis galbana* biochemical parameters

Показатель	Белок, мкг·мл <sup>-1</sup>	Углеводы, мкг·мл <sup>-1</sup>	Липиды, мкг·мл <sup>-1</sup>	Хлорофилл, мкг·мл <sup>-1</sup>	Плотность культуры, млн кл.·мл <sup>-1</sup>
0 суток					
К	3,9	10,7	4,8	0,12	0,78
С					
5 суток					
К	4,8	13,0	3,9	0,49	1,64
С	6,6	20,1	6,8	0,59	2,02
7 суток					
К	4,3	11,5	4,2	0,65	1,89
С	6,9	15,5	6,1	0,76	3,73

**Примечание:** К — контроль; С — салициловая кислота.

**Note:** K denotes control; C denotes salicylic acid.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Морские микроводоросли *I. galbana* нашли широкое применение в качестве живого корма для объектов аквакультуры. Биохимический состав микроводорослей может изменяться в зависимости от условий их культивирования (фазы роста культуры, режима культивирования, температуры, освещённости, состава питательной среды и т. д.). Знание биохимического состава микроводорослей как живого корма имеет большое значение: темп роста и выживаемость личинок двустворчатых моллюсков зависят от качества корма, а оно определяется составом водорослей — содержанием белка, углеводов и липидов [Shields, Lupatsch, 2012].

Рассматриваемый вид по своим размерным и биохимическим параметрам оптимален в составе рациона питания двустворчатых моллюсков. Однако культивирование *I. galbana* в фотобиореакторных системах зависит от многих факторов и является затратным и нестабильным по количеству и качеству производимой биомассы [Табельская, Калинина, 2021; Alkhamis, Qin, 2013].

Одним из вариантов снижения производственных затрат в аквакультуре морских микроводорослей является использование сред с добавлением стимуляторов роста. Применение таких регуляторов — новая стратегия промышленного выращивания микроводорослей для улучшения показателей роста и синтеза биопродуктов.

Проведённое исследование показало, что салициловая кислота стимулировала количественный рост культуры *I. galbana* на 378 %. В то же время ранее было отмечено, что салициловая кислота в концентрации  $3,75 \times 10^{-5}$  моль·л<sup>-1</sup> стимулировала количественный рост культуры *Tetraselmis suecica* (Kyllin) Butcher, 1959 (Chlorophyta) на 415 %. Очевидно, что физиологические эффекты салициловой кислоты на микроводоросли имеют видоспецифичный характер.

В процессе эксперимента выявлен максимальный рост концентрации углеводов и липидов на 5-е сутки культивирования с применением салициловой кислоты. Между тем в ходе ранее проведённых исследований было установлено, что использование для *I. galbana* среды с внесением сельскохозяйственных удобрений и среды f/2 для культивирования приводило к снижению этих показателей в течение первых 5 дней, но к накоплению максимального количества белка [Valenzuela-Espinoza et al., 2002]. Наши работы продемонстрировали, что дальнейшее культивирование (до 7 дней) не влияет на содержание белка в культуре. Следует отметить, что ростостимулирующая концентрация салициловой кислоты снижала содержание белка и липидов в *T. suecica* при длительности культивирования 14 дней.

Липиды являются главным источником энергии в период развития личинок двустворчатых моллюсков. Для завершения метаморфоза *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) содержание липидов в корме должно достигать определённого уровня. При кормлении спата устриц микроводорослями с высоким содержанием липидов зарегистрированы более высокие скорость роста и выживаемость личинок. Следует отметить, что в миксотрофных условиях культивирования *I. galbana* рост и количественное содержание липидов исследователи стимулировали внесением в среду глицерина в качестве дополнительного источника углерода [Danesh et al., 2019].

Содержание хлорофилла возрастало в течение всего времени культивирования *I. galbana* как в экспериментальной группе, так и в контрольной. Однако более значительный рост концентрации хлорофилла при культивировании *I. galbana* с внесением в среду салициловой кислоты свидетельствует об интенсифицирующем воздействии данного стимулятора, что, как следствие, оказывает влияние на биохимический состав биомассы микроводоросли.

Производные салициловой кислоты также являются стимуляторами биохимических процессов у микроводоросли. Так, Мадани с соавторами [Madani et al., 2020] показано, что 2,4-дихлоруксусная кислота в концентрации  $2 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$  значительно увеличивает содержание белка и полиненасыщенных жирных кислот в *I. galbana*.

Данные этих же авторов [Madani et al., 2021] свидетельствуют об эффективности улучшения роста *I. galbana* при использовании гиббереллиновой кислоты в концентрации  $4 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ . При этом было отмечено, что увеличение концентрации фитогормона с 2 до  $6 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$  приводило к увеличению содержания липидов, но к снижению содержания углеводов в пересчёте на сухую массу водоросли. Концентрация хлорофилла не изменялась.

Проведённое исследование показало, что максимальное содержание белков, липидов и углеводов отмечено при культивировании *I. galbana* с присутствием в среде  $2,8 \times 10^{-7}$  моль  $\cdot \text{л}^{-1}$  салициловой кислоты на 5-е сутки. Полученные результаты могут иметь практическое значение при их промышленном применении — для оптимизации культивирования микроводоросли для целей марикультуры.

#### Выводы:

1. Оценено влияние различных концентраций салициловой кислоты на ростовые и биохимические показатели миксотрофной культуры *Isochrysis galbana*. Салициловая кислота в концентрации от  $2,8 \times 10^{-7}$  до  $5,6 \times 10^{-7}$  моль  $\cdot \text{л}^{-1}$  стимулировала количественный рост клеток микроводоросли, а в концентрациях больше  $8,0 \times 10^{-7}$  моль  $\cdot \text{л}^{-1}$  — угнетала.
2. Эффективная концентрация салициловой кислоты ( $2,8 \times 10^{-7}$  моль  $\cdot \text{л}^{-1}$ ) стимулировала накопление белка в культуре на 23 %, углеводов на 87,9 % и липидов на 41,7 % на 5-й день культивирования.
3. Культивирование *I. galbana* более 5 дней сопровождалось снижением показателей биохимического состава. Это необходимо учитывать при использовании микроводоросли в качестве корма при культивировании беспозвоночных.

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121031300015-5.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Ковалев Н. Н., Лескова С. Е., Михеев Е. В., Позднякова Ю. М., Есипенко Р. В. Влияние салициловой кислоты на продукционные характеристики и биохимические показатели *Tetraselmis suecica* в накопительной культуре // *Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство*. 2021. № 1. С. 90–99. [Kovalev N. N., Leskova S. E., Mikheev E. V., Pozdnyakova Yu. M., Esipenko R. V. Influence of salicylic acid on production characteristics and biochemical parameters of *Tetraselmis suecica* in enrichment culture. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khozyaystvo*. 2021. № 1. С. 90–99.]

- Rybnoe khozyaistvo*, 2021, no. 1, pp. 90–99. (in Russ.]. <https://doi.org/10.24143/2073-5529-2021-1-90-99>
2. Романенко Е. А., Косаковская И. В., Романенко П. А. Фитогормоны микроводорослей: биологическая роль и участие в регуляции физиологических процессов. Ч. II. Цитокинины и гиббереллины // *Альгология*. 2016. Т. 26, № 2. С. 203–229. [Romanenko E. A., Kosakovskaya I. V., Romanenko P. A. Phytohormones of microalgae: Biological role and involvement in the regulation of physiological processes. Pt. II. Cytokinins and gibberellins. *Algologiya*, 2016, vol. 26, no. 2, pp. 203–229. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v18.i2.70>
  3. Табельская А. С., Калинина М. В. Рост и выживаемость заводских личинок тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* при различных концентрациях микроводорослей и солёности в условиях южного Приморья // *Известия ТИИРО*. 2021. Т. 201, № 3. С. 723–731. [Tabelskaya A. S., Kalinina M. V. Growth and survival of the hatchery larvae of Pacific oyster *Crassostrea gigas* under different concentrations of microalgae and salinity in conditions of southern Primorye. *Izvestiya TINRO*, 2021, vol. 201, no. 3, pp. 723–731. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2021-201-723-734>
  4. Тренкешу Р. П., Лелеков А. С. *Моделирование роста микроводорослей в культуре*. Белгород : Константа, 2017. 152 с. [Trenkeshu R. P., Lelekov A. S. *Modeling Growth of Microalgae in Culture*. Belgorod : Constanta, 2017, 152 p. (in Russ.)]. URL: <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/2073>
  5. Alkhamis Y., Qin J. G. Cultivation of *Isochrysis galbana* in phototrophic, heterotrophic, and mixotrophic conditions. *BioMed Research International*, 2013, vol. 2013, art. no. 983465 (9 p). <https://doi.org/10.1155/2013/983465>
  6. Aminot A., Ray F. *Standard Procedure for the Determination of Chlorophyll a by Spectroscopic Methods*. Copenhagen, Denmark : International Council for the Exploration of the Sea, 2000, 17 p. (ICES Techniques in Marine Environmental Sciences).
  7. Cañavate J.-P., Hachero-Cruzado I., Pérez-Gavilán C., Fernández-Díaz C. Lipid dynamics and nutritional value of the estuarine strain *Isochrysis galbana* VLP grown from hypo to hyper salinity. *Journal of Applied Phycology*, 2020, vol. 32, iss. 6, pp. 3749–3766. <https://doi.org/10.1007/s10811-020-02258-2>
  8. Carneiro M., Pôjo V., Malcata F. X., Otero A. Lipid accumulation in selected *Tetraselmis* strains. *Journal of Applied Phycology*, 2019, vol. 31, iss. 5, pp. 2845–2853. <https://doi.org/10.1007/s10811-019-01807-8>
  9. Danesh A., Zilouei H., Farhadian O. The effect of glycerol and carbonate on the growth and lipid production of *Isochrysis galbana* under different cultivation modes. *Journal of Applied Phycology*, 2019, vol. 31, iss. 6, pp. 3411–3420. <https://doi.org/10.1007/s10811-019-01888-5>
  10. Guillard R. R. L. Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates. In: *Culture of Marine Invertebrate Animals* / M. L. Smith, M. H. Chanley (Eds). New York ; London : Plenum Press, 1975, pp. 29–60. [https://doi.org/10.1007/978-1-4615-8714-9\\_3](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-8714-9_3)
  11. Herbert D., Phipps P. J., Strange R. E. Chemical analysis of microbial cells. In: *Methods in Microbiology* / J. R. Norris, D. W. Ribbons (Eds). London ; New York : Academic Press, 1971, vol. 5, pt. B, chap. 3, pp. 209–344. [http://dx.doi.org/10.1016/S0580-9517\(08\)70641-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0580-9517(08)70641-X)
  12. Johnson K. R., Ellis G., Toothill C. The sulfophosphovanillin reaction for serum lipids: A reappraisal. *Clinical Chemistry*, 1977, vol. 23, iss. 9, pp. 1669–1678. <https://doi.org/10.1093/CLINCHEM%2F23.9.1669>
  13. Laurens L. M. L., Dempster T. A., Jones H. D. T., Wolfrum E. J., Van Wychen S., McAllister J. S. P., Rencenberger M., Parchert K. J., Gloe L. M. Algal biomass constituent analysis: Method uncertainties and investigation of the underlying measuring chemistries. *Analytical Chemistry*, 2012, vol. 84, iss. 4, pp. 1879–1887. <https://doi.org/10.1021/ac202668c>
  14. Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry*, 1951, vol. 193, iss. 1, pp. 265–275. [http://doi.org/10.1016/s0021-9258\(19\)52451-6](http://doi.org/10.1016/s0021-9258(19)52451-6)
  15. Madani N. S. H., Hosseini Shekarabi S. P., Mehrgan M. S., Pourang N. Can 2, 4-dichlorophenoxyacetic acid alter growth performance, biochemical composition, and fatty acid profile of the marine microalga *Isochrysis galbana*?

- Phycologia*, 2020, vol. 59, iss. 6, pp. 598–605. <https://doi.org/10.1080/00318884.2020.1827826>
16. Madani N. S. H., Shamsaie Mehrgan M., Hosseini Shekarabi S. P., Pourang N. Regulatory effect of gibberellic acid (GA<sub>3</sub>) on the biomass productivity and some metabolites of a marine microalga, *Isochrysis galbana*. *Journal of Applied Phycology*, 2021, vol. 33, iss. 1, pp. 255–262. <https://doi.org/10.1007/s10811-020-02291-1>
  17. Priyadarshani I., Rath B. Commercial and industrial applications of microalgae – A review. *Journal of Algal Biomass Utilization*, 2012, vol. 3, no. 4, pp. 89–100.
  18. Sánchez Á., Maceiras R., Cancela Á., Pérez A. Culture aspects of *Isochrysis galbana* for biodiesel production. *Applied Energy*, 2013, vol. 101, pp. 192–197. <https://doi.org/10.1016/j.apenergy.2012.03.027>
  19. Shields R. J., Lupatsch I. Algae for aquaculture and animal feeds. *Technikfolgenabschätzung – Theorie und Praxis*, 2012, vol. 21, no. 1, pp. 23–37.
  20. Tzovenis I., De Pauw N., Sorgeloos P. Effect of different light regimes on the docosahexaenoic acid (DHA) content of *Isochrysis aff. galbana* (clone T-ISO). *Aquaculture International*, 1997, vol. 5, iss. 6, pp. 489–507. <https://doi.org/10.1023/A:1018349131522>
  21. Valenzuela-Espinoza E., Millán-Núñez R., Núñez-Cebrero F. Protein, carbohydrate, lipid and chlorophyll *a* content in *Isochrysis aff. galbana* (clone T-Iso) cultured with a low cost alternative to the f/2 medium. *Aquacultural Engineering*, 2002, vol. 25, iss. 4, pp. 207–216. [https://doi.org/10.1016/S0144-8609\(01\)00084-X](https://doi.org/10.1016/S0144-8609(01)00084-X)
  22. Van Bergeijk S. A., Salas-Leiton E., Cañavate J. P. Production of *Isochrysis aff. galbana* (T-Iso) in outdoor tubular photobioreactors. *7<sup>th</sup> European Workshop “Biotechnology of Microalgae”*, June 11–13, 2007, Nuthetal, Germany. [S. 1.] : [S. n.], 2007, pp. 68–72.

## GROWTH OF *ISOCHRYSIS GALBANA* PARKE, 1949 (HAPTOPHYTA) UNDER MIXOTROPHIC CONDITIONS USING SALICYLIC ACID

N. N. Kovalev, S. E. Leskova, and E. V. Mikheev

Far Eastern State Technical Fisheries University, Vladivostok, Russian Federation

E-mail: [kovalevnn61@yandex.ru](mailto:kovalevnn61@yandex.ru)

The effect of salicylic acid at different concentrations on growth dynamics of *Isochrysis galbana* Parke, 1949 in the batch culture was estimated. The cultivation was carried out in monoculture. The rise in algal biomass was evaluated by an increase in cell abundance (cells were counted in each experiment in the Goryaev chamber in triplicate under a light microscope). The experiments lasted for 7 days. As found, salicylic acid at concentrations from  $2.8 \times 10^{-7}$  to  $5.6 \times 10^{-7}$  mol·L<sup>-1</sup> had a stimulating effect on the growth dynamics of *I. galbana* cells, compared with the control group. The maximum cell growth in culture was recorded with the addition of  $2.8 \times 10^{-7}$  mol·L<sup>-1</sup> of salicylic acid, and the specific growth rate at a given concentration on the 7<sup>th</sup> day of the experiment was 1.2 times higher than in the control group. Biochemical parameters of *I. galbana* culture with salicylic acid added ( $2.8 \times 10^{-7}$  mol·L<sup>-1</sup>) during 7 days of the experiment were estimated in comparison with parameters of the control group. In the experimental group, the maximum protein content was noted on the 7<sup>th</sup> day of the experiment. A rise was 76.9% compared to the initial value. As shown, the maximum increase in the content of lipids and carbohydrates in the experimental group occurred on the 5<sup>th</sup> day. A rise in the values of these indicators was 41.7 and 87%, respectively. Chlorophyll content increased throughout the entire experiment both in the control and experimental groups, and the highest value was registered for the experimental group.

**Keywords:** microalgae, cultivation, *Isochrysis galbana*, phytohormones, salicylic acid

УДК 582.276-15:628.4.043-022.53

## ПОТРЕБЛЕНИЕ ЧАСТИЦ МИКРОПЛАСТИКА ГЕТЕРОТРОФНОЙ ДИНОФЛАГЕЛЛЯТОЙ *OXYRRHIS MARINA*

© 2023 г. Т. В. Рауэн, В. С. Муханов, Л. О. Аганесова

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,  
Севастополь, Российская Федерация  
E-mail: [taschi@mail.ru](mailto:taschi@mail.ru)

Поступила в редакцию 05.07.2020; после доработки 15.01.2021;  
принята к публикации 20.10.2022; опубликована онлайн 14.03.2023.

Включение частиц микропластика (МП) в микробную пищевую цепь и их дальнейшая передача на более высокие трофические уровни практически не исследованы. В данной работе закономерности поглощения МП одноклеточными организмами анализировали в культуре гетеротрофной динофлагелляты *Oxyrrhis marina* (OXY). В качестве пищевых объектов для *O. marina* использовали гаптофитовую микроводоросль *Isochrysis galbana* (ISO), полистирольные микросферы (MS) размером 5,6 мкм, а также их смесь (ISO-MS). Динамику численности микроорганизмов и микросфер изучали с помощью проточного цитометра. Показано, что гетеротроф *O. marina* потреблял частицы МП даже в условиях наличия своих обычных жертв — микроводорослей; при этом МП не оказывал на него негативного влияния. Скорости выедания «жертв» в смеси OXY-ISO-MS составили  $(0,21 \pm 0,01) \text{ MS} \cdot \text{кЛ}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$  ( $\pm$  стандартное отклонение) и  $(0,38 \pm 0,01) \text{ ISO} \cdot \text{кЛ}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$  и были достоверно ниже, чем в экспериментах с монодиетами OXY-ISO [ $(1,93 \pm 0,68) \text{ ISO} \cdot \text{кЛ}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ ] и OXY-MS [ $(0,45 \pm 0,04) \text{ MS} \cdot \text{кЛ}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ ], то есть усложнение состава (расширение спектра) пищевых объектов вело к снижению скорости их потребления. Скорость осветления среды динофлагеллятой *O. marina* в экспериментах с монодиетами составила  $(0,12 \pm 0,04)$  и  $(0,19 \pm 0,06) \text{ мКЛ} \cdot \text{кЛ}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$  для OXY-ISO и OXY-MS соответственно, а значит, на поимку клеток ISO динофлагелляты *O. marina* затрачивала меньше времени, чем на поимку MS. Эту же закономерность наблюдали и в экспериментах со смесью пищевых объектов (OXY-ISO-MS): скорость осветления среды в сосудах с ISO [ $(0,17 \pm 0,02) \text{ мКЛ} \cdot \text{кЛ}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ ] была незначительно ниже, чем в сосудах с MS [ $(0,19 \pm 0,003) \text{ мКЛ} \cdot \text{кЛ}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ ]. Трофической адаптации *O. marina* к MS не происходило, на что указывал факт их вторичного потребления даже в условиях наличия альтернативного кормового объекта — *I. galbana*. Не была выявлена и селективность питания *O. marina* ни к одной из «жертв», будь то *I. galbana* или пластиковые микросферы. Полученные результаты указывают на возможность (и высокую вероятность) включения МП в микробную пищевую цепь и на важную роль одноклеточных организмов в передаче МП на более высокие трофические уровни.

**Ключевые слова:** микропластик, поглощение, микросферы, микроводоросли, стойкие органические загрязнители, трофический перенос, *Oxyrrhis marina*, *Isochrysis galbana*

Стремительное развитие производства пластиковых изделий в последние десятилетия обусловило возникновение проблемы накопления соответствующих отходов. Не менее 60 % морского мусора представлено именно пластиком [Козловский, Блиновская, 2015]. В морской среде его полимерная основа подвергается гидролизу, фотолизу и микробиологическим

окислительно-восстановительным реакциям, что приводит к деструкции пластиковых фрагментов [Ateia et al., 2020; Auta et al., 2017] и к образованию частиц различной размерности, в том числе микроскопических (менее 5 мкм), которые многие исследователи [Barnes et al., 2009; Betts, 2008; Fendall, Sewell, 2009; Moore, 2008; Støttrup et al., 1986] относят к микропластику (далее — МП). Один из основных экологических рисков, связанных с частицами МП, — его биодоступность для морских организмов [Desforges et al., 2015; Egbeocha et al., 2018]. МП, обладающий положительной либо нейтральной плавучестью [Van Cauwenberghe et al., 2015], включается в пищевые цепи водной биоты, так как сопоставим по размерам с фитопланктоном — начальным звеном пищевой цепи. Попав в желудочно-кишечный тракт организмов зоопланктона, частицы МП могут образовывать агрегаты, что, в свою очередь, приводит к снижению скорости их выведения из организма [Egbeocha et al., 2018; Ogonowski et al., 2016] и, соответственно, к повышению вероятности передачи МП на более высокие трофические уровни. Помимо физиологического ущерба организму (нарушения движения, эффекта ложного насыщения и др.), негативный эффект этого процесса связан ещё и с тем, что МП служит вектором передачи токсических веществ, входящих в его состав (пластификаторов, красителей, стирола, противомикробных препаратов и т. д.), по пищевой цепи [Egbeocha et al., 2018; Kwon et al., 2014; Wright et al., 2013]. В процессе пищеварения данные вещества могут выщелачиваться и накапливаться в тканях животных [Козловский, Блиновская, 2015; Batel et al., 2016]. Кроме того, частицы полимеров адсорбируют гидрофобные стойкие органические загрязнители, присутствующие в морской воде [Ogata et al., 2009], что увеличивает их биодоступность при поглощении МП морской биотой [Batel et al., 2016]. Концентрации стойких органических загрязнителей на поверхности частиц МП могут в несколько раз превышать фоновые показатели [Avio et al., 2015]. Это несёт в себе риск транспорта токсинов из кишечного тракта в ткани животных [Avio et al., 2015; Koelmans, 2015; Rehse et al., 2016; Watts et al., 2014], и наиболее подвержены такому негативному воздействию организмы, населяющие прибрежные воды [McCormick et al., 2016].

Связь загрязнения МП с трофикой микроорганизмов, составляющих основу пищевой цепи, — малоизученная проблема [Rehse et al., 2016]. В настоящей работе проанализировано включение в рацион гетеротрофной динофлагелляты *Oxyrrhis marina* Dujardin, 1841, обитающей в прибрежных водах Чёрного моря, частиц МП, которые по своим размерам соответствуют клеткам микроводорослей — основных кормовых объектов данного вида в природных условиях. Выбор *O. marina* в качестве объекта исследования обусловлен тем, что эта динофлагеллята является представителем прибрежных вод, наиболее подверженных загрязнению МП, и, соответственно, находится в зоне риска. Кроме того, это один из ключевых консументов фито- и бактериопланктона в прибрежных морских экосистемах и вид, играющий важную роль в рециркуляции углерода [Hansen, 1991; Roberts et al., 2010]. *O. marina* успешно используют в аквакультурных производствах для кормления копепод [Støttrup et al., 1986] — основного и наиболее качественного корма для личинок рыб [Ханайченко, Битюкова, 1999]. Между тем 90 % аквакультурного оборудования изготовлено из различных видов пластика, что, в силу описанных выше факторов, неизбежно приводит к поступлению его частиц в среду выращивания организмов. Очевидно, что возможность включения МП в цепи питания существенно снижает качество конечной продукции аквакультуры [Wu et al., 2020]. Таким образом, *O. marina* может служить модельным организмом для исследования потребления пластика одноклеточными.

Цель настоящей работы состояла в том, чтобы изучить селективность питания гетеротрофной динофлагелляты *O. marina* клетками гаптофитовой микроводоросли *Isochrysis galbana* Parke, 1949 и частицами МП в их кормовой смеси, а также количественно оценить ряд трофических показателей каждого из этих кормовых объектов, включая скорость осветления среды (F) и скорость выедания (G).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В ходе данной работы был проведён сравнительный анализ основных показателей потребления клеток гаптофитовой микроводоросли *I. galbana* и пластиковых микросфер динофлагеллятой *O. marina* — скорости осветления среды (облавливаемый объём на клетку в единицу времени) (F); скорости потребления (количество клеток на клетку в единицу времени) (G); элективности выедания той или иной «жертвы» в смеси.

В эксперименте использовали культуры рабочей коллекции отдела аквакультуры и морской фармакологии ФИЦ ИнБЮМ — микроводоросли *I. galbana* и динофлагелляты *O. marina*. Также применяли полистирольные многоцветные микросферы Polychromatic Red диаметром 5,6 мкм (возбуждение — 491 нм; изготовитель — Polysciences, Inc., США). Микроводоросли культивировали на среде Уолна [Coutteau, 1996] при температуре ( $24 \pm 1$ ) °С, при постоянном освещении 5 тыс. люкс, без аэрации. В работе использовали аликвоты культур в экспоненциальной фазе роста. Культуру *O. marina* предварительно адаптировали к условиям эксперимента и держали в течение суток без корма.

**Схема эксперимента.** В подготовленную культуру *O. marina* (далее — OXY) добавляли в качестве пищевых объектов *I. galbana*, микросферы и их смесь (далее — ISO, MS и ISO-MS соответственно) так, что общий объём среды составлял 18 мл, и инкубировали в конических стеклянных колбах в течение 3 ч при постоянном перемешивании.

Чтобы учитывать потери MS вследствие их оседания и налипания на стенки сосудов, ставили дополнительную склянку, содержащую только питательную среду и MS. Таким образом, в ходе эксперимента исследовали динамику численности микроорганизмов и MS в четырёх видах склянок (каждая — в трёх повторностях): 1) OXY-ISO; 2) OXY-MS; 3) OXY-ISO-MS; 4) MS. Начальные численности *O. marina*, *I. galbana* и MS в экспериментальных сосудах составляли: от  $25 \times 10^3$  до  $50 \times 10^3$  кл.мл<sup>-1</sup> (OXY); от  $10 \times 10^3$  до  $50 \times 10^3$  кл.мл<sup>-1</sup> (ISO); от  $5 \times 10^3$  до  $10 \times 10^3$  MS.мл<sup>-1</sup>.

Контроль состояния клеток и количественный учёт микроорганизмов и MS проводили методами микроскопии и проточной цитометрии. Для этого из всех опытных сосудов отбирали 1 мл субпробы в начале эксперимента и далее через каждые 20 мин.

Скорость осветления среды (F) и потребления пищевых объектов (G) рассчитывали в соответствии с [Frost, 1972], однако дополнительно учитывали независимый от питания процесс — прилипание MS к стенкам сосудов. Для исследования селективности питания *O. marina* смесью *I. galbana* и MS (эксперимент OXY-ISO-MS) использовали индекс элективности [Ivlev, 1961], который рассчитывали как  $(R_i - P_i) / (R_i + P_i)$ , где  $R_i$  — доля  $i$ -го пищевого объекта в рационе хищника;  $P_i$  — доля  $i$ -го пищевого объекта в среде. Значения индекса изменялись в диапазоне от -1 (полное избегание) до +1 (максимальное предпочтение).

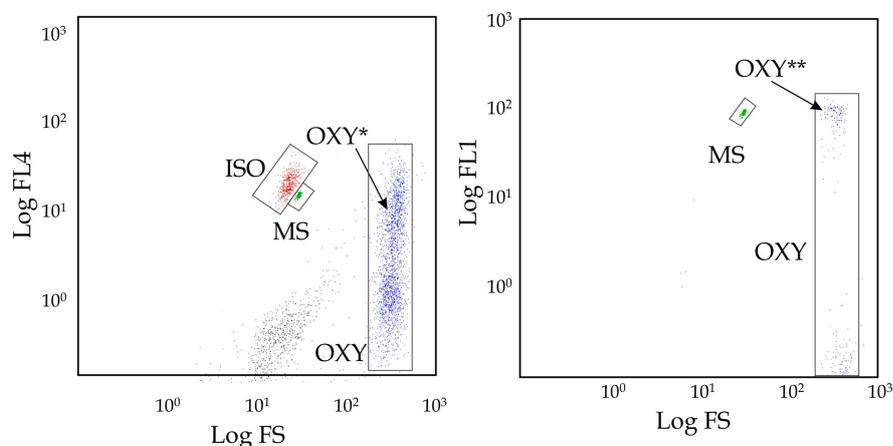
**Микроскопия.** Микрофотосъёмку MS и микроорганизмов проводили под микроскопом Nikon Eclipse TS100-F, оборудованным цифровой камерой, в эпифлуоресцентном режиме (набор светофильтров для возбуждения в синей области спектра). MS, благодаря ярко-зелёной флуоресценции, были хорошо видны в питательной среде и в пищеварительных вакуолях *O. marina* (см. рис. 2).

**Цитометрический анализ.** Для исследования динамики численности MS, численности и размеров клеток микроводорослей *O. marina* и *I. galbana* в экспериментальных ёмкостях применяли проточный цитометр Cytomics™ FC500 (Beckman Coulter, США), оборудованный 488-нм однофазным аргоновым лазером, и программное обеспечение СХР. Общую численность микроводорослей определяли в неокрашенных пробах с помощью гейтинга популяции клеток на 2-параметрических цитограммах — прямого светорассеивания (forward scatter, FS) и автофлуоресценции в красной (FL4, 675 нм) и зелёной (FL1, 525 нм) областях спектра на безразмерных логарифмических шкалах (рис. 1).

Концентрацию MS и микроводорослей рассчитывали по скорости протока пробы (15 и 60 мкл·мин<sup>-1</sup> соответственно), времени счёта (100–360 с) и количеству клеток (или MS), зарегистрированных в этот временной промежуток (в пробах микроводорослей — минимум 3000 клеток для каждой из повторностей). Контроль качества измерений производили с помощью калибровочных флуоросфер Flow-Check™ (Beckman Coulter) с известной концентрацией в пробе.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Быстрое уменьшение численности MS указало на высокие скорости их выедания динофлагеллятой. Так, в течение первого часа эксперимента численности MS упали до экстремально низких значений (< 10<sup>2</sup> MS·мл<sup>-1</sup>) во всех опытных склянках (см. рис. 3А, В). Клетки *O. marina*, содержащие MS в пищеварительных вакуолях, приобретали зелёную флуоресценцию; как следствие, на цитограммах формировался субкластер точек с высокими значениями FL1 (рис. 1).



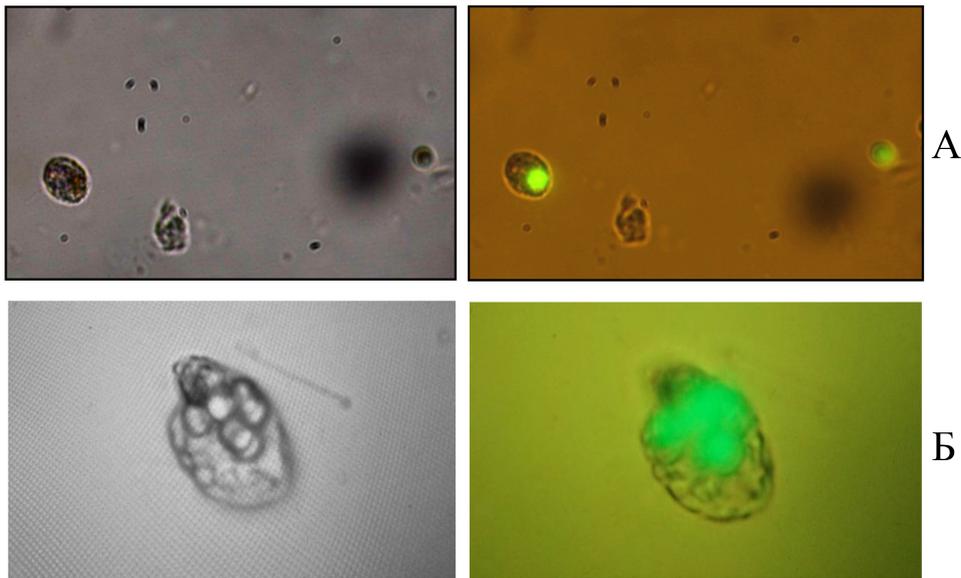
**Рис. 1.** Гейтинг гетеротрофной динофлагелляты *Oxyrrhis marina* (OXY) и её кормовых объектов [микросфер (MS) и гаптофитовой микроводоросли *Isochrysis galbana* (ISO)] на 2-параметрических цитограммах — прямого светорассеивания (FS) и флуоресценции в красной (FL4, 675 нм) и зелёной (FL1, 525 нм) областях спектра. OXY\* — клетки динофлагелляты, потребляющие *I. galbana* и микросферы; OXY\*\* — клетки динофлагелляты с микросферами в пищеварительных вакуолях

**Fig. 1.** Gating of the heterotrophic dinoflagellate *Oxyrrhis marina* (OXY) and its food objects [polystyrene microspheres (MS) and the haptophyte *Isochrysis galbana* (ISO)] on two-parameter cytograms – of forward scatter (FS) and of red (FL4, 675 nm) and green (FL1, 525 nm) fluorescence. OXY\* denotes dinoflagellate cells grazing both *I. galbana* and microspheres; OXY\*\*, dinoflagellate cells with microspheres in their digestive vacuoles

Потребление MS клетками *O. marina* также регистрировали под микроскопом. При этом в некоторых случаях можно было различить до 5–6 ярко флуоресцирующих микросфер в пищеварительных вакуолях одной клетки (рис. 2).

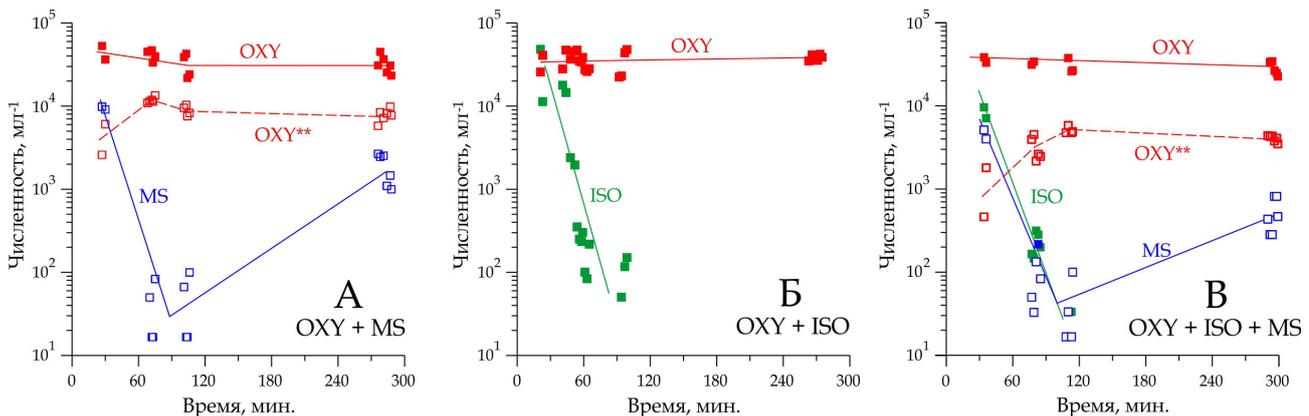
Динофлагеллята практически полностью выедала *I. galbana* в первые 2 ч эксперимента (рис. 3Б). Между тем численность MS в среде со временем восстанавливалась и к концу эксперимента достигала примерно 10<sup>3</sup> MS·мл<sup>-1</sup> (рис. 3А, В). Такая необычная динамика обусловлена тем, что МП не может быть переварен в пищеварительных вакуолях. Рост численности MS означал, что динофлагеллята экскретировала их обратно в среду.

Таким образом, резкое падение концентрации MS в среде на начальной стадии эксперимента было связано с их быстрым выеданием и накоплением в пищеварительных вакуолях. Затем началось выведение MS обратно в среду, что приводило к «компенсации» их численности, которая, однако, не достигала начальных значений. В соответствии с этой схемой процессов, численности клеток *O. marina*, содержащих MS в вакуолях, возрастали на начальной стадии эксперимента и далее достигали некоторого плато (рис. 3А, В).



**Рис. 2.** Клетки динофлагелляты *Oxyrrhis marina* с одной (А) и несколькими (Б) микросферами в пищеварительных вакуолях в светлом поле (фото слева) и в эпифлуоресцентном режиме (фото справа)  
**Fig. 2.** Cells of the dinoflagellate *Oxyrrhis marina* with one (A) and several (Б) microspheres in its digestive vacuoles in bright field (images on the left) and in epifluorescence mode (images on the right)

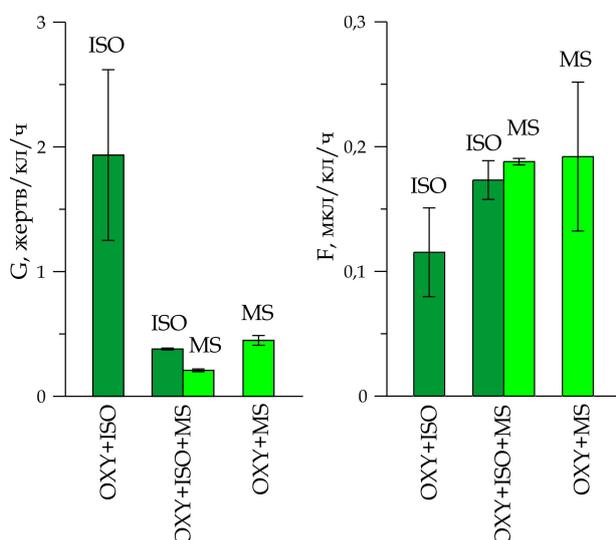
Значения численности *O. marina* во всех сериях опытных сосудов практически не изменялись на протяжении экспериментов (рис. 3А, Б, В), что могло указывать на отсутствие негативного воздействия MS на темпы деления динофлагелляты. Однако продолжительность экспериментов могла быть недостаточной для выявления подобного эффекта.



**Рис. 3.** Динамика численности микросфер (MS), гаптофитовой микроводоросли *Isochrysis galbana* (ISO) и гетеротрофной динофлагелляты *Oxyrrhis marina* (OXY) в экспериментальных сосудах с разной диетой: А — только микросферы (OXY-MS); Б — только *I. galbana* (OXY-ISO); В — смешанная диета (OXY-ISO-MS). На графиках А и В отдельно показана динамика численности клеток *O. marina* с микросферами в пищеварительных вакуолях (OXY\*\*)

**Fig. 3.** Dynamics of the abundance of microsphere (MS), the haptophyte *Isochrysis galbana* (ISO), and the heterotrophic dinoflagellate *Oxyrrhis marina* (OXY) in the experimental vessels with different diets: А, microspheres only (OXY-MS); Б, haptophytes only (OXY-ISO); В, the mixture (OXY-ISO-MS). Dynamics of *O. marina* cell abundance with MS in their digestive vacuoles (OXY\*\*) is shown separately in plots A and B

Расчёты скоростей осветления среды (F) динофлагеллятой показали следующее. В серии OXY-ISO значение F составило  $(0,12 \pm 0,04)$  мкл·кл<sup>-1</sup>·ч<sup>-1</sup> и было ниже, чем в серии OXY-MS  $[(0,19 \pm 0,06)$  мкл·кл<sup>-1</sup>·ч<sup>-1</sup>], то есть в первом случае клетки *O. marina* облавливали меньший объём в единицу времени, чем во втором (рис. 4), а на поимку клеток *I. galbana* уходило меньше времени, чем на поимку MS.



**Рис. 4.** Скорость выедания (G) гетеротрофом *Oxyrrhis marina* (OXY) предложенных «жертв» [гаптофитовой микроводоросли *Isochrysis galbana* (ISO) и микросфер (MS)] и скорость осветления среды (F) клетками *O. marina* в экспериментальных сосудах с разной диетой: OXY-MS — только микросферы; OXY-ISO — только микроводоросли; OXY-ISO-MS — смесь микроводорослей и микросфер

**Fig. 4.** Grazing rate (G) for the heterotroph *Oxyrrhis marina* (OXY) [the “preys” are the haptophyte *Isochrysis galbana* (ISO) and polystyrene microspheres (MS)] and clearance rate (F) for *O. marina* cells in the experimental vessels with different diets: OXY-MS, microspheres only; OXY-ISO, microalgae only; OXY-ISO-MS, the mixture of microalgae and microspheres

Эта же закономерность, хоть и в меньшей степени, сохранялась в серии со смесью микроводорослей и микросфер в качестве корма (OXY-ISO-MS), где скорость осветления среды, рассчитанная по гаптофитовым микроводорослям  $[(0,17 \pm 0,02)$  мкл·кл<sup>-1</sup>·ч<sup>-1</sup>], была незначительно ниже значения, полученного для MS  $[(0,19 \pm 0,003)$  мкл·кл<sup>-1</sup>·ч<sup>-1</sup>] (рис. 4). Скорости выедания (G) этих двух «жертв» в смеси OXY-ISO-MS составили  $(0,21 \pm 0,01)$  MS·кл<sup>-1</sup>·ч<sup>-1</sup> ( $\pm$  стандартное отклонение) и  $(0,38 \pm 0,01)$  ISO·кл<sup>-1</sup>·ч<sup>-1</sup>. Данные значения были достоверно ниже, чем в экспериментах с монодиетами OXY-ISO  $[(1,93 \pm 0,68)$  ISO·кл<sup>-1</sup>·ч<sup>-1</sup>] и OXY-MS  $[(0,45 \pm 0,04)$  MS·кл<sup>-1</sup>·ч<sup>-1</sup>], то есть усложнение состава пищевых объектов вело к снижению скорости их потребления (рис. 4). Максимум G наблюдали в эксперименте OXY-ISO  $[(1,93 \pm 0,68)$  ISO·кл<sup>-1</sup>·ч<sup>-1</sup>] (рис. 4), а значит, динофлагеллята *O. marina* поглощала клетки *I. galbana* с наибольшей эффективностью.

Между тем различия в скоростях выедания и осветления среды не влияли на селективность питания *O. marina*. Значения индекса селективности Ивлева, полученные для *I. galbana* и MS, оказались близки к нулю ( $-0,03$  и  $0,05$  соответственно), что указывало на отсутствие селективности в питании, то есть динофлагеллята *O. marina* поглощала МП наравне с живым кормом. Этот результат свидетельствовал о возможности включения МП в пищевую цепь морских экосистем на самых низких трофических уровнях.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Сообщений о потреблении МП многоклеточными гидробионтами (детритофагами, артемией, копеподами, мидиями, крабами и т. д.) довольно много [Batel et al., 2016; Egbeocha et al., 2018; Procter et al., 2019; Watts et al., 2014; Wu et al., 2020], в то время как включение искусственных частиц в рацион одноклеточных организмов практически не исследовано [Christaki et al., 1998; Rillig, Bonkowski, 2018]. Полученные нами результаты в некоторой степени восполняют этот пробел, демонстрируя способность морских протистов активно потреблять частицы МП. Однако мы вынуждены были поставить под сомнение способность объекта нашего исследования, гетеротрофной динофлагелляты *O. marina*, отличать искусственные частицы от своих обычных пищевых объектов — одноклеточных микроорганизмов.

Представления о хемотаксических или иных предупреждающих сигналах у гетеротрофных протистов, которые позволяют им распознавать пластиковые частицы и препятствуют их фагоцитозу, пока достаточно противоречивы. В частности, известно, что *O. marina* обладает размерной селективностью питания [Hansen et al., 1996]. В ряде работ также было отмечено, что после захвата добычи, на стадии её переваривания, *O. marina* может отказываться от некоторых типов пищевых объектов [Flynn et al., 1996; Hansen et al., 1996; Wolfe et al., 1997]. Кроме того, выявлено, что *O. marina* имеет рецепторы на поверхности клетки, с помощью которых происходит распознавание добычи [Martel, 2009]. Предварительные экспериментальные данные [Hartz, 2010] указывают на то, что плазматическая мембрана *O. marina* содержит родопсин, который обеспечивает детекцию этим гетеротрофом клеток фотоавтотрофов по их красной автофлуоресценции хлорофилла. Наличие подобного механизма распознавания жертвы свидетельствует о способности *O. marina* отличать микроводоросли от иных, не содержащих пигменты пищевых объектов, включая частицы МП.

Известно лишь три экспериментальных исследования, в которых искусственные частицы были включены в рацион *O. marina*. Так, E. Wootton с соавторами [2007] обнаружили новый биохимический механизм распознавания добычи у одноклеточных протистов, в том числе *O. marina*; он заключается в наличии на поверхности клетки хищника специального рецептора — лектина, связывающего маннозу. Блокирование рецептора, как оказалось, вело к значительному ингибированию питания *O. marina* микроводорослями *I. galbana*, а нанесение маннозы на поверхность пластиковых микросфер в два раза увеличивало скорость их выедания хищником. Преинкубация динофлагеллят с раствором маннозы полностью лишала их способности различать любые пластиковые частицы, покрытые слоем полисахаридов. Особенностью данного исследования было то, что пластиковые микросферы применяли в экспериментах только после их специальной обработки — нанесения на их поверхность сахаров [Wootton et al., 2007]. Таким образом, представленные авторами результаты не позволяли с уверенностью судить о способности *O. marina* потреблять частицы МП.

Во втором исследовании [Hammer et al., 1999] искусственные частицы (кремниевые и пластиковые микросферы, альбуминовые микрошарики и др.) были предложены гетеротрофным динофлагеллятам в качестве добычи наряду с природными пищевыми объектами (живым фитопланктоном). Как оказалось, *O. marina* уверенно потребляет искусственные частицы, однако скорость этого процесса значительно ниже, чем при питании обычной пищей. Авторы объясняли подобную селективность величиной заряда на поверхности жертвы: более отрицательный потенциал искусственной частицы препятствовал её захвату хищником. Различия между поверхностным зарядом *O. marina* и его жертвы увеличивали вероятность столкновения и продолжительность контакта между ними; следовательно, возрастала скорость потребления пищи организмом [Hammer et al., 1999]. Инициация поимки жертвы с более отрицательным поверхностным зарядом происходила на меньшем от неё расстоянии (лишь 0,5–2 мкм), а с более высоким потенциалом — на существенно больших дистанциях (6–10 мкм), что увеличивало вероятность её захвата [Hammer et al., 1999]. В любом случае в данном исследовании был установлен факт включения искусственных частиц в рацион *O. marina*. Впрочем, также была показана способность динофлагеллят распознавать эти пищевые объекты, что противоречит нашим результатам.

Наконец, D. Luakurwa [2017] продемонстрировал в эксперименте, что гетеротроф *O. marina* потреблял пластиковые микросферы так же интенсивно, как и обычную добычу, которая была представлена криптофитовой водорослью *Rhodomonas baltica* Karsten, 1898. Эти наблюдения в полной мере соответствуют полученным нами результатам. В обоих случаях не наблюдали отказа *O. marina* от предложенных пластиковых микросфер, а одинаково высокие скорости выедания гетеротрофной динофлагеллятой как искусственных, так и естественных пищевых

объектов позволяли прийти к выводу о весьма ограниченной способности этих протистов отличать МП от своей обычной пищи. Можно лишь предположить, что селективность в питании не была выявлена в нашей работе, как и в [Lyakurwa, 2017], вследствие быстрой адсорбции на поверхности частиц МП биополимеров (экзометаболитов микроводорослей и бактерий), в избытке присутствующих в экспериментальной среде. «Упаковка» микросфер в органическую «плёнку» маскировала их под «съедобную» жертву и таким образом могла препятствовать их распознаванию хищником.

Сорбционные свойства пластиковых частиц с недавних пор являются предметом пристального внимания исследователей, поскольку определяют их векторную функцию — способность аккумулировать и переносить органические поллютанты [Ateia et al., 2020]. Как и бактериальная плёнка или сообщество обрастания, тонкая органическая плёнка на поверхности частицы МП, как мы полагаем, увеличивает её биодоступность, облегчает её включение в трофические процессы. При этом «вкусовые качества» частицы могут зависеть от скорости образования органической плёнки и от её химического состава. Эти характеристики трудно контролировать даже в условиях эксперимента, поскольку они могут сильно отличаться в разных культуральных средах и у различных культивируемых микроорганизмов. Соответственно, скорость фагоцитоза частиц МП — непредсказуемая величина. Эта гипотеза хорошо объясняет, с одной стороны, факт потребления пластиковых микрочастиц хищными протистами, а с другой — противоречивые данные о способности протистов отличать МП от пищевых объектов.

Вместе с тем нами было отмечено, что в серии OXY-ISO, где гетеротроф *O. marina* питался только клетками *I. galbana*, скорость выедания последних была выше, чем скорость выедания MS в серии OXY-MS (рис. 4). Возможно, это было связано с тем, что частицы МП, попав в пищеварительные вакуоли *O. marina*, задерживались в клетке хищника на более длительное время, поскольку не могли быть усвоены. Соответственно, скорость их выедания снижалась, в то время как клетки *I. galbana* переваривались быстро, что позволяло хищнику поддерживать высокие темпы потребления пищи. Подвижность клеток *I. galbana* также могла усиливать их привлекательность для *O. marina*.

Динамика численности клеток *O. marina* с микросферами внутри (рис. 3А, В) свидетельствовала о повторных захватах MS после их экскретирования. Это происходило как в условиях отсутствия альтернативного источника питания (*I. galbana*) в серии OXY-MS, так и при его наличии в серии OXY-ISO-MS. Можно предположить, что динофлагеллята *O. marina* не идентифицировала частицы МП при повторной встрече как менее подходящий кормовой объект и захватывала их вторично наравне с клетками *I. galbana*, то есть трофической адаптации не происходило. При этом потребление MS не оказывало какого-либо негативного эффекта на динофлагелляту: во всех экспериментальных сериях в исследуемом временном диапазоне достоверных отличий между численностью клеток *O. marina* не наблюдали (рис. 3А, Б, В). Такой же результат был получен в экспериментах [Lyakurwa, 2017]. Вероятно, негативный эффект потребления MS мог бы проявиться при более длительной экспозиции; это предположение требует дополнительной экспериментальной проверки.

Необходимо отметить, что MS, использованные в эксперименте, представляли собой микрогранулы из полистирола, который вносит основной вклад в формирование химического состава микропластикового загрязнения морских прибрежных акваторий [Cordova et al., 2019]. Этот вид пластика, широко используемый в различных сферах деятельности человека, является непрочным продуктом [Cooper, Corcoran, 2010; Koelmans, 2015]. Так, под влиянием солнечной радиации возрастает его ломкость, а при высоких температурах полимер распадается с образованием мономера [Cooper, Corcoran, 2010]. Таким образом, мы можем утверждать, что полистирольные микрочастицы способны включаться в микробную пищевую цепь, являясь пищевыми

объектами даже для одноклеточных организмов. Результаты, полученные в данной работе, указывают на необходимость проведения дальнейших исследований включения МП в трофические цепи, его влияния на физиологическое состояние мельчайших гидробионтов, а также возможности биомагнификации стойких органических загрязнителей планктонными организмами.

#### Выводы:

1. Гетеротрофная динофлагеллята *Ocyrrhis marina* потребляет пластиковые микросферы даже в условиях наличия альтернативных кормовых объектов из её естественного спектра питания.
2. Скорости потребления динофлагеллятой клеток *Isochrysis galbana* и микросфер в смеси ОХУ-ISO-MS были достоверно ниже, чем в экспериментах с монодиетами ОХУ-ISO и ОХУ-MS, то есть усложнение состава пищевых объектов вело к снижению скорости их потребления.
3. Высокая скорость осветления среды динофлагеллятой при её питании живой добычей (*I. galbana*) свидетельствовала о том, что на поимку клеток микроводорослей хищник затрачивал меньше времени, чем на поимку пластиковых микросфер.
4. Значения индекса селективности Ивлева, полученные для *I. galbana* и микросфер, указывали на отсутствие селективности в питании *O. marina*. Это подтверждает возможность включения частиц микропластика в микробную пищевую цепь.
5. Трофической адаптации клеток *O. marina* к микропластику не происходило: клетки потребляли полистирольные микросферы вторично даже в условиях наличия альтернативного кормового объекта.
6. Достоверных отличий в динамике численности динофлагелляты *O. marina* при её питании живой добычей (*I. galbana*) и частицами микропластика не наблюдали, то есть не было выявлено его негативного влияния на хищника, по крайней мере на временном диапазоне эксперимента (часы).

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по темам «Исследование механизмов управления производственными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ гос. регистрации 121030300149-0) и «Структурно-функциональная организация, продуктивность и устойчивость морских пелагических экосистем» (№ гос. регистрации 121040600178-6).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Козловский Н. В., Блиновская Я. Ю. Микропластик – макропроблема Мирового океана // *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований*. 2015. № 10-1. С. 159–162. [Kozlovskii N. V., Blinovskaia J. Y. Microplastic is World Ocean macroproblem. *Mezhdunarodnyi zhurnal prikladnykh i fundamental'nykh issledovaniy*, 2015, vol. 10-1, pp. 159–162. (in Russ.)]
2. Ханайченко А. Н., Битюкова Ю. Е. Избирательность питания личинок калкана и выбор стратегии их кормления // *Экология моря*. 1999. Вып. 48. С. 63–67. [Khanaichenko A. N., Bityukova Y. E. Black Sea turbot larvae feeding selectivity and choice of feeding strategy. *Ekologiya morya*, 1999, iss. 3, pp. 63–67. (in Russ.)]. URL: <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4212>
3. Ateia M., Zheng T., Calace S., Tharayil N., Pilla S., Karanfil T. Sorption behavior of real microplastics (MPs): Insights for organic micropollutants adsorption on a large set of well-characterized MPs. *Science of The Total Environment*, 2020, vol. 720, art. no. 137634 (7 p.). <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137634>
4. Auta H. S., Emenike C. U., Fauziah S. H. Distribution and importance of microplastics in the marine environment: A review of the sources, fate, effects, and potential solutions. *Environment International*, 2017, vol. 102, pp. 165–176. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2017.02.013>
5. Avio C. G., Gorbi S., Milan M., Benedetti M., Fattorini D., d'Errico G., Pauletto M., Bargelloni L., Regoli F. Pollutants bioavailability and toxicological risk from microplastics to marine mussels. *Environmental Pollution*, 2015,

- vol. 198, pp. 211–222. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2014.12.021>
6. Barnes D. K. A., Galgani F., Thompson R. C., Barlaz M. Accumulation and fragmentation of plastic debris in global environments. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 2009, vol. 364, iss. 1526, pp. 1985–1998. <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0205>
  7. Batel A., Linti F., Scherer M., Erdinger L., Braunbeck Th. Transfer of benzo[a]pyrene from microplastics to *Artemia nauplii* and further to zebrafish via a trophic food web experiment: CYP1A induction and visual tracking of persistent organic pollutants. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2016, vol. 35, iss. 7, pp. 1656–1666. <https://doi.org/10.1002/etc.3361>
  8. Betts K. Why small plastic particles may pose a big problem in the oceans. *Environmental Science and Technology*, 2008, vol. 42, iss. 24, pp. 8995. <https://doi.org/10.1021/es802970v>
  9. Christaki U., Dolan J. R., Pelegri S., Rasoulzadegan F. Consumption of picoplankton-size particles by marine ciliates: Effects of physiological state of the ciliate and particle quality. *Limnology and Oceanography*, 1998, vol. 43, iss. 3, pp. 458–464. <https://doi.org/10.4319/lo.1998.43.3.0458>
  10. Cooper D. A., Corcoran P. L. Effects of mechanical and chemical processes on the degradation of plastic beach debris on the island of Kauai, Hawaii. *Marine Pollution Bulletin*, 2010, vol. 60, iss. 5, pp. 650–654. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2009.12.026>
  11. Cordova M. R., Purwiyanto A. I. S., Suteja Y. Abundance and characteristics of microplastics in the northern coastal waters of Surabaya, Indonesia. *Marine Pollution Bulletin*, 2019, vol. 142, pp. 183–188. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.03.040>
  12. Coutteau P. Micro-Algae. In: *Manual on the Production and Use of Live Food for Aquaculture* / P. Lavens, P. Sorgeloos (Eds). Rome : FAO, 1996, pp. 7–48. (FAO Fisheries Technical Paper ; no. 361).
  13. Desforges J. W., Galbraith M., Ross P. S. Ingestion of microplastics by zooplankton in the northeast Pacific Ocean. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 2015, vol. 69, iss. 3, pp. 320–330. <https://doi.org/10.1007/s00244-015-0172-5>
  14. Egbeocha C. O., Malek S., Emenike C. U., Milow P. Feasting on microplastics ingestion by and effects on marine organisms. *Aquatic Biology*, 2018, vol. 27, pp. 93–106. <https://doi.org/10.3354/ab00701>
  15. Fendall L. S., Sewell M. A. Contributing to marine pollution by washing your face: Microplastics in facial cleansers. *Marine Pollution Bulletin*, 2009, vol. 58, iss. 8, pp. 1225–1228. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2009.04.025>
  16. Flynn K. J., Davidson K., Cunningham A. Prey selection and rejection by a microflagellate; implications for the study and operation of microbial food webs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1996, vol. 196, iss. 1–2, pp. 357–372. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(95\)00140-9](https://doi.org/10.1016/0022-0981(95)00140-9)
  17. Frost B. W. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnology and Oceanography*, 1972, vol. 17, iss. 6, pp. 805–815. <https://doi.org/10.4319/lo.1972.17.6.0805>
  18. Hansen P. J. Quantitative importance and trophic role of heterotrophic dinoflagellates in a coastal pelagial food web. *Marine Ecology Progress Series*, 1991, vol. 73, no. 2/3, pp. 253–261. <http://doi.org/10.3354/meps073253>
  19. Hansen F. C., Witte H. J., Passarge J. Grazing in the heterotrophic dinoflagellate *Oxyrrhis marina*: Size selectivity and preference for calcified *Emiliania huxleyi* cells. *Aquatic Microbial Ecology*, 1996, vol. 10, iss. 3, pp. 307–313. <https://doi.org/10.3354/ame010307>
  20. Hammer A., Grüttner C., Schumann R. The effect of electrostatic charge of food particles on capture efficiency by *Oxyrrhis marina* Dujardin (Dinoflagellate). *Protist*, 1999, vol. 150, iss. 4, pp. 375–382. [https://doi.org/10.1016/s1434-4610\(99\)70039-8](https://doi.org/10.1016/s1434-4610(99)70039-8)
  21. Hartz A. J. *Investigating the Ecological Role of Cell Signaling in Free-living Marine Heterotrophic Protists*. PhD thesis / Oregon State University. Oregon, 2010, 182 p.
  22. Ivlev V. S. *Experimental Ecology of the Feeding of Fishes*. New Haven : Yale University Press, 1961, 302 p.
  23. Koelmans A. A. Modeling the role of microplastics in bioaccumulation of organic chemicals to marine aquatic organisms. A critical review. In: *Marine Anthropogenic Litter* / M. Bergmann,

- L. Gutow, M. Klages (Eds). Berlin : Springer, 2015, pp. 309–324. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-16510-3\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-319-16510-3_11)
24. Kwon B. G., Saïdo K., Koizumi K., Sato H., Ogawa N., Chung S. Y., Kusui T., Kōdera Y., Kogure K. Regional distribution of styrene analogues generated from polystyrene degradation along the coastlines of the North-East Pacific Ocean and Hawaii. *Environmental Pollution*, 2014, vol. 188, pp. 45–49. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2014.01.019>
  25. Lyakurwa D. J. Uptake and effects of microplastic particles in selected marine microalgae species; *Oxyrrhis marina* and *Rhodomonas baltica*. PhD thesis / Norwegian University of Science and Technology. Trondheim, 2017, 51 p.
  26. Martel C. M. Conceptual bases for prey biorecognition and feeding selectivity in the microplanktonic marine phagotroph *Oxyrrhis marina*. *Microbial Ecology*, 2009, vol. 57, iss. 4, pp. 589–597. <https://doi.org/10.1007/s00248-008-9421-8>
  27. McCormick A. R., Hoellein T. J., London M. G., Hittie J., Scott J. W., Kelly J. J. Microplastic in surface waters of urban rivers: Concentration, sources, and associated bacterial assemblages. *Ecosphere*, 2016, vol. 7, iss. 11, art. no. e01556 (22 p.). <https://doi.org/10.1002/ecs2.1556>
  28. Moore C. J. Synthetic polymers in the marine environment: A rapidly increasing, long-term threat. *Environmental Research*, 2008, vol. 108, iss. 2, pp. 131–139. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2008.07.025>
  29. Ogata Y., Takada H., Mizukawa K., Hirai H., Iwasa S., Endo S., Mato Y., Saha M., Okuda K., Nakashima A., Murakami M., Zurcher N., Booyatumanondo R., Zakaria M. P., Dung L. Q., Gordon M., Miguez C., Suzuki S., Moore Ch., Karapanagioti H. K., Weerts S., McClurg T., Burre E., Smith W., Van Velkenburg M., Lang J. S., Lang R. C., Laursen D., Danner B., Stewardson N., Thompson R. C. International Pellet Watch: Global monitoring of persistent organic pollutants (POPs) in coastal waters. 1. Initial phase data on PCBs, DDTs, and HCHs. *Marine Pollution Bulletin*, 2009, vol. 58, iss. 10, pp. 1437–1446. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2009.06.014>
  30. Ogonowski M., Schür C., Jarsén A., Gorokhova E. The effects of natural and anthropogenic microparticles on individual fitness in *Daphnia magna*. *PLoS One*, 2016, vol. 11, iss. 5, art. no. e0155063 (20 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155063>
  31. Procter J., Hopkins F. E., Fileman E. S., Lindéque P. K. Smells good enough to eat: Dimethyl sulfide (DMS) enhances copepod ingestion of microplastics. *Marine Pollution Bulletin*, 2019, vol. 138, pp. 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.11.014>
  32. Rehse S., Kloas W., Zarfl C. Short-term exposure with high concentrations of pristine microplastic particles leads to immobilisation of *Daphnia magna*. *Chemosphere*, 2016, vol. 153, pp. 91–99. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2016.02.133>
  33. Rillig M. C., Bonkowski M. Microplastic and soil protists: A call for research. *Environmental Pollution*, 2018, vol. 241, pp. 1128–1131. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.04.147>
  34. Roberts E. C., Wootton E. C., Davidson K., Jeong H. J., Lowe C. D., Montagnes D. J. Feeding in the dinoflagellate *Oxyrrhis marina*: Linking behaviour with mechanisms. *Journal of Plankton Research*, 2010, vol. 33, iss. 4, pp. 603–614. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq118>
  35. Støttrup J. G., Richardson K., Kirkegaard E., Pihl N. J. The cultivation of *Acartia tonsa* Dana for use as a live food source for marine fish larvae. *Aquaculture*, 1986, vol. 52, iss. 2, pp. 87–96. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(86\)90028-1](https://doi.org/10.1016/0044-8486(86)90028-1)
  36. Van Cauwenberghe L., Claessens M., Vandegheuchte M. B., Janssen C. R. Microplastics are taken up by mussels (*Mytilus edulis*) and lugworms (*Arenicola marina*) living in natural habitats. *Environmental Pollution*, 2015, vol. 199, pp. 10–17. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2015.01.008>
  37. Watts A. J. R., Lewis C., Goodhead R. M., Beckett S. J., Moger J., Tyler Ch. R., Galloway T. S. Uptake and retention of microplastics by the shore crab *Carcinus maenas*. *Environmental Science and Technology*, 2014, vol. 48, iss. 15, pp. 8823–8830. <https://doi.org/10.1021/es501090e>
  38. Wolfe G. V., Steinke M., Kirst G. O. Grazing-activated chemical defence in a unicellular marine alga. *Nature*, 1997, vol. 387, pp. 894–897. <https://doi.org/10.1038/43168>
  39. Wootton E., Zubkov M., Jones D., Jones R., Martel C., Thornton C., Roberts E. Biochemical prey recognition by planktonic protozoa.

- Environmental Microbiology*, 2007, vol. 9, iss. 1, pp. 216–222. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2006.01130.x>
40. Wright S. L., Thompson R. C., Galloway T. S. The physical impacts of microplastics on marine organisms: A review. *Environmental Pollution*, 2013, vol. 178, pp. 483–492. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2013.02.031>
41. Wu F., Wang Y., Leung J. Y. S., Huang W., Zeng J., Tang Y., Chen J., Shi A., Yu X., Xu X., Zhang H., Cao L. Accumulation of microplastics in typical commercial aquatic species: A case study at a productive aquaculture site in China. *Science of the Total Environment*, 2020, vol. 708, art. no. 135432 (11 p.). <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135432>

## INGESTION OF MICROPLASTICS BY THE HETEROTROPHIC DINOFLAGELLATE *OXYRRHIS MARINA*

T. V. Rauen, V. S. Mukhanov, and L. O. Aganesova

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation  
E-mail: [taschi@mail.ru](mailto:taschi@mail.ru)

Incorporation of microplastics (MP) into the microbial food web and its further transport to higher trophic levels have been hitherto poorly studied. In this work, the patterns of MP ingestion by the unicellular heterotrophic dinoflagellate *Oxyrrhis marina* (OXY) were analyzed. The prymnesiophycean *Isochrysis galbana* (ISO), 5.6- $\mu\text{m}$  polystyrene microspheres (MS), and their mixture (ISO-MS) were used as food objects for *O. marina*. Dynamics of the abundance of microorganisms and microspheres was investigated using a flow cytometer. As shown, the heterotroph *O. marina* ingested MP even in the presence of its natural prey (microalgae), and feeding on MP did not result in a decrease in the dinoflagellate abundance. The grazing rates of “preys” in the OXY-ISO-MS mixture were  $(0.21 \pm 0.01) \text{ MS}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$  ( $\pm$  standard deviation) and  $(0.38 \pm 0.01) \text{ ISO}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ . These rates were significantly lower than in the mono-diet experiments – with OXY-ISO [ $(1.93 \pm 0.68) \text{ ISO}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ] and OXY-MS [ $(0.45 \pm 0.04) \text{ MS}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ]. Thus, the expansion of the range of food objects led to a decrease in the grazing rate. In the mono-diet experiments, the clearance rates were  $(0.12 \pm 0.04)$  and  $(0.19 \pm 0.06) \mu\text{L}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$  for OXY-ISO and OXY-MS, respectively; thereby, *O. marina* spent less time on capturing ISO cells than on capturing MS. The same pattern was observed in the experiments with the OXY-ISO-MS mixture: the clearance rate for microalgae [ $(0.17 \pm 0.02) \mu\text{L}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ] was slightly lower than that for MS [ $(0.19 \pm 0.003) \mu\text{L}\cdot\text{cell}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ]. Since *O. marina* re-consumed MS even in the presence of its natural food object (*I. galbana*), no trophic adaptation of the dinoflagellate to MS occurred. No selective grazing of *O. marina* for any “prey” was revealed, either ISO or MS. The obtained results indicate the possibility (and high probability) of the incorporation of MP into the microbial food web and the significant role of unicellular organisms in the transport of MP to higher trophic levels.

**Keywords:** microplastics, ingestion, microspheres, microalgae, persistent organic pollutants, trophic transport, *Oxyrrhis marina*, *Isochrysis galbana*

УДК 594.124(265.54.04)

**ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ  
*CRENOMYTILUS GRAYANUS* И *MODIOLUS KURILENSIS* (BIVALVIA, MYTILIDAE)  
В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)**

© 2023 г. Л. Г. Седова, Д. А. Соколенко

Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»), Владивосток, Российская Федерация  
E-mail: [ludmila.sedova@tinro-center.ru](mailto:ludmila.sedova@tinro-center.ru)

Поступила в редакцию 14.10.2021; после доработки 24.03.2022;  
принята к публикации 20.10.2022; опубликована онлайн 14.03.2023.

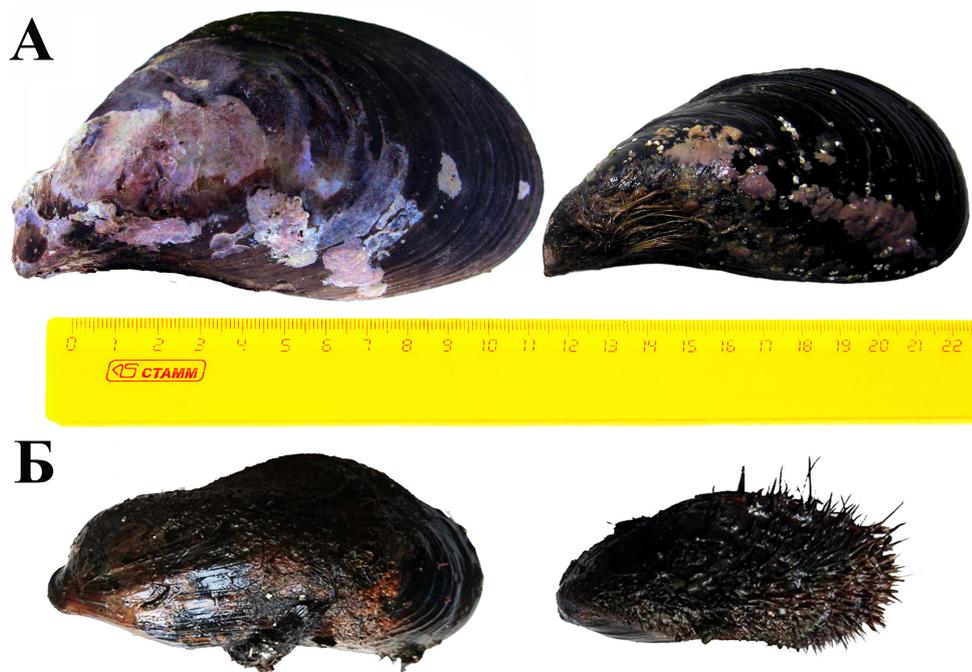
Двустворчатые моллюски семейства Mytilidae — мидия Грея *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) и модиолус курильский *Modiolus kurilensis* Bernard, 1983 — тихоокеанские, приазиатские виды, массовые представители эпифауны верхней сублиторали прибрежных вод залива Петра Великого Японского моря. Мидия Грея является традиционным, а модиолус — перспективным объектом промысла; оба вида имеют значительные ресурсы. Цель работы — выполнить сравнительный анализ пространственного распределения и обилия *C. grayanus* и *M. kurilensis* на разных типах грунта и глубинах обитания в заливе Петра Великого. Исследования проводили в 2007–2019 гг. с использованием стандартных водолазных гидробиологических методов на глубинах до 20 м. Выполнено 5911 станций; на 1635 из них обнаружены митилиды. У митилид определяли прижизненную массу каждой особи и среднюю биомассу. Ландшафтное разнообразие дна залива Петра Великого обуславливает почти повсеместное распространение *C. grayanus* и *M. kurilensis*, что отражает хорошую адаптацию моллюсков к условиям, характерным для этой части их ареала. Моновидовые друзы *C. grayanus* преобладали как на твёрдых, так и на мягких субстратах (78,6 и 38,2 % от общего количества станций с митилидами соответственно), а смешанные друзы обоих видов — на мягких грунтах (38,3 %). Моновидовые друзы *M. kurilensis* на мягких субстратах встречались чаще (23,5 %), чем на твёрдых (8,1 %). В заливе Петра Великого средняя биомасса *C. grayanus* на твёрдых грунтах составляла  $(728 \pm 47)$  г·м<sup>-2</sup>, варьируя от 524 г·м<sup>-2</sup> (Амурский залив) до 922 г·м<sup>-2</sup> (восточная часть залива Петра Великого); на мягких грунтах —  $(491 \pm 51)$  г·м<sup>-2</sup>, изменяясь от 228 г·м<sup>-2</sup> (Уссурийский залив) до 829 г·м<sup>-2</sup> (Амурский залив), за исключением юго-западной части залива Петра Великого и бухты Бойсмана, где значение было ниже 50 г·м<sup>-2</sup>. Средняя биомасса *M. kurilensis* на твёрдых грунтах составляла  $(370 \pm 74)$  г·м<sup>-2</sup>, варьируя от 18 г·м<sup>-2</sup> (бухта Баклан) до 656 г·м<sup>-2</sup> (акватории архипелага Императрицы Евгении); на мягких грунтах —  $(335 \pm 37)$  г·м<sup>-2</sup>, изменяясь от 77 г·м<sup>-2</sup> (юго-западная часть залива Петра Великого) до 456 г·м<sup>-2</sup> (Амурский залив), за исключением бухт Бойсмана и Баклан, где вид встречался единично. В заливе Петра Великого максимальные значения средней биомассы обоих видов отмечены на глубинах 1–10 м (*C. grayanus* — 664–805 г·м<sup>-2</sup>, *M. kurilensis* — 347–485 г·м<sup>-2</sup>); с возрастанием глубины их обилие снижалось. Значения средней биомассы *C. grayanus*, обитающей на глубинах от 10 до 20 м на твёрдых субстратах, также достаточно высоки — 431–507 г·м<sup>-2</sup>. На мягких грунтах с изменением глубины от 10–15 до 15–20 м её средняя биомасса уменьшалась от  $(204 \pm 33)$  до  $(27 \pm 11)$  г·м<sup>-2</sup>. Средняя биомасса *M. kurilensis* на глубинах 10–15 м составляла 121–194 г·м<sup>-2</sup>, а на глубинах 15–20 м — 11–60 г·м<sup>-2</sup> на обоих типах грунта.

**Ключевые слова:** митилиды, Mytilidae, мидия Грея, *Crenomytilus grayanus*, модиолус курильский, *Modiolus kurilensis*, биомасса, распределение, грунт, глубина обитания, залив Петра Великого, Японское море

Двустворчатые моллюски семейства Mytilidae — мидия Грея *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) и модиолус курильский *Modiolus kurilensis* Bernard, 1983 — тихоокеанские, приазиатские виды, массовые представители эпифауны верхней сублиторали прибрежных вод залива Петра Великого (далее — ЗПВ) Японского моря. *C. grayanus* является низкобореальным видом, заходящим в субтропические воды, а *M. kurilensis* — субтропическо-бореальным [Голиков, Скарлато, 1967; Скарлато, 1981]. Низкобореальные виды, как правило, населяют заливы и открытые участки шельфа, а тепловодные (субтропические) виды предпочитают наиболее прогреваемые участки заливов и бухт. Сосуществование *C. grayanus* и *M. kurilensis* в ЗПВ обусловлено его расположением на стыке двух климатических зон: здесь встречаются воды холодного Приморского течения, оказывающего основное влияние на данный район, и тёплого Восточно-Корейского [Зуенко, 2008]. Воды ЗПВ зимой имеют характеристики арктических, а летом — субтропических [Мануйлов, 1990].

У берегов Приморского края мидия Грея является традиционным [Разин, 1934; Седова, 2020], а модиолус — перспективным объектом промысла. Ресурсы этих видов в ЗПВ значительны: *C. grayanus* — 54,8 тыс. т, *M. kurilensis* — 27,1 тыс. т [Седова, Соколенко, 2019, 2021a]. В настоящее время данные виды при ведении промысла мидии Грея часто не разделяют, так как визуально их раковины и размеры сходны, как и вкусовые качества. Однако отличия имеются (рис. 1).

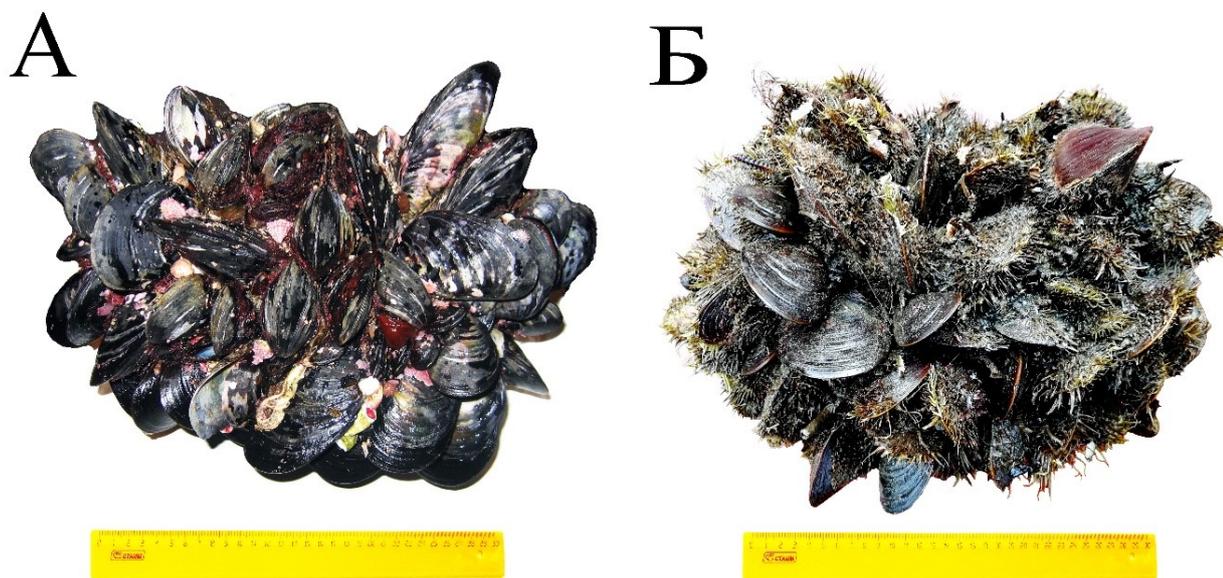
У *C. grayanus* верхний край раковины дугообразный, а нижний обычно вогнут, макушка оттянута вниз, поверхность раковины гладкая; у *M. kurilensis* передняя часть раковины выступает впереди макушек, створки покрыты чёрно-коричневым периостракумом, щетинкообразные выросты которого являются длинными и густыми, что более выражено у молодых особей [Волова, Скарлато, 1980]. При одной и той же длине у *C. grayanus* раковина более массивная.



**Рис. 1.** *Crenomytilus grayanus* (А) и *Modiolus kurilensis* (Б)

**Fig. 1.** *Crenomytilus grayanus* (A) and *Modiolus kurilensis* (B)

Митилиды редко встречаются одиночными особями, чаще формируют друзы (рис. 2), состоящие из скреплённых биссусными нитями моллюсков (количество особей может достигать десятков или даже сотен). Иногда друзы образуют «щётки» значительной протяжённости или «банки».



**Рис. 2.** Друзы *Crenomytilus grayanus* (А) и *Modiolus kurilensis* (Б)

**Fig. 2.** Aggregations (druses) of *Crenomytilus grayanus* (А) and *Modiolus kurilensis* (Б)

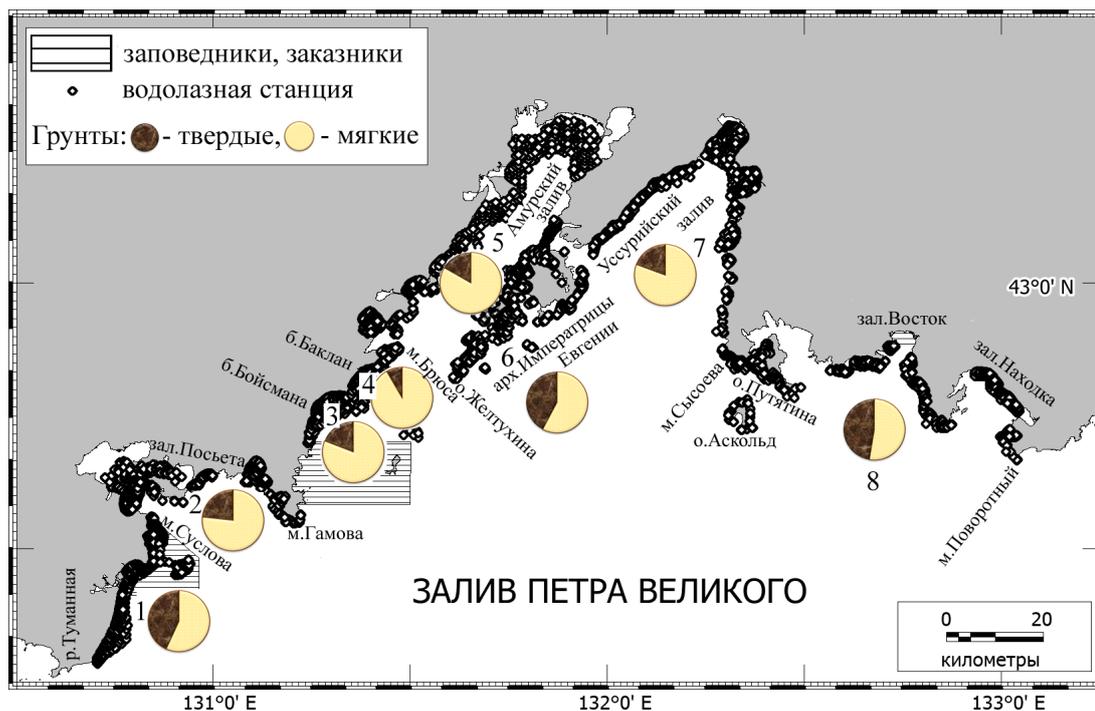
Распределение *C. grayanus* и *M. kurilensis* в ЗПВ зависит как от разнообразия грунтов в прибрежной зоне, так и от гидрологических условий [Мануйлов, 1990; Преображенский и др., 2000; Разин, 1934; Скарлато, 1981]. Существенным фактором, определяющим состав донных отложений, является изолированность акваторий, которая объясняется сильной изрезанностью береговой линии ЗПВ вторичными заливами и бухтами, а также прилегающими многочисленными островами. Из-за своей разной способности к заселению твёрдых и мягких субстратов *C. grayanus* и *M. kurilensis* обычно занимают различные биотопы, однако могут создавать моновидовые и смешанные поселения на разных типах грунта [Кутищев, Гоголев, 1983; Селин, 2018а; Селин, Вехова, 2002; Седова, Соколенко, 2018а, б, с, 2020а, б, 2021b]. В опубликованных работах поселения митилид были рассмотрены только на отдельных участках ЗПВ. В настоящее время нет полного представления о распределении *C. grayanus* и *M. kurilensis* в ЗПВ в зависимости от типа грунта и глубин обитания, однако это имеет важное практическое значение для организации рационального промысла и для планирования мероприятий по сохранению ресурсов митилид.

Цель данной работы — провести сравнительный анализ пространственного распределения и обилия *C. grayanus* и *M. kurilensis* на разных типах грунта и глубинах обитания в заливе Петра Великого.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены результаты регулярных научных исследований, проводимых на НИС «Убеждённый» Базы исследовательского флота ТИНРО в августе — октябре 2007–2019 гг. на разных участках ЗПВ водолажным способом. Поселения митилид, ведущих прикрепленный образ жизни, в течение длительного времени сохраняют свою пространственную структуру и численность при отсутствии неблагоприятных абиотических условий, антропогенного воздействия и интенсивного промысла [Седова, Соколенко, 2019].

Залив условно был поделён на участки: 1 — юго-западная часть ЗПВ (от устья реки Туманная до мыса Суслова); 2 — залив Посьета (от мыса Суслова до мыса Гамова); 3 — бухта Бойсмана; 4 — бухта Баклан; 5 — Амурский залив (южная граница — линия, соединяющая мыс Брюса с островом Желтухина); 6 — акватории архипелага Императрицы Евгении (острова Русский, Шкота, Попова, Рейнеке, Рикорда и прилегающие мелкие острова); 7 — Уссурийский залив (южная граница — линия, соединяющая южные оконечности островов Желтухина и Аскольд); 8 — восточная часть ЗПВ (от мыса Сыроева до мыса Поворотный, включая акватории островов Путятина и Аскольд) [Люция северо-западного берега Японского моря, 1984] (рис. 3).



**Рис. 3.** Карта-схема района исследований и сбора материала; соотношение твёрдых и мягких грунтов на отдельных участках залива Петра Великого (Японское море)

**Fig. 3.** Map of the research and sampling area; ratio of hard and soft bottom sediments in Peter the Great Bay (the Sea of Japan)

Для получения данных о пространственном распределении и обилии моллюсков использовали стандартные водолазные гидробиологические методы. В зависимости от орoграфии и характера донных ландшафтов расстояние между станциями на перпендикулярных берегу разрезах составляло 100–500 м [Седова, Соколенко, 2019]. На обширных участках относительно ровного дна котловин заливов и бухт применяли регулярную сетку станций. Учитывая это и принимая в расчёт площади исследуемых участков на глубинах от 1 до 20 м, на них выполнили разное число станций (табл. 1). Всего проанализированы данные с 5911 станций, расположенных вдоль всего побережья ЗПВ, за исключением запретных для плавания районов (рис. 3).

На участках с плотным поселением моллюсков водолаз производил отбор проб с помощью мерной рамки с одного кв. м (в трёх повторностях). В разреженных поселениях использовали метод трансект, осуществляя подсчёт и периодический отбор проб животных в зоне видимости на определённом участке дна. Тип грунта оценивали визуально. Песчаные, илисто-песчаные и илистые субстраты относили к мягким грунтам; скалы, глыбы, валуны, камни и гальку — к твёрдым. Из выполненных станций 1708 пришлось на твёрдые грунты, 4203 — на мягкие (табл. 1).

**Таблица 1.** Объём выполненных учётных станций и биомасса митилид в заливе Петра Великого (2007–2019)**Table 1.** Number of stations surveyed and Mytilidae biomass in Peter the Great Bay (2007–2019)

Район исследований	Площадь, км <sup>2</sup>	Количество станций, в скобках — процент от учётных станций				Средняя биомасса митилид ± ошибка средней, в скобках — стандартное отклонение, под чертой — диапазон значений, г·м <sup>-2</sup>	
		учётных	на твёрдых грунтах	на мягких грунтах	на которых обнаружены митилиды	<i>C. grayanus</i>	<i>M. kurilensis</i>
<b>Залив Петра Великого</b>	1005,8	5911	1708 (28,9 %)	4203 (71,1 %)	1635 (27,7 %)	<u>645 ± 36 (1333)</u> 0,1–14120	<u>347 ± 35 (869)</u> 0,1–8512
1. Юго-западная часть ЗПВ	70,2	475	205 (43,2 %)	270 (56,8 %)	133 (28,0 %)	<u>628 ± 141 (1519)</u> 3,5–14120	<u>84 ± 20 (71)</u> 1,2–242
2. Залив Посьета	129,2	1164	271 (23,3 %)	893 (76,7 %)	352 (30,2 %)	<u>563 ± 59 (1017)</u> 0,3–6000	<u>252 ± 57 (729)</u> 0,5–6000
3. Бухта Бойсмана	41,1	440	84 (19,1 %)	356 (80,9 %)	67 (15,2 %)	<u>593 ± 129 (954)</u> 0,6–4555	<u>46 ± 39 (153)</u> 0,4–600
4. Бухта Баклан	40,9	240	20 (8,3 %)	220 (91,7 %)	27 (11,2 %)	<u>660 ± 156 (767)</u> 1–2600	<u>14 ± 11 (41)</u> 0,5–150
5. Амурский залив	348,7	934	156 (16,7 %)	778 (83,3 %)	194 (20,8 %)	<u>671 ± 122 (1508)</u> 0,1–9610	<u>350 ± 118 (1062)</u> 0,1–8000
6. Акватории архипелага Императрицы Евгении	109,9	1043	441 (42,3 %)	602 (57,7 %)	504 (48,3 %)	<u>597 ± 61 (1272)</u> 0,2–11180	<u>493 ± 67 (1023)</u> 0,3–8512
7. Уссурийский залив	168,1	837	162 (19,4 %)	675 (80,6 %)	156 (18,6 %)	<u>739 ± 111 (1356)</u> 0,1–9500	<u>344 ± 100 (560)</u> 0,2–2360
8. Восточная часть ЗПВ	97,7	778	369 (47,4 %)	409 (52,6 %)	202 (26,0 %)	<u>832 ± 135 (1754)</u> 0,1–11448	<u>228 ± 71 (533)</u> 0,1–3018

Всех добытых гидробионтов поднимали на борт судна, друзья разбирали, устанавливали видовой состав моллюсков, у митилид определяли прижизненную массу каждой особи. Среднюю биомассу митилид определяли с учётом станций, где они были найдены (табл. 1). После этого моллюсков в живом виде отпускали в места изъятия. *C. grayanus* и *M. kurilensis* были обнаружены на 1635 станциях (табл. 1).

Для подготовки картографических материалов применяли ГИС MapInfo Pro (<https://mapinfo.ru/product/mapinfo-professional>). Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием программ Microsoft Excel и Statistica (<http://statsoft.ru/>) (определяли средние значения показателей, стандартное отклонение и ошибку среднего при 5%-ном уровне значимости). Соотношения биомасс митилид оценивали *t*-критерием для двух независимых выборок. Для сравнения биомасс *C. grayanus* и *M. kurilensis*, обитающих в разных условиях, использовали критерий Манна — Уитни (непараметрический аналог *t*-критерия для независимых выборок) [Боровиков, 2003]. Нулевую гипотезу отвергали при 5%-ном уровне значимости ( $p \leq 0,05$ ).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Пространственное распределение *C. grayanus* и *M. kurilensis* в зависимости от типа грунта.** ЗПВ простирается от устья реки Туманная на западе до мыса Поворотный на востоке в северо-западной части Японского моря [Люция северо-западного берега Японского моря, 1984] (рис. 3). Грунты в заливе весьма разнообразны. Скалы, глыбы и валуны обычны у крутых берегов и мысов бухт на глубинах до 10–14 м; с увеличением глубины они сменяются на гальку, песок, песчано-илистый либо илистый субстрат. В вершинах бухт преобладают мягкие грунты — песок, илистый песок, ил. Более подробное описание состава грунтов для каждого из выделенных участков ЗПВ приведено в наших предыдущих работах [Седова, Соколенко, 2018a, b, c, 2020a, b, 2021b]. По всему ЗПВ на глубинах до 20 м отмечено преобладание мягких грунтов, на которые пришлось 71,1 % выполненных станций (соответственно, на твёрдые грунты — 28,9 %) (табл. 1). Для отдельных участков ЗПВ это соотношение имело разные значения. Твёрдые грунты наиболее представлены (42,3–47,4 %) в юго-западной и восточной частях ЗПВ, в акваториях архипелага Императрицы Евгении (табл. 1, рис. 3).

На остальных участках количество станций, пришедшихся на твёрдые грунты, варьировало от 8,3 % (бухта Баклан) до 23,3 % (залив Посьета). Митилиды были обнаружены на 27,7 % от всех выполненных учётных станций (табл. 1). Встречались как моновидовые, так и смешанные друзья моллюсков.

На разных участках ЗПВ на твёрдых субстратах (скалах, глыбах, валунах, камнях и гальке) моновидовые друзья мидии Грея составляли 47,4–90,7 %, модиолуса — 2,7–13,7 % (за исключением бухты Баклан), смешанные друзья — 1,7–18,6 %, а в бухте Баклан — 52,6 % (табл. 2). Встречаемость моновидовых друзей мидии Грея на мягких грунтах составляла 25,0–73,1 %, модиолуса — 9,7–50,0 %, смешанных друзей — 7,7–48,7 %. На обоих типах грунта моновидовые друзья мидии Грея доминировали в юго-западной части ЗПВ, в Амурском и Уссурийском заливах, а модиолуса — на мягких грунтах в бухте Бойсмана и в восточной части ЗПВ (табл. 2). Смешанные друзья преобладали на мягких грунтах в заливе Посьета и в акваториях архипелага Императрицы Евгении и на твёрдых субстратах в бухте Баклан.

В целом по ЗПВ (рис. 4) преобладание моновидовых друзей мидии Грея отмечено на 783 станциях (79 % от общего числа станций с митилидами) на предпочтительных для вида твёрдых субстратах, а смешанных друзей обоих видов — на мягких грунтах; эти отличия статистически значимы ( $p = 0,001$  и  $p = 0,002$  соответственно). Существенных различий в распределении *M. kurilensis* на твёрдых и мягких грунтах не выявлено ( $p = 0,341$ ).

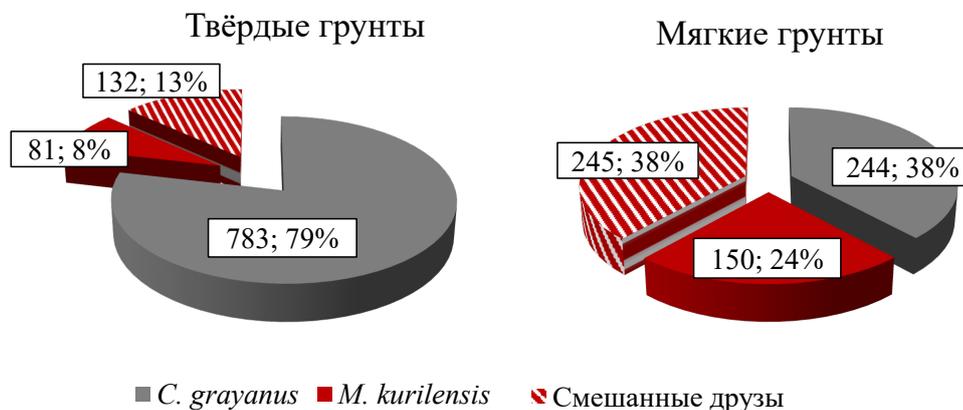
**Таблица 2.** Соотношение станций с моновидовыми и смешанными друзами митилид и биомасса *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus kurilensis* на твёрдых и мягких грунтах в заливе Петра Великого

**Table 2.** Ratio of stations with monospecific and mixed aggregations of Mytilidae and biomass values for *Crenomytilus grayanus* and *Modiolus kurilensis* on hard and soft bottom sediments in Peter the Great Bay

Район исследований	Количество станций, в скобках — процент от общего количества станций с митилидами			Средняя биомасса митилид ± ошибка средней, в скобках — стандартное отклонение, под чер- той — диапазон значений, г·м <sup>-2</sup>	
	<i>C. grayanus</i>	<i>M. kurilensis</i>	<i>C. grayanus</i> + <i>M. kurilensis</i>	<i>C. grayanus</i>	<i>M. kurilensis</i>
<b>Твёрдые грунты</b>					
1. Юго-западная часть ЗПВ	97 (90,7 %)	7 (6,5 %)	3 (2,8 %)	<u>743 ± 166 (1637)</u> 4–14120	<u>88 ± 21 (56)</u> 1–121
2. Залив Посъета	133 (76,0 %)	18 (10,3 %)	24 (13,7 %)	<u>731 ± 87 (1085)</u> 0,1–6000	<u>393 ± 185 (1197)</u> 1–6000
3. Бухта Бойсмана	50 (84,7 %)	8 (13,6 %)	1 (1,7 %)	<u>639 ± 137 (976)</u> 1–4555	<u>77 ± 65 (196)</u> 0,1–600
4. Бухта Баклан	9 (47,4 %)	0	10 (52,6 %)	<u>743 ± 196 (832)</u> 1–2600	<u>18 ± 15 (46)</u> 1–150
5. Амурский залив	70 (73,7 %)	13 (13,7 %)	12 (12,6 %)	<u>524 ± 147 (1309)</u> 0,1–9610	<u>115 ± 30 (148)</u> 0,1–580
6. Акватории архипелага Императрицы Евгении	202 (73,7 %)	21 (7,7 %)	51 (18,6 %)	<u>614 ± 84 (1336)</u> 0,1–11180	<u>656 ± 177 (1498)</u> 0,1–8512
7. Уссурийский залив	97 (84,3 %)	3 (2,7 %)	15 (13,0 %)	<u>907 ± 140 (1477)</u> 1–9500	<u>362 ± 119 (506)</u> 0,1–1940
8. Восточная часть ЗПВ	125 (85,2 %)	11 (7,2 %)	16 (10,6 %)	<u>922 ± 158 (1874)</u> 0,1–11448	<u>113 ± 77 (402)</u> 0,1–2068
<b>Мягкие грунты</b>					
1. Юго-западная часть ЗПВ	19 (73,1 %)	5 (19,2 %)	2 (7,7 %)	<u>41 ± 20 (86)</u> 4–353	<u>77 ± 43 (95)</u> 12–242
2. Залив Посъета	57 (32,2 %)	38 (21,5 %)	82 (46,3 %)	<u>374 ± 76 (901)</u> 0,1–5040	<u>203 ± 42 (464)</u> 1–3110
3. Бухта Бойсмана	2 (25,0 %)	4 (50,0 %)	2 (25,0 %)	<u>3,3 ± 1,1 (2,1)</u> 1–5	<u>1,3 ± 0,2 (0,4)</u> 1–2
4. Бухта Баклан	5 (62,5 %)	2 (25,0 %)	1 (12,5 %)	<u>411 ± 204 (500)</u> 2–1199	<u>1,8 ± 0,6 (1,1)</u> 1–3
5. Амурский залив	43 (43,4 %)	26 (26,3 %)	30 (30,3 %)	<u>829 ± 198 (1692)</u> 0,1–8000	<u>456 ± 169 (1263)</u> 1–8000
6. Акватории архипелага Императрицы Евгении	69 (30,0 %)	49 (21,3 %)	112 (48,7 %)	<u>575 ± 88 (1180)</u> 0,1–7252	<u>420 ± 56 (710)</u> 0,1–3762
7. Уссурийский залив	28 (68,3 %)	4 (9,7 %)	9 (22,0 %)	<u>228 ± 114 (692)</u> 0,1–3870	<u>320 ± 180 (649)</u> 1–2360
8. Восточная часть ЗПВ	21 (42,0 %)	22 (44,0 %)	7 (14,0 %)	<u>379 ± 155 (823)</u> 2–3843	<u>334 ± 115 (620)</u> 1–3018

Биомассы *C. grayanus* и *M. kurilensis* на отдельных участках ЗПВ, как и соотношение твёрдых и мягких грунтов на этих участках, различны (рис. 3, табл. 1, 2). Среднее значение биомассы *C. grayanus* на твёрдых грунтах варьирует от 524 г·м<sup>-2</sup> в Амурском заливе до 922 г·м<sup>-2</sup> в восточной части ЗПВ (табл. 2). На мягких грунтах наиболее высокое значение средней биомассы *C. grayanus* зафиксировано в Амурском заливе (829 г·м<sup>-2</sup>), самое низкое (менее 50 г·м<sup>-2</sup>) — в бухте Бойсмана и в юго-западной части ЗПВ. Среднее значение биомассы *M. kurilensis* на твёрдых грунтах варьировало от 18 г·м<sup>-2</sup> (бухта Баклан) до 656 г·м<sup>-2</sup> (акватории архипелага Императрицы Евгении),

а на мягких — от 77 г·м<sup>-2</sup> (юго-западная часть ЗПВ) до 456 г·м<sup>-2</sup> (Амурский залив), за исключением открытых бухт Бойсмана и Баклан, где вид встречался единично (табл. 2). В заливах Посъета, Амурском и Уссурийском, в акваториях архипелага Императрицы Евгении и в восточной части ЗПВ средние значения биомассы каждого из двух видов составляли более 100 г·м<sup>-2</sup> как на твёрдых, так и на мягких субстратах.



**Рис. 4.** Соотношение моновидовых и смешанных друз *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus kurilensis* на твёрдых и мягких грунтах в заливе Петра Великого (количество станций; процент от общего количества станций с митилидами)

**Fig. 4.** Ratio of monospecific and mixed aggregations of *Crenomytilus grayanus* and *Modiolus kurilensis* on hard and soft bottom sediments in Peter the Great Bay (number of stations; percentage of total stations with Mytilidae)

В ЗПВ средние значения биомассы *C. grayanus* и *M. kurilensis* статистически существенно различались ( $p = 0,0004$ ), составляя 645 и 347 г·м<sup>-2</sup> соответственно (табл. 1). Сравнение значений биомассы видов по отдельности на твёрдых и мягких грунтах также продемонстрировало существенные различия ( $p = 0,001$  и  $p = 0,019$  соответственно). Показатели средних значений биомассы *C. grayanus*, обитающей на твёрдых и мягких субстратах, достоверно отличались ( $p = 0,001$ ), составляя 728 и 491 г·м<sup>-2</sup> соответственно, в то время как между значениями для *M. kurilensis* (370 и 335 г·м<sup>-2</sup>) различий не выявлено ( $p = 0,643$ ) (табл. 3).

**Таблица 3.** Средняя биомасса митилид на твёрдых и мягких грунтах в заливе Петра Великого, г·м<sup>-2</sup>

**Table 3.** Mean Mytilidae biomass on hard and soft bottom sediments in Peter the Great Bay, g·m<sup>-2</sup>

Грунты	<i>C. grayanus</i>			<i>M. kurilensis</i>		
	Средняя биомасса ± ошибка средней	Стандартное отклонение	Диапазон значений	Средняя биомасса ± ошибка средней	Стандартное отклонение	Диапазон значений
Твёрдые	728 ± 47	1422	0,1–14120	370 ± 74	1070	0,1–8512
Мягкие	491 ± 51	1134	0,1–8000	335 ± 37	741	0,1–8000

**Вертикальное распределение.** На твёрдых грунтах в юго-западной части ЗПВ, заливе Посъета и бухте Бойсмана более высокие значения средней биомассы *C. grayanus* отмечены на глубинах 1–14,9 м, в бухте Баклан — на 1–20 м, в акваториях архипелага Императрицы Евгении и в восточной части ЗПВ — на 1–9,9 и 15–20 м, в Уссурийском заливе — на 1–9,9 м (табл. 4). На мягких грунтах в юго-западной части ЗПВ, бухтах Бойсмана и Баклан на глубинах до 5 м

*C. grayanus* не встречалась, а в Уссурийском заливе и в восточной части ЗПВ она имела низкую биомассу. Более высокие значения отмечены на глубинах 1–9,9 м в заливах Посъета и Амурском и в акваториях архипелага Императрицы Евгении, а также на глубинах 5–9,9 м в бухте Баклан и в восточной части ЗПВ (табл. 4). Поселения *M. kurilensis* с биомассой более 300 г·м<sup>-2</sup> выявлены на твёрдых грунтах на глубинах до 10 м в заливе Посъета и в акваториях архипелага Императрицы Евгении и на глубинах 10–14,9 м в бухте Бойсмана, а на мягких субстратах — на глубинах 5–9,9 м в Амурском заливе и в восточной части ЗПВ и на глубинах 1–10 м в акваториях архипелага Императрицы Евгении (табл. 5).

**Таблица 4.** Распределение средней биомассы *Crenomytilus grayanus* на твёрдых и мягких грунтах в зависимости от глубины обитания в заливе Петра Великого, г·м<sup>-2</sup>

**Table 4.** Distribution of mean biomass of *Crenomytilus grayanus* on hard and soft bottom sediments depending on the habitat depth in Peter the Great Bay, g·m<sup>-2</sup>

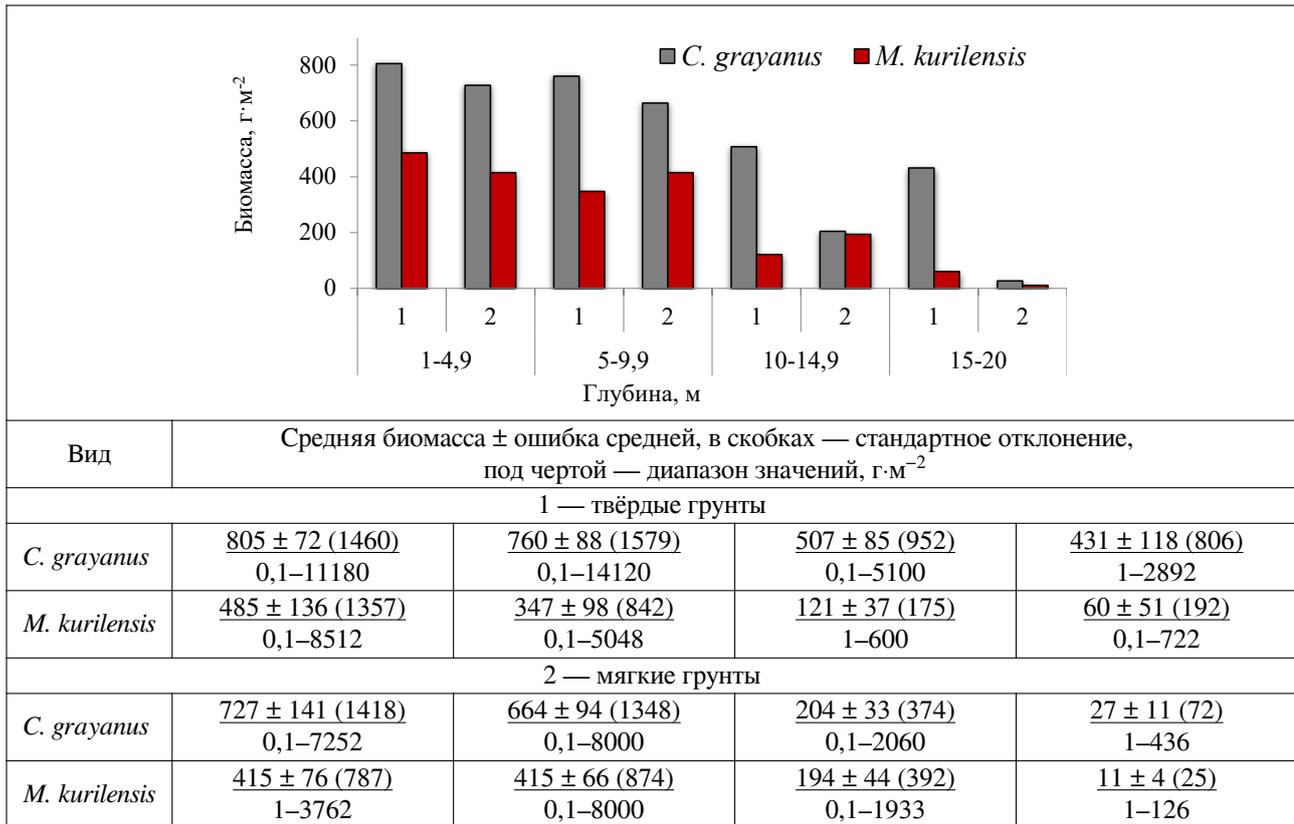
Участок \ Глубина	1–4,9 м	5–9,9 м	10–14,9 м	15–20 м
	Средняя биомасса ± ошибка средней, в скобках — стандартное отклонение, под чертой — диапазон значений			
Твёрдые грунты				
1. Юго-западная часть ЗПВ	<u>767 ± 161 (992)</u> 4–3530	<u>791 ± 394 (2367)</u> 4–14120	<u>800 ± 302 (1209)</u> 4–3883	<u>239 ± 155 (409)</u> 4–1059
2. Залив Посъета	<u>610 ± 104 (849)</u> 0,3–3900	<u>856 ± 168 (1232)</u> 0,3–6000	<u>930 ± 278 (1390)</u> 1–5100	<u>395 ± 220 (731)</u> 1–2500
3. Бухта Бойсмана	<u>480 ± 191 (787)</u> 1–2615	<u>862 ± 259 (1217)</u> 1–4555	<u>545 ± 216 (683)</u> 1–2070	<u>3 ± 2 (3)</u> 1–5
4. Бухта Баклан	<u>592 ± 405 (993)</u> 1–2592	<u>613 ± 124 (351)</u> 190–1098	<u>977 ± 813 (1408)</u> 80–2600	1000
5. Амурский залив	<u>639 ± 234 (1533)</u> 0,2–9610	<u>418 ± 177 (1019)</u> 0,7–5760	<u>58 ± 46 (80)</u> 3,4–150	0
6. Акватории архипелага Императрицы Евгении	<u>858 ± 158 (1661)</u> 1–11180	<u>483 ± 119 (1109)</u> 1–7854	<u>278 ± 103 (654)</u> 0,4–2882	<u>479 ± 241 (965)</u> 2–2892
7. Уссурийский залив	<u>506 ± 210 (1092)</u> 0,6–5325	<u>994 ± 326 (1459)</u> 1–5000	<u>325 ± 169 (478)</u> 1–1320	<u>282 ± 278 (393)</u> 3–560
8. Восточная часть ЗПВ	<u>964 ± 225 (1770)</u> 0,1–9562	<u>1162 ± 310 (2280)</u> 1–11448	<u>200 ± 138 (572)</u> 0,1–2336	<u>502 ± 333 (941)</u> 1,2–2450
Мягкие грунты				
1. Юго-западная часть ЗПВ	0	<u>107 ± 82 (165)</u> 4–353	4	<u>34 ± 17 (55)</u> 4–177
2. Залив Посъета	<u>555 ± 208 (1247)</u> 0,3–5040	<u>392 ± 119 (916)</u> 0,3–5000	<u>248 ± 71 (421)</u> 0,7–1582	<u>29 ± 20 (61)</u> 0,6–189
3. Бухта Бойсмана	0	0,6	2,5	5
4. Бухта Баклан	0	<u>493 ± 296 (591)</u> 2–1199	<u>247 ± 245 (347)</u> 2–492	0
5. Амурский залив	<u>693 ± 305 (1139)</u> 0,9–4000	<u>1045 ± 302 (2026)</u> 0,9–8000	<u>290 ± 115 (414)</u> 0,1–1200	80
6. Акватории архипелага Императрицы Евгении	<u>1012 ± 280 (1731)</u> 1–7252	<u>736 ± 147 (1246)</u> 0,2–7200	<u>218 ± 57 (408)</u> 0,2–2060	<u>32 ± 25 (104)</u> 0,5–436
7. Уссурийский залив	<u>77 ± 63 (166)</u> 0,2–450	<u>221 ± 146 (506)</u> 0,1–1800	<u>8 ± 3 (8)</u> 1,5–22	<u>0,8 ± 0,3 (0,4)</u> 0,5–1,1
8. Восточная часть ЗПВ	<u>13 ± 10 (14)</u> 3–22	<u>1030 ± 475 (1344)</u> 2–3842	<u>194 ± 74 (257)</u> 3–744	<u>3 ± 0,4 (0,9)</u> 1,6–3,7

Рассматривая весь ЗПВ, можно отметить, что поселения с наибольшей биомассой *C. grayanus* образует на глубинах от 1 до 20 м на твёрдых грунтах (средняя биомасса — 431–805 г·м<sup>-2</sup>) и до 10 м на мягких (рис. 5). При этом средние значения биомассы на глубинах 1–4,9 и 5–9,9 м достоверно не отличались для *C. grayanus*, обитающей на обоих типа грунта ( $p = 0,495$  и  $p = 0,425$  соответственно). Существенных различий между этими показателями (рис. 5) не обнаружено и у моллюсков, обитающих на твёрдых грунтах на глубинах 10–14,9 и 15–20 м ( $p = 0,920$ ). Между тем средние значения биомассы *C. grayanus* для моллюсков, обитающих на тех же глубинах на мягких грунтах, достоверно отличались ( $p = 0,0002$ ).

**Таблица 5.** Распределение средней биомассы *Modiolus kurilensis* на твёрдых и мягких грунтах в зависимости от глубины обитания в заливе Петра Великого, г·м<sup>-2</sup>

**Table 5.** Distribution of mean biomass of *Modiolus kurilensis* on hard and soft bottom sediments depending on the habitat depth in Peter the Great Bay, g·m<sup>-2</sup>

Участок \ Глубина	1–4,9 м	5–9,9 м	10–14,9 м	15–20 м
	Средняя биомасса ± ошибка средней, в скобках — стандартное отклонение, под чертой — диапазон значений			
Твёрдые грунты				
1. Юго-западная часть ЗПВ	$81 \pm 40$ (69) 1–121	121	121	12
2. Залив Посьета	$341 \pm 216$ (1146) 1–6000	$860 \pm 507$ (1717) 1–5048	$22 \pm 14$ (24) 6–50	$2,4 \pm 0,4$ (0,8) 2–3,3
3. Бухта Бойсмана	$14 \pm 1$ (2) 12–15	$15 \pm 1$ (1) 14–17	$301 \pm 299$ (423) 2–600	0,4
4. Бухта Баклан	$5 \pm 4$ (8) 1–15	$24 \pm 21$ (56) 1–150	0	0
5. Амурский залив	$132 \pm 54$ (179) 0,1–580	$128 \pm 38$ (127) 0,2–350	$1,3 \pm 0,4$ (0,6) 0,8–2	0
6. Акватории архипелага Императрицы Евгении	$1002 \pm 369$ (2055) 0,4–8512	$490 \pm 174$ (936) 1–4204	$155 \pm 59$ (166) 1–417	$182 \pm 180$ (360) 0,5–722
7. Уссурийский залив	40	$29 \pm 14$ (24) 2–50	$190 \pm 187$ (266) 2–378	0
8. Восточная часть ЗПВ	$205 \pm 186$ (618) 0,7–2068	$57 \pm 53$ (151) 0,1–432	$85 \pm 82$ (143) 2–250	$18 \pm 17$ (39) 0,7–88
Мягкие грунты				
1. Юго-западная часть ЗПВ	242	61	0	$28 \pm 16$ (28) 12–61
2. Залив Посьета	$267 \pm 83$ (557) 0,5–3110	$205 \pm 68$ (467) 0,6–2496	$116 \pm 50$ (229) 0,5–900	$7 \pm 2$ (6) 1–16
3. Бухта Бойсмана	0	0,7	1,4	1,5
4. Бухта Баклан	0	1,1	1,2	3,0
5. Амурский залив	$271 \pm 127$ (458) 0,5–1640	$615 \pm 280$ (1609) 0,9–8000	$235 \pm 71$ (188) 2–500	$18 \pm 15$ (27) 2–50
6. Акватории архипелага Императрицы Евгении	$668 \pm 185$ (1095) 1,6–3762	$464 \pm 68$ (584) 0,3–2738	$254 \pm 82$ (506) 0,3–1933	$13 \pm 10$ (36) 0,6–126
7. Уссурийский залив	0	$157 \pm 87$ (150) 1–300	8	$1,4 \pm 0,3$ (0,5) 1,1–1,8
8. Восточная часть ЗПВ	$219 \pm 68$ (205) 1–532	$609 \pm 276$ (917) 1–3018	$168 \pm 136$ (332) 1–834	$1,2 \pm 0,03$ (0,05) 1,2–1,3



**Рис. 5.** Распределение средней биомассы *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus kurilensis* в заливе Петра Великого в зависимости от глубины обитания

**Fig. 5.** Distribution of mean biomass of *Crenomytilus grayanus* and *Modiolus kurilensis* depending on the habitat depth in Peter the Great Bay

*M. kurilensis* преобладал на глубинах 1–10 м на обоих типах грунта (рис. 5). Средние значения биомассы *M. kurilensis*, обитающего как на твёрдых, так и на мягких субстратах, на глубинах 1–4,9 и 5–9,9 м существенных различий не имели ( $p = 0,508$  и  $p = 0,985$  соответственно), в то время как на глубинах 10–14,9 и 15–20 м средние значения биомассы вида достоверно отличались ( $p = 0,019$  и  $p = 0,001$  соответственно).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования и анализ литературных источников подтвердили существование как моновидовых, так и смешанных поселений *C. grayanus* и *M. kurilensis*. По полученным данным, в ЗПВ моновидовые друзы *C. grayanus* преобладали как на твёрдых, так и на мягких субстратах, а смешанные друзы обоих видов — на мягких осадках (рис. 4). Подобные исследования по пространственному распределению митилид на разных типах субстрата по всему ЗПВ ранее не проводили.

Стабильное положение митилид на грунте обеспечивается наличием биссусных нитей, которые смягчают неблагоприятное гидродинамическое воздействие среды [Вехова, 2007]. Известно, что *C. grayanus* более успешно прикрепляется к твёрдым субстратам, а *M. kurilensis* — к мягким [Вехова, 2013, 2019; Селин, 2018b; Селин, Вехова, 2002, 2004; Rees et al., 2008]. Это связано с морфологией и размером биссусных нитей. Мидия Грея, благодаря обтекаемой раковине митилоидной формы и прочному прикреплению к субстрату с помощью мощного биссусного аппарата, предпочитает селиться на твёрдых скально-валунных грунтах на участках прибрежий с умеренным воздействием волн [Скарлато, 1981]. На мягких субстратах мидия Грея

может образовывать поселения только при попадании на прочную основу — на редкие валуны, россыпи камней, раковины моллюсков [Селин, Вехова, 2004]. Модиюлус, имеющий широкую лёгкую раковину с щетинками периостракума и многочисленные длинные тонкие биссусные нити, которые могут глубоко проникать в осадок, тем самым способствуя удержанию моллюска на его поверхности, обычно заселяет защищённые от волнобоя глубинные участки дна заливов и бухт [Вехова, 2007; Селин, 2018a]. При одиночном прикреплении к твёрдым субстратам толщина его биссусных нитей не позволяет удерживаться на их поверхности и образовывать друзы.

Формирование смешанных друз обусловлено тем, что личинки *C. grayanus* и *M. kurilensis* могут оседать на друзы как своего вида, так и другого; это позволяет моллюскам занимать несвойственные им биотопы [Кутищев, Гоголев, 1983; Селин, 1977, 2018a; Lindenbaum et al., 2008; Tsuchiya, 2002]. По литературным данным, в смешанных друзах, сформированных на твёрдых субстратах, обычно сохраняется структура друз *C. grayanus*, а на мягких — *M. kurilensis*. Более устойчивые агрегации создаются в основном на твёрдых субстратах (скалах, глыбах, валунах, камнях) и состоят из средних и крупных друз с плотной пространственной структурой, что повышает эффективность оседания личинок митилид [Вигман, 1983; Кутищев, Гоголев, 1983]. В смешанных друзах на твёрдом субстрате обитание модиюлуса возможно за счёт компенсации его крепления более мощным биссусным аппаратом мидии Грея.

Оседание личинок *C. grayanus* и *M. kurilensis* происходит в донные поселения взрослых особей. После завершения метаморфоза они прикрепляются своими биссусными нитями к поверхности раковин, к биссусным нитям крупных митилид, между щетинок периостракума у модиюлусов [Селин, 2018a]. Однако на мягких грунтах условия оседания молоди затруднены большей засорённостью взрослых особей заиленным песком (из-за этого личинок оседает меньше, чем на твёрдых субстратах). Оседание личинок *C. grayanus* в друзы *M. kurilensis* происходит ежегодно, и при вытеснении особей модиюлуса из смешанных друз могут образовываться моновидовые друзы мидии Грея на мягких грунтах [Селин, 1991]. В благоприятных условиях гидродинамической нагрузки *C. grayanus* могут формировать обширные поселения и на мягких субстратах [Селин, 2018a; Селин, Вехова, 2003; Скарлато и др., 1967]. Успешное сосуществование митилид на разных типах грунта было показано Н. И. Селиным [2018a] на локальном участке залива Восток (ЗПВ).

Доля биомассы *C. grayanus* (от общей биомассы двух видов) на разных участках ЗПВ варьировала от 54,8 до 97,9 %, составляя в среднем по всему заливу 76,9 %. На твёрдых субстратах показатель был выше этого значения (79,0 %), а на мягких — ниже (61,0 %). Меньшие средние значения биомассы *M. kurilensis*, чем у *C. grayanus* (табл. 3), можно объяснить и его субтропическим происхождением, так как акватория большей части ЗПВ наиболее приемлема для обитания низкорореальных видов, а субтропическо-бореальные виды населяют преимущественно мелководные, хорошо прогреваемые летом прибрежные участки, защищённые заливы и бухты [Голиков, Скарлато, 1967; Скарлато, 1981].

Наибольших значений биомасса рассмотренных видов в ЗПВ как на твёрдых, так и на мягких субстратах преимущественно достигала на глубинах от 1 до 10 м, а на глубинах 10–20 м — только биомасса *C. grayanus* на твёрдых грунтах (рис. 5), что не противоречит литературным данным. Известно, что с возрастанием глубин происходит уменьшение показателей встречаемости и биомассы почти всех групп бентоса, за исключением бореально-арктических видов [Голиков, Скарлато, 1967]. Как правило, субтропические виды обитают на глубинах до 5 м, а глубже (до 20 м) преобладают низкорореальные виды [Скарлато и др., 1967].

В юго-западной части ЗПВ, заливе Посьета, бухтах Бойсмана и Баклан наибольшие биомассы мидии Грея на твёрдых грунтах выявлены на глубинах до 15 м, на остальных участках — до 10 м; на мягких грунтах в заливах Посьета и Амурском — до 10 м, а в бухте Баклан и в восточной части ЗПВ — на глубинах 5–10 м (табл. 4). Наибольшие биомассы модиюлуса отмечены на глубинах

до 10 м в заливе Посъета на твёрдых грунтах, а в акваториях архипелага Императрицы Евгении — на обоих типах грунта; на мягких грунтах — на глубинах 5–10 м в Амурском заливе и в восточной части ЗПВ (табл. 5).

**Заключение.** Ландшафтное разнообразие дна залива Петра Великого (Японское море) обуславливает почти повсеместное распространение *C. grayanus* и *M. kurilensis*, что отражает хорошую адаптацию моллюсков к условиям, характерным для этой части их ареала. Обилие *C. grayanus* и *M. kurilensis* на разных участках залива варьирует в широких пределах, однако средние показатели биомассы мидии Грея на твёрдых грунтах превышают их значение на мягких в 1,5 раза, а биомассу модиолуса как на твёрдых, так и на мягких грунтах — в 2 раза. Разницы между средними значениями биомассы *M. kurilensis* на твёрдых и мягких субстратах не отмечено. Как на твёрдых, так и на мягких грунтах преобладают моновидовые друзы мидии Грея, а смешанные друзы обоих видов доминируют на мягких субстратах.

При планировании промысла митилид в заливе Петра Великого необходимо учитывать следующее: поселения с максимальной биомассой оба вида образуют на глубинах до 10 м (*C. grayanus* — на твёрдых грунтах, *M. kurilensis* — на мягких), что позволяет вести добычу водолазным способом.

**Благодарность.** Авторы искренне благодарны анонимным рецензентам за конструктивные замечания и рекомендации, которые были нами учтены при подготовке данной статьи к публикации.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Боровиков В. П. *STATISTICA. Искусство анализа данных на компьютере*. 2-е изд. Москва [и др.] : Питер, 2003. 688 с. [Borovikov V. P. *STATISTICA. Iskusstvo analiza dannykh na komp'yutere*. 2<sup>nd</sup> ed. Moscow [et al.] : Piter, 2003, 668 p. (in Russ.)]
2. Вехова Е. Е. Сравнительная морфология биссусных нитей трёх представителей семейства Mytilidae (Bivalvia) из Японского моря // *Зоологический журнал*. 2007. Т. 86, № 2. С. 154–162. [Vekhova E. E. Comparative morphology of byssal threads in three Mytilidae (Bivalvia) species from the Sea of Japan. *Zoologicheskii zhurnal*, 2007, vol. 86, no. 2, pp. 154–162. (in Russ.)]
3. Вехова Е. Е. Особенности роста и формы раковины трёх представителей семейства Mytilidae (Bivalvia) // *Зоологический журнал*. 2013. Т. 92, № 4. С. 399–408. [Vekhova E. E. The peculiarities of growth and shell morphology of three Mytilidae (Bivalvia) species from the Sea of Japan. *Zoologicheskii zhurnal*, 2013, vol. 92, no. 4, pp. 399–408. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0044513413040181>
4. Вехова Е. Е. Адаптивная морфология биссуса у *Mytilus coruscus*, *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus modiolus* (Mytilidae, Bivalvia) из Японского моря // *Зоологический журнал*. 2019. Т. 98, № 3. С. 245–259. [Vekhova E. E. Byssus adaptive morphology in *Mytilus coruscus*, *Crenomytilus grayanus* and *Modiolus modiolus* (Mytilidae, Bivalvia) from the Sea of Japan. *Zoologicheskii zhurnal*, 2019, vol. 98, no. 3, pp. 245–259. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S0044513419020193>
5. Вигман Е. П. Структура друз мидии Грея // *Биология мидии Грея*. Москва : Наука, 1983. С. 88–108. [Vigman E. P. Structure of Gray's mussel clumps. In: *Biologiya midii Greya*. Moscow : Nauka, 1983, pp. 88–108. (in Russ.)]
6. Волова Г. Н., Скарлато О. А. *Двустворчатые моллюски залива Петра Великого*. Владивосток : Дальневосточное книжное издательство, 1980. 95 с. [Volova G. N., Skarlato O. A. *Dvustvorchatye mollyuski zaliva Petra Velikogo*. Vladivostok : Dal'nevostochnoe knizhnoe izdatel'stvo, 1980, 95 p. (in Russ.)]
7. Голиков А. Н., Скарлато О. А. Моллюски залива Посъет (Японское море) и их экология. Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фаун // *Труды Зоологического института АН СССР*. 1967. Т. 42. С. 5–154. [Golikov A. N., Skarlato O. A. Molluscs of the Possiet Bay (the Sea of Japan) and their ecology. *Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR*, 1967, vol. 42, pp. 5–154. (in Russ.)]

8. Зуенко Ю. И. *Промысловая океанология Японского моря*. Владивосток : ТИНРО-Центр, 2008. 227 с. [Zuenko Yu. I. *Promyslovaya okeanologiya Yaponskogo morya*. Vladivostok : TINRO-Tsentr, 2008, 227 p. (in Russ.)]
9. Кутишев А. А., Гоголев А. Ю. Взаимодействие видов мидии Грея и модиолуса диффицилиса в различных экологических условиях // *Биология мидии Грея*. Москва : Наука, 1983. С. 115–118. [Kutishchev A. A., Gogolev A. Yu. Interaction of *Crenomytilus grayanus* and *Modiolus diffcilis* mussel species under different ecological conditions. In: *Biologiya midii Greya*. Moscow : Nauka, 1983, pp. 115–118. (in Russ.)]
10. *Лоция северо-западного берега Японского моря. От реки Туманная до мыса Белкина*. Санкт-Петербург : Гл. упр. навиг. и океаногр., 1984. 319 с. [Lotsiya severo-zapadnogo berega Yaponskogo morya. Ot reki Tumannaya do mysy Belkina. Saint Petersburg : Gl. upr. navig. i okeanogr., 1984, 319 p. (in Russ.)]
11. Мануйлов В. А. *Подводные ландшафты залива Петра Великого*. Владивосток : Издательство Дальневосточного университета, 1990. 168 с. [Manuilov V. A. *Podvodnye landshafty zaliva Petra Velikogo*. Vladivostok : Izdatel'stvo Dal'nevostochnogo universiteta, 1990, 168 p. (in Russ.)]
12. Преображенский Б. В., Жариков В. В., Дубейковский Л. В. *Основы подводного ландшафтоведения. Управление морскими экосистемами*. Владивосток : Дальнаука, 2000. 352 с. [Preobrazhensky B. V., Zharikov V. V., Dubeikovskiy L. V. *Basics of Underwater Landscape Studies. Management of Marine Ecosystems*. Vladivostok : Dal'nauka, 2000, 352 p. (in Russ.)]
13. Разин А. И. *Морские промысловые моллюски южного Приморья* : Предварительные результаты Япономорской экспедиции ТИРХа по изучению промысловых моллюсков в 1931–32 гг. / под ред. В. В. Заостровского. Москва ; Хабаровск : Дальневосточное краев. изд-во, 1934. 106 с. (Известия / Тихоокеанск. науч. инст. рыбного хозяйства ; т. 8). [Razin A. I. *Morskie promyslovyye moll'yuski yuzhnogo Primor'ya* : Predvaritel'nye rezul'taty Yaponomorskoj ekspeditsii TIRKha po izucheniyu promyslovykh moll'yuskov v 1931–32 gg. / V. V. Zaostrovskii (Ed.). Moscow ; Khabarovsk : Dal'nevostochnoe kraev. izd-vo, 1934, 106 p. (Izvestiya / Tikhookeansk. nauch. inst. rybnogo khozyaistva ; vol. 8). (in Russ.)]
14. Седова Л. Г. Промысел и ресурсы двустворчатых моллюсков в прибрежье Приморского края (Японское море) // *Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование* : материалы XI Национальной (Всероссийской) научно-практической конференции, 24–25 марта 2020 г. Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2020. С. 54–58. [Sedova L. G. Bivalve mollusks fishery and resources at the coast area of Primorsky Krai (Japan Sea). In: *Prirodnye resursy, ikh sovremennoe sostoyanie, okhrana, promyslovoe i tekhnicheskoe ispol'zovanie* : materialy XI Natsional'noi (Vserossiiskoi) nauchno-prakticheskoi konferentsii, 24–25 March, 2020. Petropavlovsk-Kamchatsky : KamchatGTU, 2020, pp. 54–58. (in Russ.)]
15. Седова Л. Г., Соколенко Д. А. Распределение и ресурсы мидии Грея и модиолуса курильского в Амурском заливе (залив Петра Великого, Японское море) // *Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана* : материалы V Международной научно-технической конференции, Владивосток, 22–24 мая 2018 г. : [в 2 ч.]. Владивосток : Дальрыбвтуз, 2018а. Ч. I. С. 184–189. [Sedova L. G., Sokolenko D. A. Distribution and resources of mussel *Crenomytilus grayanus* and horsemussel *Modiolus kurilensis* in the Amur Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan). In: *Urgent Problems of the World Ocean Biological Resources Development* : proceedings of the V International scientific & technical conference, Vladivostok, 22–24 May, 2018 : [in 2 pt.]. Vladivostok : Dal'rybvuz, 2018a, pt. 1, pp. 184–189. (in Russ.)]
16. Седова Л. Г., Соколенко Д. А. Распределение мидии Грея *Crenomytilus grayanus* и модиолуса курильского *Modiolus kurilensis* в заливе Посыета (залив Петра Великого, Японское море) // *Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование* : материалы IX Всероссийской научно-практической конференции, 20–22 марта 2018 г. Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2018b. С. 88–92. [Sedova L. G., Sokolenko D. A. Distribution of mussel *Crenomytilus grayanus* and horsemussel *Modiolus kurilensis* in the Posyet Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan). In: *Prirodnye resursy, ikh sovremennoe sostoyanie, okhrana,*

- promyslovoe i tekhnicheskoe ispol'zovanie* : materialy IX Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, 20–22 March, 2018. Petropavlovsk-Kamchatsky : KamchatGTU, 2018b, pp. 88–92. (in Russ.)]
17. Седова Л. Г., Соколенко Д. А. Ресурсы и распределение мидии Грея и модиолуса курильского в бухтах Бойсмана и Баклан (залив Петра Великого, Японское море) // *Актуальные вопросы рыболовства, рыбоводства (аквакультуры) и экологического мониторинга водных экосистем* : материалы Международной научно-практической конференции, посвящённой 90-летию Азовского научно-исследовательского института рыбного хозяйства, 11–12 декабря 2018 г. Ростов-на-Дону : АЗНИИРХ, 2018с. С. 215–219. [Sedova L. G., Sokolenko D. A. Stock and distribution of mussel *Crenomytilus grayanus* and horse mussel *Modiolus kurilensis* in the Boysman and Baklan bays (Peter the Great Gulf, the Sea of Japan). In: *Aktual'nye voprosy rybolovstva, rybovodstva (akvakul'tury) i ekologicheskogo monitoringa vodnykh ekosistem* : materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, posvyashchennoi 90-letiyu Azovskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva, 11–12 December, 2018. Rostov-on-Don : AzNIIRKh, 2018с, pp. 215–219. (in Russ.)]
  18. Седова Л. Г., Соколенко Д. А. Состояние поселений, ресурсы и промысел мидии Грея *Crenomytilus grayanus* в прибрежье Приморского края (Японское море) // *Известия ТИНРО*. 2019. Т. 198. С. 33–45. [Sedova L. G., Sokolenko D. A. State of settlements, resources and fishery of Gray mussel *Crenomytilus grayanus* at the coast of Primorsky Region (Japan Sea). *Izvestiya TINRO*, 2019, vol. 198, pp. 33–45. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-198-33-45>
  19. Седова Л. Г., Соколенко Д. А. Распределение и ресурсы мидии Грея и модиолуса курильского в Уссурийском заливе (залив Петра Великого, Японское море) // *Промысловые беспозвоночные* : материалы IX Всероссийской научной конференции, Керчь, 30 сентября – 2 октября 2020 г. Симферополь : АРИАЛ, 2020а. С. 102–107. [Sedova L. G., Sokolenko D. A. Distribution and resources of mussel *Crenomytilus grayanus* and horse mussel *Modiolus kurilensis* in the Ussuri Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan). In: *Promyslovye bespozvonochnye* : materialy IX Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii, Kerch, 30 September – 2 October, 2020. Simferopol : ARIAL, 2020a, pp. 102–107. (in Russ.)]
  20. Седова Л. Г., Соколенко Д. А. Распределение мидии Грея и модиолуса курильского в северо-восточной части залива Петра Великого (Японское море) // *Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление, рациональное использование* : материалы II Международной научно-практической конференции, Керчь, 27–30 мая 2020 г. Симферополь : АРИАЛ, 2020б. С. 436–441. [Sedova L. G., Sokolenko D. A. Distribution of mussel *Crenomytilus grayanus* and horse mussel *Modiolus kurilensis* in the north-eastern Peter the Great Bay (Sea of Japan). In: *Biologicheskoe raznoobrazie: izuchenie, sokhranenie, vosstanovlenie, racional'noe ispol'zovanie* : materialy II Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, Kerch, 27–30 May, 2020. Simferopol : ARIAL, 2020b, pp. 436–441. (in Russ.)]
  21. Седова Л. Г., Соколенко Д. А. Ресурсы и состав поселений модиолуса курильского *Modiolus kurilensis* в заливе Петра Великого (Японское море) // *Морской биологический журнал*. 2021а. Т. 6, № 2. С. 83–94. [Sedova L. G., Sokolenko D. A. Resources and structure of horse mussel *Modiolus kurilensis* settlements in Peter the Great Bay (the Sea of Japan). *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2021a, vol. 6, no. 2, pp. 83–94. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2021.06.2.06>
  22. Седова Л. Г., Соколенко Д. А. Пространственное распределение мидии Грея и модиолуса курильского в районе архипелага Императрицы Евгении (залив Петра Великого, Японское море) // *Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование* : материалы XII Национальной (Всероссийской) научно-практической конференции, 28–29 апреля 2021 г. : [в 2 ч.]. Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2021б. Ч. 1. С. 71–75. [Sedova L. G., Sokolenko D. A. Distribution of mussel *Crenomytilus grayanus* and horse mussel *Modiolus kurilensis* in the waters of Archipelago of Empress Eugenia (Peter the Great Bay, Japan Sea). In: *Prirodnye resursy, ikh sovremennoe sostoyanie, okhrana, promyslovoe*

- i tekhnicheskoe ispol'zovanie* : materialy XII Natsional'noi (Vserossiiskoi) nauchno-prakticheskoi konferentsii, 28–29 April, 2021 : [in 2 pt.]. Petropavlovsk-Kamchatsky : KamchatGTU, 2021b, pt. I, pp. 71–75. (in Russ.)]
23. Селин Н. И. Строение друз мидии Грайана на заиленных грунтах // *Всесоюзная конференция по использованию промысловых беспозвоночных на пищевые, кормовые и технические цели*, Одесса, 22–25 ноября 1977 г. : тезисы докладов. Москва : [б. и.]. С. 83–84. [Selin N. I. Stroenie druz midii Graiana na zaïlennykh gruntakh. In: *Vsesoyuznaya konferentsiya po ispol'zovaniyu promyslovykh bespozvochnykh na pishchevye, kormovye i tekhnicheskiye tseli*, Odesa, 22–25 November, 1977 : tezisy dokladov. Moscow : [s. n.], pp. 83–84. (in Russ.)]
  24. Селин Н. И. Структура поселений и рост мидии Грея в сублиторали Японского моря // *Биология моря*. 1991. № 2. С. 55–63. [Selin N. I. Population structure and growth of the mussel *Crenomytilus grayanus* in the subtidal zone of the Sea of Japan. *Biologiya morya*, 1991, no. 2, pp. 55–63. (in Russ.)]
  25. Селин Н. И. Состав и структура смешанных поселений *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) и *Modiolus kurilensis* (Bernard, 1983) (Bivalvia: Mytilidae) в заливе Петра Великого Японского моря // *Биология моря*. 2018a. Т. 44, № 5. С. 307–316. [Selin N. I. The composition and structure of a mixed population of *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) and *Modiolus kurilensis* (Bernard, 1983) (Bivalvia: Mytilidae) in Peter the Great Bay, Sea of Japan. *Biologiya morya*, 2018a, vol. 44, no. 5, pp. 307–316. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S0134347518050029>
  26. Селин Н. И. Онтогенетическая изменчивость прочности биссусного прикрепления к субстрату у *Modiolus kurilensis* F. R. Bernard, 1983 (Bivalvia: Mytilidae) в связи с дружным характером организации // *Биология моря*. 2018b. Т. 44, № 6. С. 418–420. [Selin N. I. Ontogenetic variation in byssal attachment strength of *Modiolus kurilensis* F. R. Bernard, 1983 (Bivalvia: Mytilidae) in connection with spatial organization in druses. *Biologiya morya*, 2018b, vol. 44, no. 6, pp. 418–420. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S106307401806010X>
  27. Селин Н. И., Вехова Е. Е. Морфология двустворчатых моллюсков *Crenomytilus grayanus* и *Mytilus coruscus* в связи с особенностями их пространственного распределения в верхней сублиторали // *Биология моря*. 2002. Т. 28, № 3. С. 228–232. [Selin N. I., Vekhova E. E. Morphology of the bivalve mollusks *Crenomytilus grayanus* and *Mytilus coruscus* in relation to their spatial distribution in the upper subtidal zone. *Biologiya morya*, 2002, vol. 28, no. 3, pp. 228–232. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1023/A:1016809823033>
  28. Селин Н. И., Вехова Е. Е. Морфологические адаптации мидии *Crenomytilus grayanus* (Bivalvia) к прикрепленному образу жизни // *Биология моря*. 2003. Т. 29, № 4. С. 262–267. [Selin N. I., Vekhova E. E. Morphological adaptations of the mussel *Crenomytilus grayanus* (Bivalvia) to attached life. *Biologiya morya*, 2003, vol. 29, no. 4, pp. 262–267. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1023/A:1025480725601>
  29. Селин Н. И., Вехова Е. Е. Динамика образования биссусных нитей у *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus modiolus* (Bivalvia) при повторном прикреплении к субстрату // *Биология моря*. 2004. Т. 30, № 6. С. 476–478. [Selin N. I., Vekhova E. E. Dynamics of byssal thread production in *Crenomytilus grayanus* and *Modiolus modiolus* (Bivalvia) upon reattachment to substrate. *Biologiya morya*, 2004, vol. 30, no. 6, pp. 476–478. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1007/s11179-005-0008-7>
  30. Скарлато О. А. *Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана*. Ленинград : Наука, 1981. 480 с. (Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР ; вып. 126). [Skarlato O. A. *Dvustvorchatye mollyuski umerennykh shirot zapadnoi chasti Tikhogo okeana*. Leningrad : Nauka, 1981, 480 p. (Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemye Zool. in-tom AN SSSR ; iss. 126). (in Russ.)]
  31. Скарлато О. А., Голиков А. Н., Василенко С. В., Цветкова Н. Л., Грузов Е. Н., Несис К. Н. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива По-сьет (Японское море) // *Исследование фауны морей*. 1967. Т. 5 (13). С. 5–61. [Skarlato O. A., Golikov A. N., Vasilenko S. V., Tsvetkova N. L., Gruzov E. N., Nesis K. N. Composition, structure and distribution of bottom biocoenoses in the coastal waters of the Possjet Bay (the Sea of Japan). In: *Explorations of the Fauna of the Seas*, 1967, vol. 5 (13), pp. 5–61. (in Russ.)]

32. Lindenbaum C., Bennell J. D., Rees E. I. S., McClean D., Cook W., Wheeler A. J., Sanderson W. G. Small-scale variation within a *Modiolus modiolus* (Mollusca: Bivalvia) reef in the Irish Sea: I. Seabed mapping and reef morphology. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2008, vol. 88, iss. 1, pp. 133–141. <https://doi.org/10.1017/S0025315408000374>
33. Rees E. I. S., Sanderson W. G., Mackie A. S. Y., Holt R. H. F. Small-scale variation within a *Modiolus modiolus* (Mollusca: Bivalvia) reef in the Irish Sea. III. Crevice, sediment infauna and epifauna from targeted cores. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2008, vol. 88, iss. 1, pp. 151–156. <https://doi.org/10.1017/S0025315408000052>
34. Tsuchiya M. Faunal structures associated with patches of mussels on East Asian coasts. *Helgoland Marine Research*, 2002, vol. 56, pp. 31–36. <https://doi.org/10.1007/s10152-001-0099-2>

**FEATURES OF SPATIAL DISTRIBUTION  
OF *CRENOMYTILUS GRAYANUS* AND *MODIOLUS KURILENSIS*  
(BIVALVIA, MYTILIDAE)  
IN PETER THE GREAT BAY (THE SEA OF JAPAN)**

**L. G. Sedova and D. A. Sokolenko**

Pacific branch of “VNIRO” (“TINRO”), Vladivostok, Russian Federation

E-mail: [ludmila.sedova@tinro-center.ru](mailto:ludmila.sedova@tinro-center.ru)

The bivalves of the family Mytilidae – *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) and *Modiolus kurilensis* Bernard, 1983 – are Pacific, Asian species and mass representatives of upper sublittoral epifauna in coastal waters of Peter the Great Bay (the Sea of Japan). *C. grayanus* is a traditional commercial species, and *M. kurilensis* is a promising one; resources of both molluscs are significant. The aim of the work is the comparative analysis of spatial distribution and biomass of *C. grayanus* and *M. kurilensis* on different types of bottom sediments and habitat depths in Peter the Great Bay. The investigation was carried out in 2007–2019 by scuba diving hydrobiological techniques at depths of down to 20 m. The data were analyzed for 5,911 stations; Mytilidae representatives were found at 1,635 stations. For mytilids, vital mass of each individual was determined, and mean biomass was estimated. The landscape diversity of Peter the Great Bay bottom determines an almost ubiquitous distribution of *C. grayanus* and *M. kurilensis*, and this reflects good adaptation of molluscs to conditions typical for this part of their area. Monospecific aggregations of *C. grayanus* prevailed both on hard and soft bottom sediments (78.6 and 38.2% of total stations with Mytilidae, respectively), while mixed aggregations of both species prevailed on soft bottom sediments (38.3%). On soft bottom sediments, monospecific aggregations of *M. kurilensis* were more common (23.5%) than on hard ones (8.1%). In Peter the Great Bay, mean biomass of *C. grayanus* on hard bottom sediments was  $(728 \pm 47) \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  varying from  $524 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  (the Amur Bay) to  $922 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  (eastern Peter the Great Bay). The value for mean biomass of *C. grayanus* on soft bottom sediments was  $(491 \pm 51) \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  varying from  $228 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  (the Ussuri Bay) to  $829 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  (the Amur Bay), except for southwestern Peter the Great Bay and Boisman Bay, where the value was below  $50 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ . Mean biomass of *M. kurilensis* on hard bottom sediments was  $(370 \pm 74) \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  varying from  $18 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  (Baklan Bay) to  $656 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  (the Empress Eugénie Archipelago water areas). The value for mean biomass of *M. kurilensis* on soft bottom sediments was  $(335 \pm 37) \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  varying from  $77 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  (southwestern Peter the Great Bay) to  $456 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  (the Amur Bay), except for Boisman and Baklan bays where the species was rare. In Peter the Great Bay, maximum values of the mean biomass for both species were recorded at depths of 1–10 m (*C. grayanus*,  $664\text{--}805 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ ; *M. kurilensis*,  $347\text{--}485 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ ); with increasing habitat depth, the abundance of both species decreased. The mean biomass of *C. grayanus* inhabiting hard bottom sediments at 10–20 m was quite high as well –  $431\text{--}507 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ . On soft bottom sediments, with a shift in depth from 10–15 to 15–20 m, its mean biomass decreased from  $(204 \pm 33)$  to  $(27 \pm 11) \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ . The mean biomass of *M. kurilensis* inhabiting both types of bottom sediments at 10–15 m was  $121\text{--}194 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ , and at 15–20 m, the value was  $11\text{--}60 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ .

**Keywords:** mytilids, Mytilidae, Gray mussel, *Crenomytilus grayanus*, horsemussel, *Modiolus kurilensis*, biomass, distribution, bottom sediments, habitat depth, Peter the Great Bay, Sea of Japan

УДК 595.384.2(262.5)

## ОБНАРУЖЕНИЕ ЧУЖЕРОДНОГО ВИДА КРАБА СЕМЕЙСТВА PILUMNIDAE У БЕРЕГОВ СЕВАСТОПОЛЯ (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2023 г. С. В. Статкевич<sup>1</sup>, А. Б. Ершов<sup>2</sup>

<sup>1</sup>ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,  
Севастополь, Российская Федерация

<sup>2</sup>Севастопольский морской аквариум-музей, Севастополь, Российская Федерация  
E-mail: [statkevich.svetlana@mail.ru](mailto:statkevich.svetlana@mail.ru)

Поступила в редакцию 21.04.2020; после доработки 03.02.2021;  
принята к публикации 20.10.2022; опубликована онлайн 14.03.2023.

В июле 2018 г. в прибрежной зоне Юго-Западного Крыма во время сбора образцов черноморских гидробионтов обнаружен краб семейства Pilumnidae. Донные отложения в районе поимки краба представлены твёрдым субстратом. На момент сбора материала температура воды составляла +24 °С, солёность — 18,0 ‰. Пойманный экземпляр по морфологическому строению был идентифицирован нами как волосатый краб *Pilumnus* cf. *vespertilio* (Fabricius, 1793), представитель Индо-Тихоокеанского региона. В работе приведены фотографии живого и фиксированного краба.

**Ключевые слова:** краб, чужеродный вид, Pilumnidae, *Pilumnus* cf. *vespertilio*, Чёрное море

В последнее столетие интенсификация человеческой деятельности на планете привела к резкой трансформации локальных экосистем и к распространению видов-вселенцев. Вселение чужеродных видов стало одной из глобальных проблем современной экологии.

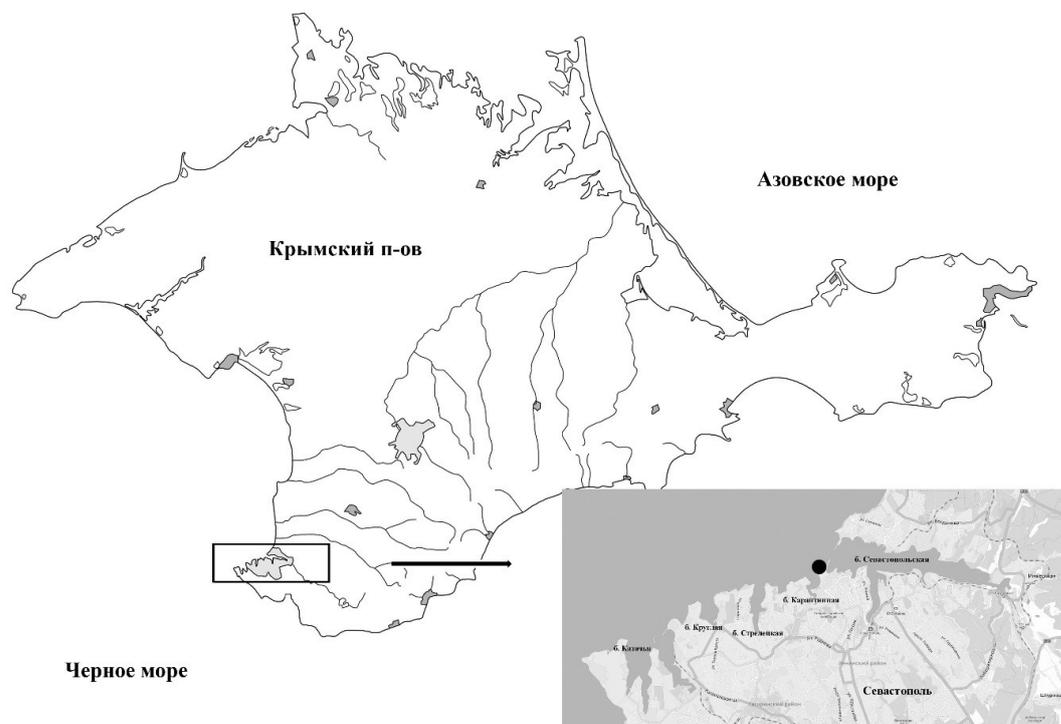
Среди десятиногих ракообразных наибольшее число обнаруженных чужеродных видов приходится на крабов. В мире зарегистрировано около 7100 видов крабов и крабоидов (представители отрядов Brachyura и Anomura), из которых 73 вида исследователи считают инвазивными [Brockhoff, McLay, 2011]. Проникновение этих гидробионтов происходит в основном за счёт двух факторов — с балластными водами судов и в составе обрастаний на днищах кораблей.

В Азово-Черноморском бассейне в наше время зарегистрировано 5 видов чужеродных крабов: *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841), *Callinectes sapidus* Rathbun, 1896, *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853, *Dyspanopeus sayi* (Smith, 1869) и *Hemigrapsus sanguineus* (De Haan, 1835) [in De Haan, 1833–1850] [Залота, 2017; Guchmanidze et al., 2017]. Из них один вид — *Rh. harrisii* — можно отнести к полностью натурализовавшимся в этом регионе [Slynko et al., 2017; Zalota et al., 2016]. Поимки краба *C. sapidus* фиксируют регулярно [Gül et al., 2021]; для *E. sinensis* описано несколько регистраций в Азовском и Чёрном морях [Мурина, Антоновский, 2001]. По единичным находкам в черноморских водах (побережье Румынии) известны крабы *D. sayi* и *H. sanguineus* [Micu et al., 2010a, b].

Весьма интересной и необычной стала находка в Чёрном море у берегов Крыма ещё одного вида крабов, являющегося обитателем Индо-Тихоокеанского региона и не отмеченного ранее в Средиземноморском бассейне, который чаще всего выступает донором новых видов для Чёрного моря [Boltachev, Karpova, 2014; Galil et al., 2002].

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследований послужил экземпляр краба, пойманный в июле 2018 г. в районе Юго-Западного Крыма (Севастополь, Карантинная бухта) (рис. 1) во время сбора образцов черноморских гидробионтов. В живом виде краб был доставлен в Севастопольский морской аквариум-музей, где прожил до апреля 2020 г.



**Рис. 1.** Карта места находки краба (локация отмечена чёрной точкой)

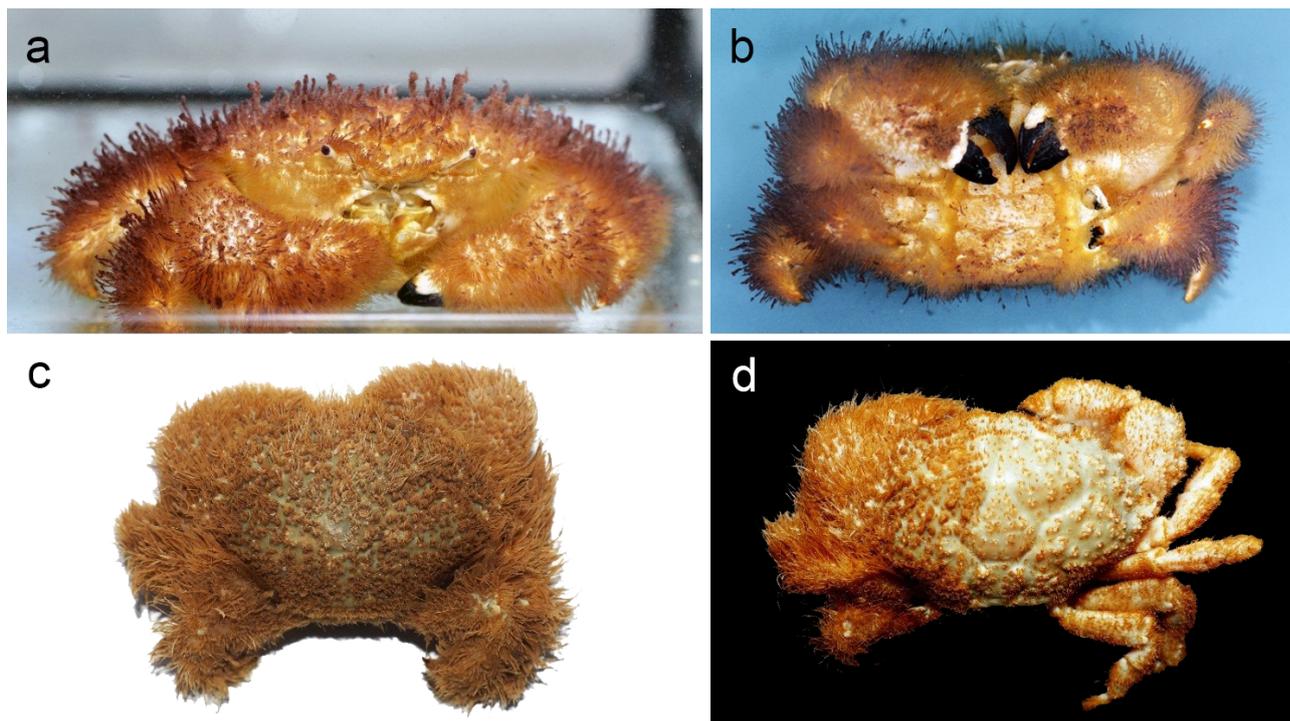
**Fig. 1.** Map of the crab finding spot (the location is marked with a black dot)

Размерные характеристики краба определяли при помощи штангенциркуля с точностью до 0,1 мм. Индивидуальную массу измеряли на электронных весах с точностью до 0,01 г. Видовую принадлежность исследуемого образца устанавливали согласно определителям [Awaad et al., 2019; Emmerson, 2016; Naderloo, 2017]. Зафиксированный в 96%-ном этаноле экземпляр хранится в коллекции гидробионтов Мирового океана ФИЦ ИнБЮМ.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

**Материал.** Краб обнаружен 11.07.2018 в прибрежной зоне Юго-Западного Крыма в районе Севастополя ( $44^{\circ}37'02.12''N$ ,  $33^{\circ}30'12.38''E$ ) на каменистом дне среди зарослей морских трав и водорослей. Температура воды на момент сбора материала составляла  $+24^{\circ}C$ , солёность воды — около 18,00 ‰. Рассматриваемый экземпляр — половозрелая самка (рис. 2а, б), с шириной карапакса 39,4 мм и длиной 27,2 мм, общей массой 31,7 г.

**Описание.** Карапакс по форме напоминает шестиугольник с закруглёнными краями (рис. 2с, д). Его передняя часть выпуклая, задняя часть более плоская. Ширина карапакса примерно в 1,4 раза больше длины. Поверхность тела густо покрыта щетинками различной длины, более длинными по краям. Лобный край разделён медиальной выемкой на две части, каждая из которых имеет отчётливо выраженный надглазничный угол. Глазные орбиты маленькие, с двумя выемками на дорсальном крае. Переднебоковой край немного короче заднебокового и вооружён тремя зубцами (без наружного орбитального).



**Рис. 2.** Волосатый краб: a — общий вид; b — вентральная сторона; c, d — дорсальная сторона  
**Fig. 2.** Hairy crab: a, general view; b, ventral side; c, d, dorsal side

Хелипеды асимметричны, с длинными щетинками (рис. 2b). Пальцы клешней чёрные, с тупыми зубцами вдоль режущей кромки. II–V пары ходильных конечностей сплющены, обильно покрыты щетинками (рис. 2d). Щетинки от коричневых до золотисто-жёлтых.

Пойманный экземпляр относится к роду *Pilumnus* Leach, 1816 [волосатые (мохнатые) крабы], семейству Pilumnidae. Среди представителей этого рода есть несколько видов, имеющих сходное морфологическое строение и щетинистый покров.

Пойманный экземпляр был идентифицирован нами как сумеречный волосатый краб *Pilumnus* cf. *vespertilio* (Fabricius, 1793) на основании следующих особенностей:

- Единственный представитель семейства в Чёрном море — *Pilumnus hirtellus* (Linnaeus, 1761) — характеризуется наличием коротких булавовидных щетинок на дорсальной поверхности панциря, тогда как у пойманного краба карапакс густо покрыт ровными щетинками разной длины. У *P. hirtellus* переднебоковой край панциря вооружён четырьмя шипами (без наружного орбитального), у *P. vespertilio* шипов три (без наружного орбитального).
- От близкородственного вида *Pilumnus minutus* De Naan, 1835 [in De Naan, 1833–1850] обнаруженный экземпляр отличается более длинным щетиночным покровом, предельными размерами и некоторыми особенностями строения. В отличие от *P. vespertilio*, краб *P. minutus* — мелкий вид, длина его панциря составляет около 10 мм; кроме того, он обладает тонкими удлинёнными переоподами [Galil et al., 2002; *Pilumnus minutus*, 2020].
- Другой представитель рода — *Pilumnus scabriusculus* Adams & White, 1849 — также является обладателем густого щетиночного покрова; его панцирь покрыт длинными желтоватыми волосками. У *P. scabriusculus* переднебоковые края карапакса с тремя округлыми низкими шипами (первый и второй почти равны, третий — наименьший, треугольный), тогда как у *P. cf. vespertilio* боковые края снабжены тремя шипами, из которых первый — треугольный, второй и третий — острые (последний шип более острый) [Ng, Clark, 1849].

Краб *P. scabriusculus* обитает у берегов Австралии, Новой Гвинеи, Филиппин и Сейшельских островов; также отмечен в Японском море. Краб *P. vespertilio* широко распространён в тепловодных районах Индо-Тихоокеанского региона, встречается от побережья Восточной Африки до Филиппин [Awaad et al., 2019; Emmerson, 2016; Kyomo, 2002], отмечен у берегов Австралии и Сингапура [Siddiqui, Tirmizi, 1992], в Новой Каледонии [Emmerson, 2016]. Также этот вид зарегистрирован в Красном море, Суэцком заливе и Суэцком канале [Awaad et al., 2019], что делает его находку у берегов Крыма вероятной.

*P. vespertilio* — обитатель сублиторальных скалистых зон и мангровых зарослей. Встречается в береговой зоне от уреза воды до глубины 10 м, под камнями, в расщелинах скал и среди обломков кораллов. Благодаря своему густому щетинистому покрову этот краб становится практически незаметным на субстрате. Большую часть времени он проводит в норах, которые строит как в твёрдых, так и в мягких грунтах [Emmerson, 2016; Kyomo, 1999, 2001]. Наиболее активен в тёмное время суток. Название данного вида краба образовано от названия рода летучих мышей *Vespertilio* Linnaeus, 1758 (из-за внешнего сходства щетинистого покрова этих животных) [Emmerson, 2016].

Самцы по размеру превосходят самок, достигая в ширину 25,5–30,8 мм при длине 18,0–25,5 мм; ширина самок составляет до 25 мм при длине 18,1 мм [Dai, Yang, 1991]. Длина отдельных особей может достигать 40,1 мм [Teddy bear crab, 2020]. Размножаются непрерывно в течение года, с максимальной активностью в летние месяцы [Kyomo, 1999; Litulo, 2005]. В умеренных широтах сезон размножения короче, длится с мая по октябрь [Kyomo, 1999]. В прибрежной акватории у острова Окинава (Япония) продолжительность эмбриогенеза у сумеречных волосатых крабов составляет в среднем 21,2 дня [Kyomo, 2002]. Для этого вида отмечено четыре личиночных стадии — три стадии зозе и одна стадия мегалопа [Clark, Paula, 2003; Siddiqui, Tirmizi, 1992]. Основу питания сумеречного волосатого краба у берегов Японии составляют водоросли, чаще всего красные *Gelidium pusillum* (Stackhouse) Le Jolis, 1863 (Rhodophyta), а также мелкие беспозвоночные [Kyomo, 1999]. Кроме того, *P. vespertilio* могут использовать в качестве еды токсичные *Zoantharia* (коралловые полипы), причём накопленные при их употреблении яды делают крабов токсичными [*Pilumnus vespertilio* – Hairy crab, 2021]. Интересный факт: при отлове рассматриваемого в данной работе экземпляра вторым автором статьи были получены ожоги пальцев рук.

Появление в Чёрном море сумеречного волосатого краба можно объяснить хозяйственной деятельностью: перенос личинок (планктонная стадия развития краба) мог произойти с балластными водами. Косвенным подтверждением данного факта является то, что краб был обнаружен в непосредственной близости от входа в Севастопольскую бухту, которая на протяжении многих лет является местом базирования различных судов.

Исследования выполнены по гранту РФФИ № 18-44-920016 «Динамика и последствия интродукции чужеродных видов рыб и беспозвоночных в биоценозы прибрежной зоны и бухт Севастополя» и частично в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме № 121040600178-6 «Структурно-функциональная организация, продуктивность и устойчивость морских пелагических экосистем».

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Залота А. К. Чужеродные виды десятиногих ракообразных (*Crustacea Decapoda*) в морях России и сопредельных водах : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.10. Москва, 2017. 234 с. [Zalota A. K. *Chuzherodnye vidy desyatinoгих rakoobraznykh (Crustacea Decapoda) v moryakh Rossii i sopredel'nykh vodakh*. [dissertation]. Moscow, 2017, 234 p. (in Russ.)]
2. Мурина В. В., Антоновский А. Г. Китайский краб *Eriocheir sinensis* – экзотический вселец в бассейне Азовского моря // *Экология моря*. 2001. Вып. 55. С. 37–39. [Murina V. V.,

- Antonovsky A. G. Chinese crab, *Eriocheir sinensis* is an invader into the basin of the Sea of Azov. *Ekologiya morya*, 2001, iss. 55, pp. 37–39. (in Russ.)]. URL: <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4382>
3. Awaad A. M. E., Abdullah M. A., Mohamed A. A., Mostafa H. S. Revision of superfamily Pilumnoidea from the Egyptian Red Sea coasts, Gulfs of Aqaba and Suez, Egypt. *Egyptian Journal of Aquatic Biology & Fisheries*, 2019, vol. 23 (5), pp. 137–166. <https://doi.org/10.21608/EJABF.2019.62493>
  4. Boltachev A. R., Karpova E. P. Faunistic revision of alien fish species in the Black Sea. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2014, vol. 5, no. 4, pp. 225–241. <https://doi.org/10.1134/S2075111714040018>
  5. Bockerhoff A., McLay C. Human-mediated spread of alien crabs. In: *In the Wrong Place – Alien Marine Crustaceans: Distribution, Biology and Impacts* / B. S. Galil, P. F. Clark, J. T. Carlton (Eds). Dordrecht ; Heidelberg ; London ; New York : Springer, 2011, pp. 27–105. (Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology ; vol. 6). [https://doi.org/10.1007/978-94-007-0591-3\\_2](https://doi.org/10.1007/978-94-007-0591-3_2)
  6. Clark P. F., Paula J. Descriptions of ten xanthoidean (Crustacea: Decapoda: Brachyura) first stage zoeas from Inhaca Island, Mozambique. *The Raffles Bulletin of Zoology*, 2003, vol. 51, no. 2, pp. 323–378.
  7. Dai A., Yang S. *Crabs of the China Seas*. Beijing ; Berlin ; Heidelberg ; New York ; Tokyo : China Ocean Press : Springer-Verlag, 1991, 608 p.
  8. Emmerson W. D. *A Guide to, and Checklist for, the Decapoda of Namibia, South Africa and Mozambique*. [In 3 vols]. Newcastle upon Tyne, UK : Cambridge Scholars Publishing, 2016, vol. 3, 720 p.
  9. Galil B., Froglija C., Noël P. *CIESM Atlas of Exotic Species in the Mediterranean*. Vol. 2. *Crustaceans: Decapods and Stomatopods*. Monaco : CIESM Publishers, 2002, 192 p.
  10. Guchmanidze A., Statkevich S. V., Boltachev A. R. The first record of prawn *Penaeus semisulcatus* De Haan, 1844 (Decapoda, Penaeidae) near the coast of Georgia. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2017, vol. 8, no. 1, pp. 14–17. <https://doi.org/10.1134/S2075111717010039>
  11. Gül M., Bodur B., Aydın M. First record of gravid female American blue crab (*Callinectes sapidus* Rathbun, 1986) from the Black Sea. *Marine Science and Technology Bulletin*, 2021, vol. 10, iss. 3, pp. 224–227. <https://doi.org/10.33714/masteb.795884>
  12. Kyomo J. Feeding patterns, habits and food storage in *Pilumnus vespertilio* (Brachyura: Xanthidae). *Bulletin of Marine Science*, 1999, vol. 65, no. 2, pp. 381–389.
  13. Kyomo J. Reproductive behavior of the play-dead hairy *Pilumnus vespertilio* (Crustacea: Brachyura: Pilumnidae) with respect to carapace size. *Bulletin of Marine Science*, 2001, vol. 68, no. 1, pp. 37–46.
  14. Kyomo J. Timing and synchronization of the breeding period in *Pilumnus vespertilio* (Crustacea: Pilumnidae) in subtropical Okinawa, Japan. *Pacific Science*, 2002, vol. 56, no. 3, pp. 317–328. <https://doi.org/10.1353/psc.2002.0025>
  15. Litulo C. Population structure and breeding biology of the hairy crab *Pilumnus vespertilio* (Fabricius, 1793) (Crustacea: Brachyura: Pilumnidae) in southern Mozambique. *Journal of Natural History*, 2005, vol. 39, iss. 17, pp. 1359–1366. <https://doi.org/10.1080/00222930400010070>
  16. Micu D., Niță V., Todorova V. First record of the Japanese shore crab *Hemigrapsus sanguineus* (de Haan, 1835) (Brachyura: Grapsoidea: Varunidae) from the Black Sea. *Aquatic Invasions Magazine*, 2010a, vol. 5, suppl. 1, pp. S1–S4. <https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.S1.001>
  17. Micu D., Niță V., Todorova V. First record of Say's mud crab *Dyspanopeus sayi* (Brachyura: Xanthoidea: Panopeidae) from the Black Sea. *Marine Biodiversity Records*, 2010b, vol. 3, art. no. 30 (6 p.). <https://doi.org/10.1017/S1755267210000308>
  18. Naderloo R. *Atlas of Crabs of the Persian Gulf*. Cham, Switzerland : Springer, 2017, 444 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-49374-9>
  19. Ng P. K. L., Clark P. F. The Indo-West Pacific Pilumnidae XVIII: On the taxonomy of *Pilumnus scabriusculus* Adams and White, 1849, and *P. sluijteri* De Man, 1892, with a note on *Cancer incanus* Forskål, 1775 (Brachyura: Xanthoidea). *Zootaxa*, 2005, vol. 841, no. 1, pp. 1–14. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.841.1.1>
  20. *Pilumnus minutus*. In: *Crabs of Japan / Linnaeus Naturalis Biodiversity Center* : [site]. URL: [https://crabs-japan.linnaeus.naturalis.nl/linnaeus\\_ng/app/views/species/taxon.php?id=34082&cat=69&epi=32](https://crabs-japan.linnaeus.naturalis.nl/linnaeus_ng/app/views/species/taxon.php?id=34082&cat=69&epi=32) [accessed: 10.12.2020].

21. Siddiqui F., Tirmizi N. M. The complete larval development, including the first crab stage of *Pilumnus kempfi* Deb, 1987 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pilumnidae) reared in the laboratory. *Raffles Bulletin of Zoology*, 1992, vol. 40 (2), pp. 229–244.
22. Slynko Y. V., Pakunova E. N., Statkevich S. V., Slynko E. E. Genetic diversity of invasive populations of the Florida crab (*Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841): (Decapoda, Panopeidae)). *Russian Journal of Genetics*, 2017, vol. 53, no. 5, pp. 623–629. <https://doi.org/10.1134/S1022795417050106>
23. Teddy bear crab (*Pilumnus vespertilio*). In: *Dr. Lee's Gallery Museum* : [site]. URL: <http://leechitse66.blogspot.com/2011/02/pilumnus-vespertilio-401mm.html> [accessed: 10.12.2020].
24. *Pilumnus vespertilio* – Hairy crab. In: *Wiki.nus* / National University of Singapore : [site]. URL: <https://wiki.nus.edu.sg/display/TAX/Pilumnus+vespertilio+-+Hairy+crab> [accessed: 30.01.2021].
25. Zalota A. K., Spiridonov V. A., Kolyuchkina G. A. *In situ* observations and census of invasive mud crab *Rhithropanopeus harrisii* (Crustacea: Decapoda: Panopeidae) applied in the Black Sea and the Sea of Azov. *Arthropoda Selecta*, 2016, vol. 25, no. 1, pp. 39–62. <https://doi.org/10.15298/arthsel.25.1.04>

## DETECTION OF AN ALIEN SPECIES OF THE PILUMNIDAE FAMILY OFF THE COAST OF SEVASTOPOL (BLACK SEA)

S. V. Statkevich<sup>1</sup> and A. B. Ershov<sup>2</sup>

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

<sup>2</sup>Sevastopol Marine Aquarium Museum, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: [statkevich.svetlana@mail.ru](mailto:statkevich.svetlana@mail.ru)

In July 2018, during Black Sea hydrobionts sampling, a crab of the family Pilumnidae was detected in the coastal area of the southwestern Crimea. Bottom sediments in the spot of crab finding are represented by a solid substrate. At the time of sampling, the water temperature was +24 °C, and the salinity was 18.0‰. According to morphological characteristics, the specimen we found was classified as a hairy crab *Pilumnus* cf. *vespertilio* (Fabricius, 1793) – a representative of the Indo-Pacific. In the work, photographs of alive and fixed crab are given.

**Keywords:** crab, alien species, Pilumnidae, *Pilumnus* cf. *vespertilio*, Black Sea

УДК [581.526.325:577.31]:519.22

## СВЯЗЬ РОСТОВЫХ ХАРАКТЕРИСТИК КУЛЬТУР МИКРОВОДОРОСЛЕЙ С ВОЗРАСТНЫМ СОСТОЯНИЕМ КЛЕТОК В ОНТОГЕНЕЗЕ (ВЕРОЯТНОСТНАЯ МОДЕЛЬ)

© 2023 г. Р. П. Тренкеншу

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,  
Севастополь, Российская Федерация  
E-mail: [r.trenkenshu@rambler.ru](mailto:r.trenkenshu@rambler.ru)

Поступила в редакцию 27.01.2021; после доработки 27.01.2021;  
принята к публикации 20.10.2022; опубликована онлайн 14.03.2023.

В работе представлена количественная модель зависимости морфологической структуры непрерывной культуры микроводорослей от внешнего освещения и видоспецифических параметров клеток. В основе моделирования лежит представление о двух ключевых фазах, составляющих жизненный цикл клетки, — интерфазе и фазе деления. Интерфаза рассматривается как светозависимый процесс, при котором происходит рост биомассы клетки. Фаза деления не зависит от света и наступает после достижения клеткой определённой массы, равной (или большей) сумме масс дочерних клеток. Заканчивается стадия деления цитокинезом — полным разделением клетки на дочерние. Возрастное состояние микроводорослевой клетки характеризуется величиной её биомассы, а переходы из одного состояния в другое — активностью (роста и деления). Модель представлена системой дифференциальных уравнений, полностью описывающих динамику процесса онтогенеза. Проанализировано частное решение модели для динамически равновесного роста микроводорослей в культуре при различной интенсивности света. Показано, что в непрерывной культуре микроводорослей, растущей фотолитотрофно, удельная скорость роста связана с морфологической структурой популяции клеток простыми прямо пропорциональными уравнениями с видоспецифическими коэффициентами — максимальной скоростью роста в интерфазе (при насыщающей интенсивности света) и активностью деления клеток при митозе.

**Ключевые слова:** микроводоросли, онтогенез, возрастное состояние, интерфаза, митоз, вероятностная модель, скорость роста, морфологическая структура культуры

Рассматривая монокультуру микроводорослей как популяцию отдельных клеток, можно говорить о возрастной, точнее морфологической, структуре популяции, которая определяется соотношением возрастных групп, как и у всех растений. Отличием микроводорослей от высших растений является то, что (в строгом смысле) понятие возраста для отдельных клеток микроводорослей в популяции не существует. Для характеристики возрастных групп и отдельных клеток используют понятие возрастного, или онтогенетического, состояния. Переход между состояниями односторонен и направлен в сторону роста; он может происходить с одинаковой или разной скоростью, зависящей от собственно онтогенетического состояния и внешней среды, в которой находится клетка.

Рост микроводорослей в культуре напрямую связан с ростом каждой отдельной клетки и со скоростью деления, то есть с клеточным циклом, длительность которого определяется свойствами среды, в которой находятся клетки. Изучение онтогенеза отдельных клеток

микроводорослей затруднено тем, что они имеют микроскопические размеры. В идеале исследования онтогенеза можно проводить, имея одновозрастную популяцию клеток [Helmstetter, 2015]. Методически такая возможность существует, и связана она с наличием светозависимой и светонезависимой фаз развития микроводорослевых клеток в онтогенезе [Цоглин, Клячко-Гурвич, 1980]. Путём подбора соотношения длительностей освещения и темноты для конкретной культуры микроводорослей можно добиться синхронизации возрастного состояния для всех клеток в культуре [Цоглин, 1996; Цоглин, Клячко-Гурвич, 1980]. Впечатляющие успехи в работе с синхронными культурами хлореллы отражены в публикациях авторов этих исследований [Цоглин, 1996; Цоглин, Пронина, 2012].

К настоящему моменту вышло большое количество публикаций, связанных с изучением клеточного цикла эукариот, в их числе ранние работы [Winter, 1835] и недавние крупные обзоры, например [Cvrčková, 2018]. В последней статье подчёркнуто, что современное понимание процессов, приводящих к делению клетки, основано на ограниченном наборе понятий, хотя ранее было предложено множество гипотез и концепций.

Аналогичная ситуация наблюдается при построении математических моделей, позволяющих описать возрастное состояние клеток в онтогенезе или распределение клеток по размерам в микробной популяции [Карлин, 1968; Ризниченко, 2011; Степанова, 1980]. В наибольшей степени разработаны кинетические модели эукариотического регулирования клеточного цикла, основанные на представлении о циклинзависимых киназах и циклинах [Novák et al., 1999; Sasabe, Machida, 2014]. Однако это относится к самому факту деления и непосредственно не связано с процессами роста отдельной клетки, особенно в начальной стадии жизненного цикла [Wang, Levin, 2009; Wilkins, Holliday, 2009]. Кроме того, предложенные кинетические модели имеют большое количество дифференциальных уравнений, что в итоге приводит к необходимости редукции систем уравнений до небольшого количества [Sible, Tyson, 2007; Tyson, Novák, 2001, 2015].

Для нахождения взаимосвязи характеристик роста микроводорослей в культуре и её морфологической структуры необходимо знать влияние внешней среды на жизненный цикл (возрастное состояние отдельных клеток). Эту связь можно количественно описать в различных формах. В предлагаемой работе возрастное состояние и его переходы в жизненном цикле моделируются вероятностными методами.

**Основные положения.** Жизненный цикл клетки микроводорослей, или клеточный цикл, состоит из нескольких периодов, которые объединяют в две отдельные фазы — интерфазу и митоз или мейоз [Cvrčková, 2018; Tyson, Novák, 2008, 2015]. В интерфазе происходит рост клетки, затем в ней начинаются процессы репликации ДНК, клетка переходит в стадию деления, а завершается период цитокинезом — окончательным разделением клетки на дочерние. В случае митоза образуются две дочерние клетки. При мейозе, который может быть рассмотрен как последовательность нескольких митозов (или автоспор), цитокинез заканчивается образованием нескольких дочерних клеток [Цоглин, Пронина, 2012; Wilkins, Holliday, 2009], количество которых зависит от количества митозов по показательному закону.

Для характеристики возрастного состояния клетки возможно использовать различные её параметры. При этом наиболее приемлемой количественной характеристикой возрастного состояния микроводорослевой клетки можно считать её биомассу ( $b$ ). Действительно: для того чтобы клетка разделилась на дочерние ( $d$ ), её биомасса в интерфазе должна возрасти до величины ( $b_m$ ), большей или равной сумме масс дочерних клеток ( $b_0$ ):

$$b_m \geq db_0, d = 2, 4, 8, 16\dots$$

Это неравенство может быть связано с тем, что процесс деления сопровождается расходом внутренней энергии и, соответственно, потерей массы [Цоглин, 1996; Pederson, 2003]. Кроме того, потеря массы может происходить за счёт разрушения оболочки, сброса жгутиков и т. д.

Более точной характеристикой может служить структурная форма биомассы [Тренкеншу и др., 2018] клетки, если считать её потери при делении незначительными. В этом случае появляется возможность оценивать структурную форму биомассы, измеряя концентрацию хлорофилла, который пропорционален структурной форме биомассы клетки [Тренкеншу и др., 2018]. При этом важным моментом в методическом плане является возможность измерить пигменты и биомассу оптическим способом, не нарушая целостность клеток.

Рост микроводорослей в культуре характеризуется скоростью изменения её плотности (биомасса  $B$  или число клеток  $N$ ) за время  $t$ . Для относительно длительных постоянных внешних условий удельная скорость роста  $\mu$  сохраняется постоянной:

$$\mu = \frac{dB}{Bdt} = \frac{dN}{Ndt}.$$

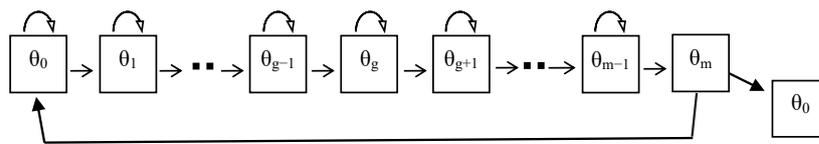
Если в результате цитокинеза отдельная клетка делится на  $d$  дочерних, то длительность жизненного цикла связана с удельной скоростью роста культуры простым соотношением:

$$\tau_z = \frac{\ln d}{\mu}.$$

Выделяя в жизненном цикле два временных периода (стадию роста — интерфазу  $\tau_g$  и стадию деления — митоз  $\tau_m$ ), констатируем, что их сумма равна длительности жизненного цикла:

$$\tau_z = \tau_g + \tau_m.$$

**Вероятностная модель онтогенеза.** Жизненный цикл отдельной микроводорослевой клетки можно изобразить в виде графа возрастных состояний, в которых она может находиться. Для этого выразим вероятности того, что клетка находится в одном из ростовых состояний, через  $\theta_g(t)$ , а вероятность того, что она в стадии деления, — через  $\theta_m(t)$ .



Обозначим активность переходов из одного состояния в следующее с подстрочными индексами, соответствующими вероятностям, из которых происходит переход. Таким образом, активность переходов при росте равна  $\mu_g$  ( $0 \leq g \leq m - 1$ ), а активность полного разделения клетки на дочерние равна  $\mu_m$ . Аналитически такой граф может быть описан системой дифференциальных уравнений, которая полностью описывает изменение состояния клетки во времени:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d\theta_0(t)}{dt} = -\mu_0\theta_0(t) + \mu_m\theta_m(t), \\ \frac{d\theta_1(t)}{dt} = -\mu_1\theta_1(t) + \mu_0\theta_0(t), \\ \dots\dots\dots \\ \frac{d\theta_g(t)}{dt} = -\mu_g\theta_g(t) + \mu_{g-1}\theta_{g-1}(t); [0 \leq g \leq m - 1], \\ \dots\dots\dots \\ \frac{d\theta_m(t)}{dt} = -\mu_m\theta_m(t) + \mu_{m-1}\theta_{m-1}(t). \end{array} \right.$$

Условие нормировки по всем состояниям:

$$\theta_m + \sum_{g=0}^{m-1} \theta_g = 1.$$

Интегрируя полученную систему уравнений, можно полностью описать динамику онтогенеза клетки для любого момента времени. Между тем точное формальное описание циклических графов представляет собой сложную задачу в математическом отношении из-за проблем с интегрированием [Карлин, 1968]. При этом возможны отдельные, частные решения, которые можно использовать в оценке морфологической структуры популяций микроводорослей.

**Стационарный случай.** Особый интерес представляет решение системы уравнений для стационарного случая. В стационарном (динамически равновесном) процессе вероятности состояний равны их пределам:

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \theta_g(t) = \theta_g; \quad 0 \leq g \leq m-1, \quad \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \theta_m(t) = \theta_m,$$

а производные вероятностей по времени равны нулю:

$$\frac{d\theta_g(t)}{dt} = 0; \quad (0 \leq g \leq m-1), \quad \frac{d\theta_m(t)}{dt} = 0.$$

Система дифференциальных уравнений превращается в алгебраическую:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d\theta_0}{dt} = 0 = -\mu_0\theta_0 + \mu_m\theta_m, \\ \frac{d\theta_1}{dt} = 0 = -\mu_1\theta_1 + \mu_0\theta_0, \\ \dots\dots\dots \\ \frac{d\theta_g}{dt} = 0 = -\mu_g\theta_g + \mu_{g-1}\theta_{g-1}; \quad [0 \leq g \leq m-1], \\ \dots\dots\dots \\ \frac{d\theta_m}{dt} = 0 = -\mu_m\theta_m + \mu_{m-1}\theta_{m-1}. \end{array} \right.$$

Выражаем искомые вероятности для интерфазы через вероятность начального состояния:

$$\theta_1 = \frac{\mu_0}{\mu_1}\theta_0, \quad \theta_2 = \frac{\mu_0}{\mu_2}\theta_1 = \frac{\mu_0}{\mu_2} \frac{\mu_0}{\mu_1}\theta_0, \quad \dots, \quad \theta_g = \frac{(\mu_0)^g}{\prod_{g=0}^{m-1} \mu_g}\theta_0.$$

Вероятность возрастного состояния клетки в стадии деления:

$$\theta_m = \frac{\mu_0}{\mu_m}\theta_0.$$

Условие нормировки по всем состояниям:

$$\frac{\mu_0}{\mu_m}\theta_0 + \sum_{g=0}^{m-1} \frac{(\mu_0)^g}{\prod_{g=0}^{m-1} \mu_g}\theta_0 = 1.$$

Отсюда получаем зависимости плотности вероятности нахождения клетки в состоянии роста ( $\Theta_g$ ) и в стадии деления ( $\Theta_m$ ):

$$\Theta_g = \frac{\theta_g}{\frac{\mu_0}{\mu_m} \theta_0 + \sum_{g=0}^{m-1} \frac{(\mu_0)^g}{\prod_{g=0}^{m-1} \mu_g} \theta_0} = \frac{\frac{(\mu_0)^g}{\prod_{g=0}^{m-1} \mu_g}}{\frac{\mu_0}{\mu_m} + \sum_{g=0}^{m-1} \frac{(\mu_0)^g}{\prod_{g=0}^{m-1} \mu_g}};$$

$$\Theta_m = \frac{\theta_m}{\frac{\mu_0}{\mu_m} \theta_0 + \sum_{g=0}^{m-1} \frac{(\mu_0)^g}{\prod_{g=0}^{m-1} \mu_g} \theta_0} = \frac{\frac{\mu_0}{\mu_m}}{\frac{\mu_0}{\mu_m} + \sum_{g=0}^{m-1} \frac{(\mu_0)^g}{\prod_{g=0}^{m-1} \mu_g}}.$$

Использование полученной модели для описания возрастного или размерного распределения клеток в культуре микроводорослей возможно только при известной связи вероятностных коэффициентов модели онтогенеза с кинетическими характеристиками культуры. Прежде всего учитываем, что последние уравнения получены для непрерывных динамически равновесных условий. Следовательно, уравнения могут быть применимы для непрерывных культур микроводорослей. Это означает, что плотности вероятности нахождения клетки в состоянии роста и в стадии деления будут показывать количественную долю растущих ( $n_g/N$ ) и долю делящихся ( $n_m/N$ ) клеток в их общем количестве ( $N$ ):

$$n_g + n_m = N,$$

$$\frac{n_g}{N} = \Theta_g = \frac{\frac{(\mu_0)^g}{\prod_{g=0}^{m-1} \mu_g}}{\frac{\mu_0}{\mu_m} + \sum_{g=0}^{m-1} \frac{(\mu_0)^g}{\prod_{g=0}^{m-1} \mu_g}}; \quad \frac{n_m}{N} = \Theta_m = \frac{\frac{\mu_0}{\mu_m}}{\frac{\mu_0}{\mu_m} + \sum_{g=0}^{m-1} \frac{(\mu_0)^g}{\prod_{g=0}^{m-1} \mu_g}}.$$

Онтогенетическое состояние клеток описывается набором вероятностных коэффициентов, которые определяют переходы из одного состояния в другое, причём данный процесс является циклическим: в интерфазе он направлен в сторону роста, а в фазе деления возвращает клетку в исходное состояние. Скорость переходов учитывается коэффициентами активности, которые в целом определяют жизненный цикл. Установлено, что в жизненном цикле микроводорослей существуют две фазы — светозависимая и светонезависимая [Цоглин, Клячко-Гурвич, 1980; Цоглин, Пронина, 2012]. Первая относится к интерфазе, вторая — к митозу.

Непрерывность роста как культуры микроводорослей, так и отдельной клетки характеризуется постоянством удельной скорости, иными словами, экспоненциальным ростом плотности (концентрации биомассы) культуры и биомассы клетки. Непрерывность роста биомассы при непрерывном освещении позволяет упростить уравнение для плотности вероятности нахождения клетки в состоянии роста и митоза:

$$\mu_0 = \mu_g = \text{const}, \quad \mu_m = \text{const},$$

$$\Theta_g = \frac{\theta_g}{\frac{\mu_g}{\mu_m} + \sum_{g=0}^{m-1} \frac{(\mu_g)^g}{\prod_{g=0}^{m-1} \mu_g}} = \frac{1}{1 + \mu_g/\mu_m}, \quad \Theta_m = \frac{\theta_m}{\frac{\mu_g}{\mu_m} + \sum_{g=0}^{m-1} \frac{(\mu_g)^g}{\prod_{g=0}^{m-1} \mu_g}} = \frac{\mu_g/\mu_m}{1 + \mu_g/\mu_m},$$

$$\Theta_g = \frac{\mu_m}{\mu_g + \mu_m}, \quad \Theta_m = \frac{\mu_g}{\mu_g + \mu_m}.$$

**Влияние света на возрастное состояние клеток.** При непрерывном фотолитотрофном [Стуколова, Тренкеншу, 2020] росте микроводорослей длительность интерфазы будет зависеть от интенсивности света, при которой происходит рост клетки. Это означает, что активность переходов возрастных состояний в интерфазе также связана со световыми условиями, в которых находится клетка. Влияние света на удельную скорость роста биомассы в интерфазе будет описываться уравнением [Лелеков, Тренкеншу, 2019]:

$$\mu_g = \begin{cases} \mu_{gmax}(i - i_{cp}), & i_{cp} \leq i \leq 1; \\ \mu_{gmax}, & i - i_{cp} \geq 1. \end{cases}$$

Здесь  $\mu_{gmax}$  — максимальная удельная скорость роста массы клетки при насыщающей интенсивности света;

$i$  — интенсивность света, нормированная относительно насыщающей;

$i_{cp}$  — компенсационный пункт фотосинтеза в нормированных единицах.

В результате плотность вероятности нахождения клетки в состоянии роста или митоза будет зависеть от ненасыщающей интенсивности света по уравнению:

$$\Theta_g = \frac{\mu_m}{\mu_{gmax}(i - i_{cp}) + \mu_m}, \quad (i_{cp} \leq i \leq 1); \quad \Theta_m = \frac{\mu_{gmax}(i - i_{cp})}{\mu_{gmax}(i - i_{cp}) + \mu_m}, \quad (i_{cp} \leq i \leq 1).$$

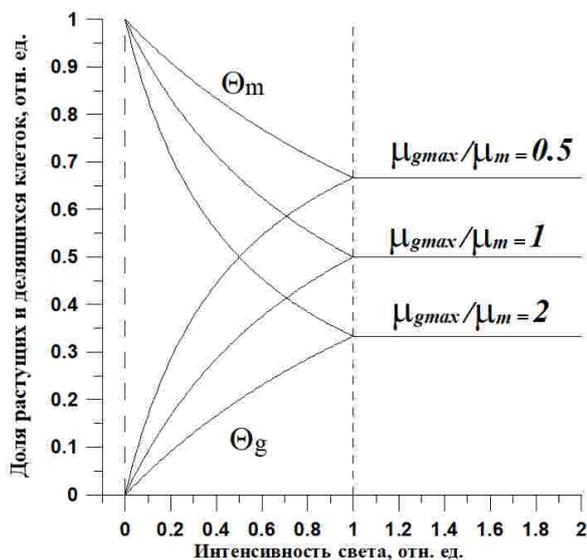
При интенсивностях света, равных или превышающих насыщающую:

$$\Theta_g = \frac{\mu_m}{\mu_{gmax} + \mu_m}, \quad (i - i_{cp}) \geq 1; \quad \Theta_m = \frac{\mu_{gmax}}{\mu_{gmax} + \mu_m}, \quad (i - i_{cp}) \geq 1.$$

С учётом того, что максимальные активности переходов при росте и делении представляют собой видоспецифические константы, их соотношение ( $\mu_{gmax}/\mu_m$ ) также является видоспецифической константой. Это позволяет записать последние уравнения в виде:

$$\begin{cases} \Theta_g = \frac{1}{1 + \mu_{gmax}(i - i_{cp})/\mu_m}, & (i_{cp} \leq i \leq 1); \quad \Theta_m = \frac{\mu_{gmax}(i - i_{cp})/\mu_m}{1 + \mu_{gmax}(i - i_{cp})/\mu_m}, & (i_{cp} \leq i \leq 1), \\ \Theta_g = \frac{1}{1 + \mu_{gmax}/\mu_m}, & (i - i_{cp}) \geq 1; \quad \Theta_m = \frac{\mu_{gmax}/\mu_m}{1 + \mu_{gmax}/\mu_m}, & (i - i_{cp}) \geq 1. \end{cases}$$

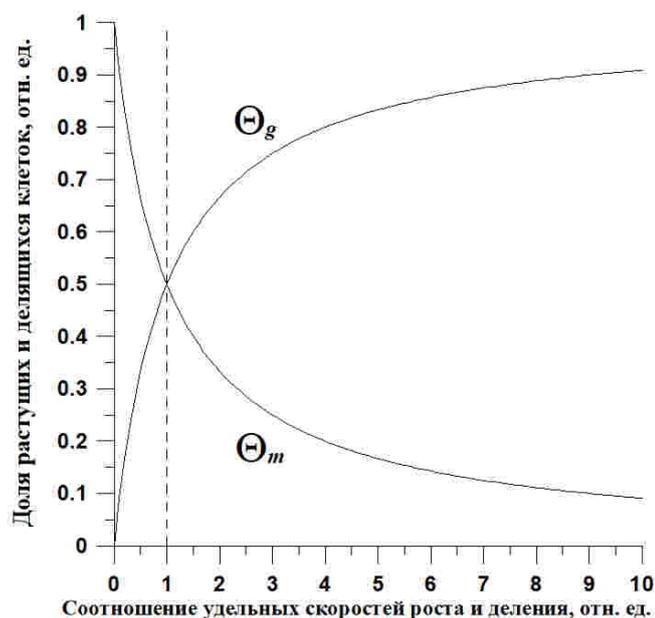
Графическая иллюстрация полученных уравнений приведена на рис. 1.



**Рис. 1.** Зависимости доли клеток, находящихся в интерфазе ( $\Theta_g$ ) и в фазе митоза ( $\Theta_m$ ), от интенсивности света при различных видоспецифических соотношениях (указаны цифрами) удельных скоростей роста массы клеток и скорости митоза ( $\mu_{gmax}/\mu_m$ )

**Fig. 1.** Dependence of the cell proportion in the interphase ( $\Theta_g$ ) and in the mitosis phase ( $\Theta_m$ ) on light intensity at different species-specific ratios (shown by numbers) of specific growth rate of the cell mass and mitosis rate ( $\mu_{gmax}/\mu_m$ )

Рис. 2 наглядно показывает, как зависит морфологическая структура популяции микроводорослей при насыщающей интенсивности света от видоспецифического соотношения  $\mu_{gmax}/\mu_m$ .



**Рис. 2.** Зависимости доли клеток, находящихся в интерфазе ( $\Theta_g$ ) и в фазе митоза ( $\Theta_m$ ), от видоспецифического соотношения удельных скоростей роста массы клеток и скорости митоза ( $\mu_{gmax}/\mu_m$ ) при насыщающей интенсивности света

**Fig. 2.** Dependence of the cell proportion in the interphase ( $\Theta_g$ ) and in the mitosis phase ( $\Theta_m$ ) on the species-specific ratio of specific growth rate of the cell mass and mitosis rate ( $\mu_{gmax}/\mu_m$ ) at saturating light intensity

Здесь необходимо отметить важное следствие полученных уравнений. Из последнего уравнения следует, что можно экспериментально найти количественное значение видоспецифического соотношения  $\mu_{gmax}/\mu_m$ . Для этого необходимо найти распределение растущих или делящихся клеток в непрерывной культуре микроводорослей при насыщающей интенсивности света:

$$(i - i_{cp}) \geq 1,$$

$$\frac{\mu_{gmax}}{\mu_m} = \frac{1 - \Theta_g}{\Theta_g}; \quad \frac{\mu_{gmax}}{\mu_m} = \frac{\Theta_m}{1 - \Theta_m}.$$

**Связь удельной скорости роста в культуре с плотностью вероятности возрастного состояния клеток.** Вначале определим связь удельной скорости роста с активностями переходов клетки из одного состояния в следующее. Для этого сделаем некоторые преобразования:

$$\tau_z = \tau_g + \tau_m, \quad \frac{\ln d}{\mu} = \frac{\ln d}{\mu_g} + \frac{\ln d}{\mu_m}, \quad \frac{1}{\mu} = \frac{1}{\mu_g} + \frac{1}{\mu_m}, \quad \mu = \frac{\mu_g \mu_m}{\mu_g + \mu_m}.$$

Сравнивая этот результат с полученной плотностью вероятности возрастных состояний клетки, окончательно получим:

$$\Theta_g = \frac{\mu_m}{\mu_g + \mu_m}, \quad \Theta_m = \frac{\mu_g}{\mu_g + \mu_m},$$

$$\mu = \frac{\mu_g \mu_m}{\mu_g + \mu_m} = \mu_g \Theta_g = \mu_m \Theta_m.$$

Следствием полученных уравнений связи является возможность оценки морфологической структуры популяции клеток микроводорослей при различной удельной скорости роста культуры микроводорослей. Эта оценка определяется простой формулой:

$$\frac{n_g}{N} = \Theta_g = \frac{\mu}{\mu_g}; \quad \frac{n_m}{N} = \Theta_m = \frac{\mu}{\mu_m}.$$

**Вывод.** На основе представления о двух ключевых фазах, составляющих жизненный цикл клетки, — интерфазе и фазе деления — разработана вероятностная модель динамики изменения возрастного состояния клеток микроводорослей в онтогенезе.

Возрастное состояние микроводорослевой клетки характеризуется величиной её биомассы, а переходы из одного состояния в другое — активностью роста и деления. Для фотолитотрофных условий выращивания микроводорослей интерфазу рассматривают как светозависимый процесс, при котором происходит рост биомассы клетки. Фаза деления не зависит от света и наступает после достижения клеткой определённой массы.

Найдено частное решение модели для динамически равновесного роста микроводорослей в культуре при различной интенсивности света. Показано, что активности переходов клетки из состояния роста в стадию цитокинеза — это видоспецифические параметры культуры микроводорослей, а их количественное соотношение является постоянным при насыщающей интенсивности света.

Показано, что в непрерывной культуре микроводорослей, растущей фотолитотрофно, удельная скорость роста связана с морфологической структурой популяции клеток простыми прямо пропорциональными уравнениями с видоспецифическими коэффициентами — максимальной скоростью роста в интерфазе (при насыщающей интенсивности света) и активностью деления клеток при митозе.

*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).*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Карлин С. Детерминированный рост популяции с распределением по возрастам // Карлин С. *Основы теории случайных процессов*. Москва : Мир, 1968. С. 387–395. [Karlin S. *Determinirovanniy rost populyatsii s raspredeleniem po vozrastam*. In: Karlin S. *Osnovy teorii sluchainykh protsessov*. Moscow : Mir, 1968, pp. 387–395. (in Russ.)]
2. Лелеков А. С., Тренкеншу Р. П. Моделирование световых кривых фотосинтеза линейными сплайнами // *Экология гидросферы*. 2019. № 2 (4). С. 20–29. [Lelekov A. S., Trenkenshu R. P. Modeling of photosynthesis light curves by linear splines. *Ekologiya gidrosfery*, 2019, no. 2 (4), pp. 20–29. (in Russ.)]. [https://doi.org/10.33624/2587-9367-2019-2\(4\)-20-29](https://doi.org/10.33624/2587-9367-2019-2(4)-20-29)
3. Ризниченко Г. Ю. *Лекции по математическим моделям в биологии*. Москва : Изд-во РХД, 2011. 560 с. [Riznichenko G. Yu. *Lektsii po matematicheskim modelyam v biologii*. Moscow : Izd-vo RKhD, 2011, 560 p. (in Russ.)]
4. Степанова Н. В. Математические модели непрерывной культуры микроорганизмов, распределённых по возрастам и размерам // *Математические модели в экологии*. Горький : Изд-во ГГУ. 1980. С. 95–113. [Stepanova N. V. *Matematicheskie modeli nepreryvnoi kul'tury mikroorganizmov, raspredelennykh po vozrastam i razmeram*. In: *Matematicheskie modeli v ekologii*. Gorky : Izd-vo GGU, 1980, pp. 95–113. (in Russ.)]
5. Стуколова И. В., Тренкеншу Р. П. Основные типы питания водорослей (краткий глоссарий)

- // *Вопросы современной альгологии*. 2020. № 1 (22). С. 34–38. [Stukolova I. V., Trenkenshu R. P. The main types of algae nutrition (short glossary). *Voprosy sovremennoi algologii*, 2020, no. 1 (22), pp. 34–38. (in Russ.)]. [https://doi.org/10.33624/2311-0147-2020-1\(22\)-34-38](https://doi.org/10.33624/2311-0147-2020-1(22)-34-38)
6. Тренкеншу Р. П., Лелеков А. С., Новикова Т. М. Линейный рост морских микроводорослей в культуре // *Морской биологический журнал*. 2018. Т. 3, № 1. С. 53–60. [Trenkenshu R. P., Lelekov A. S., Novikova T. M. Linear growth of marine microalgae culture. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2018, vol. 3, no. 1, pp. 53–60. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.1.06>
  7. Цоглин Л. Н. Циклы развития клеток и физиологические свойства популяций микроводорослей : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.12. Москва, 1996. 77 с. [Tsoglin L. N. *Tsikly razvitiya kletok i fiziologicheskie svoystva populyatsii mikrovodoroslei* : avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk : 03.00.12. Moscow, 1996, 77 p. (in Russ.)]
  8. Цоглин Л. Н., Клячко-Гурвич Г. Л. Изменение функциональной активности хлоропласта в клеточном цикле хлореллы // *Физиология растений*. 1980. Т. 27, № 6. С. 1172–1179. [Tsoglin L. N., Klyachko-Gurvich G. L. Changes in functional activity of the chloroplast in the chlorella cell cycle. *Fiziologiya rastenii*, 1980, vol. 27, no. 6, pp. 1172–1179. (in Russ.)]
  9. Цоглин Л. Н., Пронина Н. А. *Биотехнология микроводорослей*. Москва : Научный мир, 2012. 184 с. [Tsoglin L. N., Pronina N. A. *Biotekhnologiya mikrovodoroslei*. Moscow : Nauchnyi mir, 2012, 184 p. (in Russ.)]
  10. Cvrčková F. A brief history of eukaryotic cell cycle research. In: *Concepts in Cell Biology – History and Evolution* / V. P. Sahi, F. Baluška (Eds). Cham, Switzerland : Springer, 2018, pp. 67–93. (Plant Cell Monographs (CELLMONO ; vol. 23)). [https://doi.org/10.1007/978-3-319-69944-8\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-319-69944-8_4)
  11. Helmstetter Ch. E. A ten-year search for synchronous cells: Obstacles, solutions, and practical applications. *Frontiers in Microbiology*, 2015, vol. 6, art. no. 238 (10 p.). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00238>
  12. Novák B., Tóth A., Csikász-Nagy A., Györfy B., Tyson J. J., Nasmyth K. Finishing the cell cycle. *Journal of Theoretical Biology*, 1999, vol. 99, iss. 2, pp. 223–233. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1999.0956>
  13. Pederson T. Historical review: An energy reservoir for mitosis, and its productive wake. *Trends in Biochemical Sciences*, 2003, vol. 28, iss. 3, pp. 125–129. [https://doi.org/10.1016/s0968-0004\(03\)00030-6](https://doi.org/10.1016/s0968-0004(03)00030-6)
  14. Sasabe M., Machida Y. Signaling pathway that controls plant cytokinesis. In: *Signaling Pathways in Plants* / Y. Machida, C. Lin, F. Tamanoi (Eds). London ; San Diego ; Oxford : Academic Press, 2014, chap. 6, pp. 145–165. (The Enzymes ; vol. 35). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-801922-1.00006-3>
  15. Sible J. C., Tyson J. J. Mathematical modeling as a tool for investigating cell cycle control networks. *Methods*, 2007, vol. 41, iss. 2, pp. 238–247. <https://doi.org/10.1016/j.ymeth.2006.08.003>
  16. Tyson J. J., Novák B. Regulation of the eukaryotic cell cycle: Molecular antagonism, hysteresis, and irreversible transitions. *Journal of Theoretical Biology*, 2001, vol. 210, iss. 2, pp. 249–263. <https://doi.org/10.1006/jtbi.2001.2293>
  17. Tyson J. J., Novák B. Temporal organization of the cell cycle. *Current Biology*, 2008, vol. 18, iss. 17, pp. R759–R768. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.07.001>
  18. Tyson J. J., Novák B. Models in biology: Lessons from modeling regulation of the eukaryotic cell cycle. *BMC Biology*, 2015, vol. 13, iss. 1, art. no. 46 (10 p.). <https://doi.org/10.1186/s12915-015-0158-9>
  19. Wang J. D., Levin P. A. Metabolism, cell growth and the bacterial cell cycle. *Nature Reviews Microbiology*, 2009, vol. 7, iss. 11, pp. 822–827. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2202>
  20. Wilkins A. S., Holliday R. The evolution of meiosis from mitosis. *Genetics*, 2009, vol. 181, iss. 1, pp. 3–12. <https://doi.org/10.1534/genetics.108.099762>
  21. Winter A. W. Ueber die Vermehrung der Pflanzenzellen durch Theilung. [dissertation]. Tübingen : L. F. Fues, 1835. 20 S.

**RELATIONSHIP  
BETWEEN GROWTH CHARACTERISTICS OF MICROALGAE CULTURE  
AND AGE-SPECIFIC CELL STATE IN ONTOGENESIS  
(PROBABILISTIC MODEL)**

**R. P. Trenkenshu**

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation  
E-mail: [r.trenkenshu@rambler.ru](mailto:r.trenkenshu@rambler.ru)

The article presents a quantitative model of the dependence of the morphological structure of the continuous microalgae culture on external lighting and species-specific cell parameters. The modeling is based on the concept of two main phases that make up the cell life cycle – interphase and division phase. The interphase is regarded as a light-dependent process during which cell biomass increases. The division phase does not depend on light and occurs when a cell reaches a certain mass equal to (or higher than) the sum of masses of daughter cells. The division stage ends with cytokinesis: a cell splits into daughter cells. The age-specific microalgae cell state is characterized by the value of its biomass, while transitions from one state to another are characterized by the activity (growth and division). The model is represented by a system of differential equations that fully describe the dynamics of ontogenesis. A particular solution of the model for dynamically equilibrium growth of microalgae in the culture at different light intensity is analyzed. As shown, in the continuous microalgae culture under photolithotrophic conditions, the specific growth rate is related to the morphological structure of the cell population by simple directly proportional equations with species-specific coefficients. These coefficients are the maximum growth rate in the interphase (at saturating light intensity) and cell division activity in mitosis.

**Keywords:** microalgae, ontogenesis, age-specific cell state, interphase, mitosis, probabilistic model, growth rate, morphological structure of culture

ЗАМЕТКИ

УДК [582.273:581.9](265.2/5)

**О РАСПРОСТРАНЕНИИ МОРСКОЙ ВОДОРОСЛИ  
*LUKINIA DISSECTA* PERESTENKO (RHODYMENIACEAE, RHODYMENIALES)  
В СЕВЕРНОЙ ПАЦИФИКЕ**

© 2023 г. **О. Н. Селиванова, Г. Г. Жигадлова**

Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН,  
Петропавловск-Камчатский, Российская Федерация  
E-mail: [oselivanova@mail.ru](mailto:oselivanova@mail.ru)

Поступила в редакцию 05.04.2022; после доработки 08.06.2022;  
принята к публикации 20.10.2022; опубликована онлайн 14.03.2023.

Красная водоросль *Lukinia dissecta*, которую ранее нашли в лабораторном морском аквариуме, содержащем грунт и воду из Авачинского залива (Юго-Восточная Камчатка), впервые обнаружена в природных условиях в акватории Восточной Камчатки. Это значительно расширяет представления об ареале вида, который ранее считали дизъюнктивным и исключительно островным. На основании новых находок ареал вида признан протяжённым и, по-видимому, непрерывным, а наличие у авторов образцов *L. dissecta* с Аляски (США) позволило рассматривать вид как бореальный интерзональный панпацифический.

**Ключевые слова:** *Lukinia*, Камчатка, ареал, панпацифический вид

Описанный Л. П. Перестенко [1994] вид *Lukinia dissecta* Perestenko, 1996 (Rhodophyta), отнесённый автором к порядку Gigartinales, долгое время оставался таксоном с неопределённым систематическим положением на уровне семейства. Однако недавно дальневосточные учёные [Shibneva et al., 2022] провели кардинальный пересмотр статуса *L. dissecta* и пришли к однозначному выводу о принадлежности вида к семейству Rhodymeniaceae в составе порядка Rhodymeniales.

В результате наших исследований в лабораторном морском аквариуме, содержащем грунт и воду из Авачинского залива (Юго-Восточная Камчатка), были обнаружены новые для этого региона водоросли, среди которых оказалась *L. dissecta* [Селиванова, Жигадлова, 2022]. Нами было высказано предположение, что нахождение необычных водорослей в аквариуме может быть индикатором их присутствия в водах Авачинского залива, и оно оправдалось в отношении *L. dissecta*: она вскоре была обнаружена в прикамчатской акватории. Данные о находках отражены на рис. 1 и 2 (акватории 2 и 3).

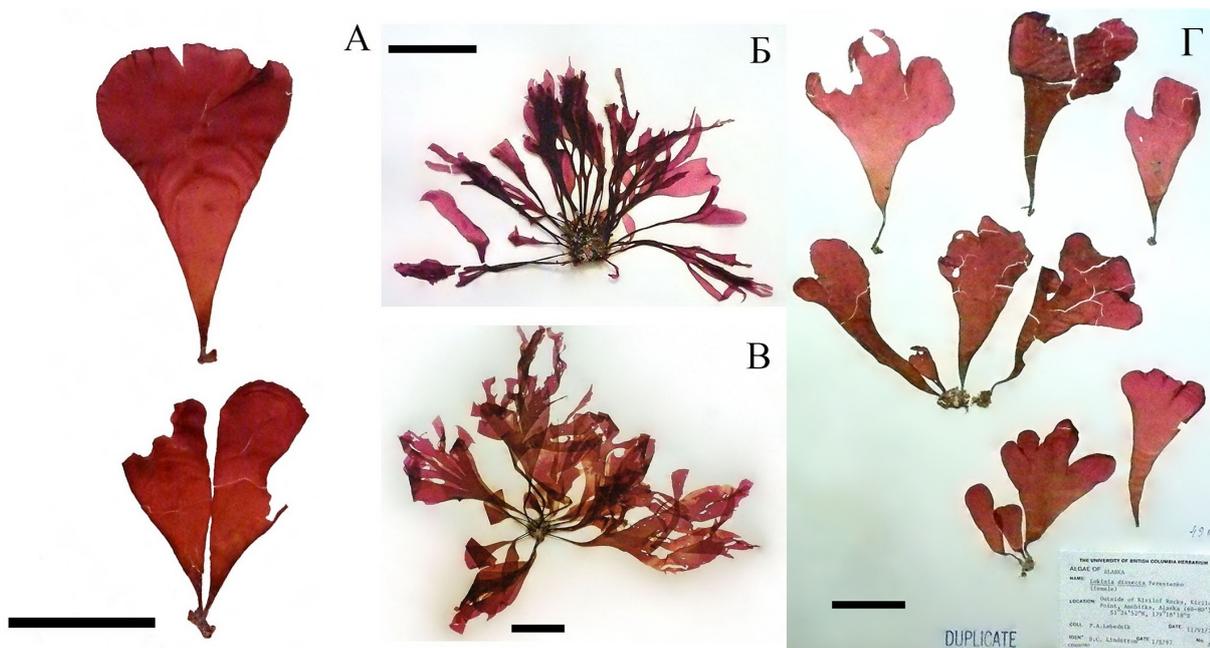
Целью работы было уточнить ареал вида *L. dissecta* с учётом всех известных к настоящему времени данных о распространении этой водоросли.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Определение аквариумных и природных образцов водорослей, собранных у Юго-Восточной Камчатки, выполняли с использованием светового микроскопа Olympus CX31. При идентификации материала проводили сравнение с оригинальным описанием таксона и сведениями из других опубликованных по данному виду работ [Клочкова и др., 2009; Лопатина, Клочкова, 2016; Перестенко, 1994; Shibneva et al., 2022]. Образцы фотографировали с помощью цифровой камеры Olympus SZ-20. Изученный материал хранится в лаборатории гидробиологии Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение наших образцов *L. dissecta* показало их близкое морфологическое сходство с представителями родов *Palmaria* Stackhouse, 1802 и *Sparlingia* G. W. Saunders, I. W. Strachan et Kraft, 1999. *L. dissecta* также имеет узкоклинновидное основание и расширенную кверху пластинчатую часть с различной степенью рассечения верхушки (верхушка от почти цельной до глубоко рассечённой). Полиморфный внешний облик растений показан на рис. 1. Однако *L. dissecta* отличается от представителей близких родов строением подкорковых клеток и клеток сердцевины, а также строением цистокарпа [Лопатина, Клочкова, 2016; Shibneva et al., 2022]. Это позволяет достоверно отличать её образцы от близкородственных.

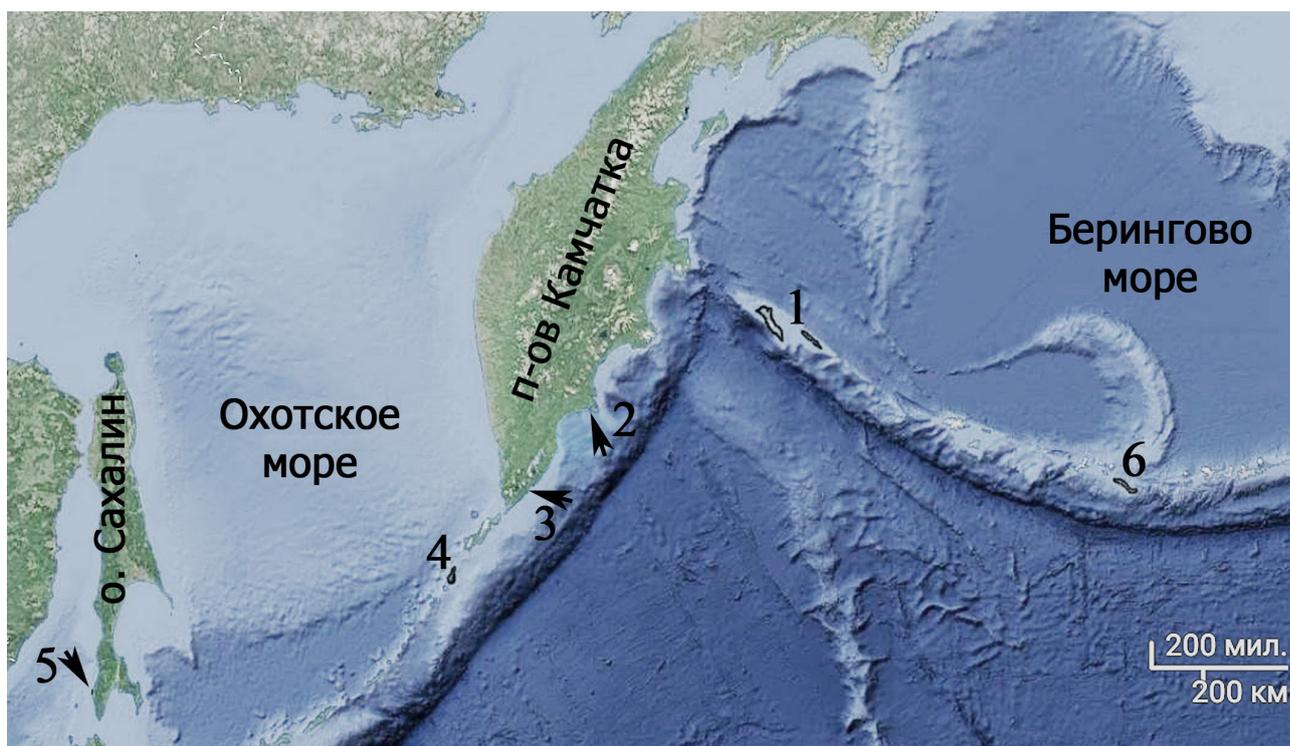


**Рис. 1.** *Lukinia dissecta* из различных местообитаний: собранная у Командорских островов (А), у мыса Бараний (Б), в бухте Вестник (В) и у острова Амчитка (Г). Шкала: А, Г — 4,5 см; Б, В — 3 см

**Fig. 1.** *Lukinia dissecta* from different habitats: sampled at the Commander Islands (A), at Cape Baraniy (B), in Vestnik Bay (B), and at Amchitka Island (Г). Scale: A, Г, 4.5 cm; Б, В, 3 cm

Полученные нами сведения о распространении *L. dissecta* расходятся с более ранними. Так, считалось, что *L. dissecta* распространена только в российских водах Дальнего Востока и, кроме Командорских островов (типовое местообитание), встречается у Сахалина и Курильских островов [Клочкова и др., 2009; Лопатина, Клочкова, 2016; Перестенко, 1994]. Однако находки *L. dissecta* сначала в лабораторном морском аквариуме, содержащем грунт и воду из Авачинского залива [Юго-Восточная Камчатка] [Селиванова, Жигадлова, 2022], а затем — в акватории

Восточной Камчатки [мыс Бараний (залив Авачинский) и бухта Вестник (Юго-Восточная Камчатка) (рис. 2, акватории 2 и 3 соответственно)] значительно расширили представления о её ареале. Вполне закономерно, что *Lukinia*, описанная с Командорских островов, а после найденная намного южнее, на Сахалине и Курилах, могла попасть туда только через прикамчатскую акваторию. Кроме того, имеющиеся у нас гербарные образцы этой водоросли, которые были любезно присланы доктором Сандрой Линдстром (Sandra C. Lindstrom) (Университет Британской Колумбии, Канада), собранные на Аляске (США) (рис. 2, акватория 6), позволили нам предполагать ещё более обширный непрерывный ареал *L. dissecta* в северной части Тихого океана [Селиванова, Жигадлова, 2022]. Это отражено на рис. 2.



**Рис. 2.** Карта мест обнаружения *Lukinia dissecta* в Северной Пацифике. Российская акватория: Командорские острова (1), мыс Бараний (залив Авачинский) (2); бухта Вестник (Юго-Восточная Камчатка) (3); остров Онекотан (Северные Курилы) (4); мыс Лопатина (остров Сахалин) (5). Американский сектор: остров Амчитка (Алеутские острова, Аляска, США) (6)

**Fig. 2.** Location map of *Lukinia dissecta* in the Northern Pacific. Russian water area: the Commander Islands (1); Cape Baraniy (the Avacha Bay) (2); Vestnik Bay (the Southeastern Kamchatka) (3); the Onkotan Island (the Northern Kuriles) (4); Cape Lopatin (the Sakhalin Island) (5). American sector: Amchitka Island (the Aleutian Islands, Alaska, USA) (6)

**Заключение.** Изучение *Lukinia dissecta* из Авачинского залива показало, что этот вид имеет протяжённый ареал в Северной Пацифике (от Командорских островов до Сахалина и Курил через Восточную Камчатку), а ранее его рассматривали как дизъюнктивный и исключительно островной. Присутствие *L. dissecta* на Аляске позволило заключить, что она ещё более широко распространена в Тихом океане и должна рассматриваться как бореальный интерзональный панпацифический вид (обитающий также в Американском секторе).

**Благодарность.** Благодарим своих коллег за участие в сборе водорослей и Сандру Линдстром (Канада) — за предоставление гербарных образцов водорослей.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Клочкова Н. Г., Королева Т. Н., Кусиди А. Э. *Атлас водорослей-макрофитов прикамчатских вод*. Т. 2. *Красные водоросли*. Петропавловск-Камчатский : Изд-во КамчатНИРО, 2009. 303 с. [Klochkova N. G., Koroleva T. N., Kusidi A. E. *Marine Algae of Kamchatka and Surrounding Areas*. Vol. 2. *Red Seaweeds*. Petropavlovsk-Kamchatsky : KamchatNIRO Publishing, 2009, 303 p. (in Russ.)]
2. Лопатина Н. А., Клочкова Н. Г. Род *Lukinia* (Rhodophyta: Gigartinales) в морях российского Дальнего Востока. *Вестник Камчатского государственного технического университета*. 2016. № 36. С. 74–78. [Lopatina N. A., Klochkova N. G. The genus *Lukinia* (Rhodophyta: Gigartinales) in the Far-Eastern seas of Russia. *Vestnik Kamchatskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2016, no. 36, pp. 74–78. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2016-36-74-78>
3. Перестенко Л. П. *Красные водоросли дальневосточных морей России*. Санкт-Петербург : Изд-во «Ольга», 1994. 331 с. [Perestenko L. P. *Red Algae of the Far-Eastern Seas of Russia*. Saint Petersburg : Olga, 1994, 331 p. (in Russ.)]
4. Селиванова О. Н., Жигадлова Г. Г. Находка в лабораторном морском аквариуме водорослей, новых для Юго-Восточной Камчатки. *Биология моря*. 2022. Т. 48, № 2. С. 133–139. [Selivanova O. N., Zhigadlova G. G. On the finding of algae new to Southeastern Kamchatka in a laboratory marine aquarium. *Biologiya morya*, 2022, vol. 48, no. 2, pp. 129–134. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S1063074022020092>
5. Shibneva S. Yu., Skriptsova A. V., Semenchenko A. A. Molecularly assisted taxonomic studies of marine red algae from the north-western Pacific: Establishing the ordinal and family positions of the genus *Lukinia* and the monospecific status of the genus *Sparlingia* (Rhodymeniales). *Phycologia*, 2022, vol. 61, iss. 1, pp. 37–44. <https://doi.org/10.1080/00318884.2021.1988488>

**ON THE DISTRIBUTION OF MARINE ALGA  
LUKINIA DISSECTA PERESTENKO (RHODYMENIACEAE, RHODYMENIALES)  
IN THE NORTHERN PACIFIC**

**O. N. Selivanova and G. G. Zhigadlova**

Kamchatka Branch of the Pacific Geographical Institute, Far Eastern Branch  
of the Russian Academy of Sciences, Petropavlovsk-Kamchatsky, Russian Federation  
E-mail: [oselivanova@mail.ru](mailto:oselivanova@mail.ru)

The red alga *Lukinia dissecta*, previously found in a laboratory marine aquarium containing water and substrate (bottom stones and broken shells) from the Avacha Bay (the Southeastern Kamchatka), was first discovered in natural conditions in the Eastern Kamchatka waters. This significantly broadens the concept of the range of the species, which was previously considered disjunctive and exclusively insular. Based on new findings, the species range is reported as extended and, apparently, continuous. The availability of *L. dissecta* samples from Alaska (USA) in the authors' possession made it possible to consider the species as a boreal interzonal pan-Pacific one.

**Keywords:** *Lukinia*, Kamchatka, range, pan-Pacific species

ХРОНИКА И ИНФОРМАЦИЯ

УДК 574.5(091)

**ВЫДАЮЩИЙСЯ ОТЕЧЕСТВЕННЫЙ ЗООЛОГ И ГИДРОБИОЛОГ  
ВЛАДИСЛАВ ВИЛЬГЕЛЬМОВИЧ ХЛЕБОВИЧ,  
К 90-ЛЕТИЮ**

© 2023 г. Н. В. Шадрин<sup>1</sup>, М. И. Орлова<sup>2,3</sup>, Е. В. Ануфриева<sup>1</sup>, А. О. Смуров<sup>3</sup>

<sup>1</sup>ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,  
Севастополь, Российская Федерация

<sup>2</sup>Санкт-Петербургский научный центр Российской академии наук,  
Санкт-Петербург, Российская Федерация

<sup>3</sup>Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Российская Федерация  
E-mail: [lena\\_anufrueva@mail.ru](mailto:lena_anufrueva@mail.ru)

Поступила в редакцию 14.01.2023; после доработки 14.01.2023;  
принята к публикации 20.10.2022; опубликована онлайн 14.03.2023.

В 2022 г. исполнилось 90 лет выдающемуся зоологу и гидробиологу — профессору Владиславу Вильгельмовичу Хлебовичу. Очерк представляет собой краткий обзор его многогранной деятельности и вклада в науку.

**Ключевые слова:** Хлебович, основные результаты, солёность, эволюция, экология

Без эмоций, без страсти  
не может быть науки.  
*С. П. Королёв*  
(цит. по: [Хлебович, 2017d])

Результаты исследований доктора биологических наук, профессора Владислава Вильгельмовича Хлебовича отражены в научных публикациях, ставших классическими [Хлебович, 1974, 1981, 1996], в работах, напечатанных в последнее десятилетие [Смирнов и др., 2015; Хлебович, 2013а, b, c, 2014а, b, 2015а, b, c, d, e, f, 2016, 2017а, b, c, 2018, 2019, 2020; Хлебович, Иванов, 2018], и в воспоминаниях. Эти труды формируют целый пласт в понимании физиологической, экологической и эволюционной роли фактора солёности, аутоэкологии [Хлебович, 2015d] и тонких механизмов физиологических и поведенческих реакций водных беспозвоночных [Хлебович, 2015b], населяющих морские и континентальные воды, в особенности наиболее изменчивые водные системы — эстуарии [Хлебович, 2019]. Границы его интересов установить трудно, столь они обширны. В 2022 г. В. В. Хлебовичу исполнилось 90 лет.

Выдающийся отечественный зоолог родился 27 февраля 1932 г. в Воронеже. Его первые годы прошли в Воронежском заповеднике, где его отец Вильгельм Казимирович Хлебович работал с 1933 по 1939 г. заместителем директора по научной части, а мать Вера Михайловна — метеонаблюдателем. Сам Владислав Вильгельмович в автобиографической книге [2017d] вспоминал: «В детстве мир леса, прорезанный речкой Усманкой (потатарски «красавица»), казался бесконечным... Благодаря заповеднику я всегда хотел быть биологом и стал им». В 1939 г. отец перешёл на работу в Воронежский университет — доцентом на кафедре зоологии, которой руководил его учитель Константин Карлович Сент-Илер<sup>1</sup>. В Воронеже в том же году и пошёл в школу будущий биолог. В военные годы семья эвакуировалась в Воронежский заповедник (1942), отец находился в ополчении.



Фото с сайта <http://casp-geo.ru/>

В 1945 г. семья переехала в Браслав (Западная Белоруссия), на родину отца. В 1949 г. В. В. Хлебович с серебряной медалью окончил браславскую среднюю школу и воплотил свою мечту — поступил на биолого-почвенный факультет Ленинградского государственного университета, где выбрал кафедру зоологии беспозвоночных. Его учёба в ЛГУ началась с лекций Валентина Александровича Догеля<sup>2</sup>, с учебника которого «Зоология беспозвоночных», как правило, начиналась и университетская жизнь большинства советских студентов-биологов, принадлежащих к поколениям авторов данного сообщения, как в столичных, так и в провинциальных вузах. Самому В. А. Догелю в 2022 г. исполнилось бы 110 лет.

В 1954 г. Владислав Вильгельмович с отличием окончил университет. Его дипломная работа была посвящена полихетам. Он поступил в аспирантуру Зоологического института АН СССР и под руководством Павла Владимировича Ушакова (1903–1992) продолжил изучение полихет. Своего учителя В. В. Хлебович часто вспоминает устно и письменно с благодарностью и большим почтением [2017d]. Кандидатскую диссертацию «Многочетинковые черви (Polychaeta) литорали Курильских островов» он защитил в 1959 г. После отпуска, проведённого на Калининградской биостанции, ещё до защиты кандидатской диссертации Владислав Вильгельмович, как сам говорит, «заболел»: «Именно на этой орнитологической станции я получил вирус главных научных увлечений — полихетами-нереидами и фактором солёности». Эти увлечения привели его к ряду открытий и обобщений, принёсших известность и уважение среди коллег во всём мире. Его монография по полихетам вышла в серии «Фауна России» [Хлебович, 1996].

Начав в 1960 г. исследования в области солёностных адаптаций, он разработал концепцию критической солёности биологических процессов [Хлебович, 1974], которая получила широкое признание, а также дальнейшее развитие в его публикациях [Смирнов и др., 2015; Хлебович, 2014а, 2015с]. В 1971 г. он защитил докторскую диссертацию «Концепция критической солёности в зоологии». Вскоре была опубликована монография «Критическая солёность биологических

<sup>1</sup>К. К. Сент-Илер (1866–1941) — российский и советский зоолог, гидробиолог, организатор первой в Российской империи биологической станции [в Кандалакшском заливе Белого моря (Ковда)], профессор Юрьевского и Воронежского университетов.

<sup>2</sup>В. А. Догель (1882–1955) — российский и советский зоолог, член-корреспондент АН СССР (1939), доктор биологических наук, профессор, лауреат Ленинской премии.

процессов» [1974]. Развитие идей и получение новых данных закономерно привели к выходу ещё одного научного труда — «Аклимация животных организмов» [1981]. В 2008 г. «за серию работ по теме “Фактор солёности в зоологии”» он получил престижную для биологов премию имени Е. Н. Павловского Российской академии наук.

Одним из итогов работы В. В. Хлебовича в этом направлении стало создание признанной научным сообществом научной школы: он воспитал плеяду исследователей, включая кандидатов и докторов биологических наук. Изучая солёностные адаптации и осморегуляцию водных организмов, он обосновывал представления о физиологически пресноводных животных морского происхождения [Хлебович, Комендантов, 1985]. В настоящее время развитием его концепций занимаются многочисленные ученики и последователи, в числе которых и авторы данной публикации.

Нельзя не вспомнить о многолетнем интересе Владислава Вильгельмовича к вопросам фенотипических адаптаций и теории эволюции в целом. Считая, что особь надо рассматривать как неделимый квант жизни, свои сегодняшние исследования он сконцентрировал на экологии особи [Хлебович, 2012]. Он экспериментально показал, что в основе модификационной изменчивости часто лежат альтернативно включаемые средой наследственные программы, имеющиеся в генотипе особи, и один из путей диверсификации — формирование видов через последовательное создание и «выпадение» альтернативных норм экспрессии генов. Сейчас это подтверждено работами молекулярных генетиков.

Он был активным участником и организатором целого ряда экспедиций по изучению дальневосточных и арктических прибрежных районов нашей страны. Вспоминается, к примеру, 1971 г. (Н. Ш.): Баренцево море, в научном посёлке Дальние Зеленцы на зверобойной шхуне, уже своё отходившей, живут и работают две экспедиции Зоологического института — «Пресная жизнь» (руководитель — тогда ещё не академик А. Ф. Алимов) и «Солёные дали» (руководитель — В. В. Хлебович). В 1993 и 1994 гг. он руководил российско-американскими экспедициями по изучению арктических эстуариев. Был у Владислава Вильгельмовича и чернобыльский период: он много лет работал в составе комплексной радиоэкологической экспедиции по разделу «экология» комплексной программы по ликвидации последствий аварии на Чернобыльской АЭС, в 1987 г. был награждён почётной грамотой, а в 1997 г. — медалью «За спасение погибавших».

Говоря о В. В. Хлебовиче, невозможно не упомянуть о многогранности его талантов. По его словам, после известного орнитолога Алексея Сергеевича Мальчевского<sup>3</sup>, он был лучшим имитатором птичьих голосов в Ленинграде. Проявил себя и как выдающийся организатор науки: 12 лет он руководил Беломорской биологической станцией Зоологического института и сделал её лучшей в СССР. Об этом он написал книгу «Картеш и около» [2007]. Стоит ли перечислять всё, что сделал и продолжает делать этот удивительный человек? Владислав Вильгельмович имеет свой взгляд на многое, что далеко выходит за рамки его профессиональной научной деятельности, и с ним всегда очень интересно общаться. Он написал прекрасные научно-популярные книги [Хлебович, 1987, 1991, 2015g]. Через призму биологии он не боится смотреть и на человеческие проблемы, подтверждение чему — статьи в литературном журнале «Заря» (№ 5, 2002) «Таков наш безначальный мир... Биологические модели человеческих обществ» и в «Новой газете» (15.06.2005) «В строении мозга нет ни одного президента». Кроме того, он один из создателей публичных аквариумов в Санкт-Петербурге.

С В. В. Хлебовичем прочно ассоциируется понятие «активное творческое долголетие». Уже отпраздновав своё 80-летие, о котором мы также писали [Шадрин и др., 2012], он опубликовал серию интереснейших статей по роли калия в эволюции животных. Развивая идеи своего

<sup>3</sup>А. С. Мальчевский (1915–1985) — один из ведущих советских орнитологов, декан биолого-почвенного факультета Ленинградского государственного университета (1969–1973).

соавтора, друга и одноклассника, академика РАН Юрия Викторовича Наточина<sup>4</sup>, он убедительно показал, что жизнь зародилась в калиевой среде, а  $\text{Na}^+/\text{K}^+$ -АТФ-аза сыграла важную роль в эволюции животных. Представление об основополагающих публикациях, о деятельности по популяризации научных знаний и о философских размышлениях Владислава Вильгельмовича в десятилетие, пришедшее на период между двумя юбилеями, можно получить из библиографического списка в конце данного сообщения.

Владислав Вильгельмович Хлебович продолжает находиться в творческом поиске, и мы, друзья, последователи и ученики, желаем ему отменного здоровья и успехов!

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Смирнов А. В., Хлебович В. В. Гидробиолог В. В. Кузнецов: вся жизнь на передовой // *Природа*. 2015. № 5 (1197). С. 80–84. [Smirnov A. V., Khlebovich V. V. Marine biologist V. V. Kuznetsov: All life at the front line. *Priroda*, 2015, no. 5 (1197), pp. 80–84. (in Russ.)]
- Хлебович В. В. *Критическая солёность биологических процессов*. Ленинград : Наука, 1974. 236 с. [Khlebovich V. V. *The Critical Salinity of Biological Processes*. Leningrad : Nauka, 1974, 236 p. (in Russ.)]
- Хлебович В. В. *Акклимация животных организмов*. Ленинград : Наука, 1981. 136 с. [Khlebovich V. V. *Akklimatsiya zhivotnykh organizmov*. Leningrad : Nauka, 1981, 136 p. (in Russ.)]
- Хлебович В. В. *Пока ещё не домашние*. Москва : Агропромиздат, 1987. 160 с. [Khlebovich V. V. *Poka eshche ne domashnie*. Moscow : Agropromizdat, 1987, 160 p. (in Russ.)]
- Хлебович В. В. *Агрозоология*. Москва : Агропромиздат, 1991. 172 с. [Khlebovich V. V. *Agrozologiya*. Moscow : Agropromizdat, 1991, 172 p. (in Russ.)]
- Хлебович В. В. *Многощетинковые черви семейства Nereidae морей России и сопредельных вод*. Санкт-Петербург : Наука, 1996. 223 с. (Фауна России и сопредельных стран ; т. 22). [Khlebovich V. V. *Mnogoshchetinkovye chervi semeistva Nereidae morei Rossii i sopredel'nykh vod*. Saint-Petersburg : Nauka, 1996, 223 p. (Fauna of Russia and neighbouring countries ; vol. 22). (in Russ.)]
- Хлебович В. В. *Картези и около*. Москва : WWF России, 2007. 72 с. [Khlebovich V. V. *Kartesh i okolo*. Moscow : WWF Rossii, 2007, 72 p. (in Russ.)]
- Хлебович В. В. *Экология особи (очерки фенологических адаптаций животных)*. Санкт-Петербург : ЗИН РАН, 2012. 143 с. [Khlebovich V. V. *Ekologiya osobi (ocherki fenotipicheskikh adaptatsii zhivotnykh)*. Saint Petersburg : ZIN RAN, 2012, 143 p. (in Russ.)]
- Хлебович В. В. Опыт анализа графиков экспериментальных и полевых гидробиологических данных // *Астраханский вестник экологического образования*. 2013а. № 2 (24). С. 71–81. [Khlebovich V. V. The experience in the graphs analysis of the experimental and field hydrobiological data. *Astrakhanskii vestnik ekologicheskogo obrazovaniya*, 2013a, no. 2 (24), pp. 71–81. (in Russ.)]
- Хлебович В. В. Критическая солёность – гомеостаз – устойчивое развитие // *Труды Зоологического института РАН*. 2013б. Т. 317, прил. № 3. С. 3–6. [Khlebovich V. V. Critical salinity – homeostasis – sustainable development. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 2013b, vol. 317, suppl. 3, pp. 3–6. (in Russ.)]
- Хлебович В. В. К 75-летию ББС [Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцова] МГУ // *Природа*. 2013с. № 4 (1172). С. 42–43. [Khlebovich V. V. To the 75<sup>th</sup> anniversary of BBS [Nikolai Pertsov White Sea Biological Station] MGU. *Priroda*, 2013c, no. 4 (1172), pp. 42–43. (in Russ.)]
- Хлебович В. В. Этапы и принципы эволюции водно-солевых отношений организмов // *Биосфера*. 2014а. Т. 6, № 2. С. 170–175. [Khlebovich V. V. Milestones and principles of evolution of water–salt relationships in living organisms. *Biosfera*, 2014a, vol. 6, no. 2, pp. 170–175. (in Russ.)]
- Хлебович В. В. Контуры протоэволюции // *Природа*. 2014б. № 8 (1188). С. 93–94. [Khlebovich V. V. Sketches of protoevolution. *Priroda*, 2014b, no. 8 (1188), pp. 93–94. (in Russ.)]

<sup>4</sup>Ю. В. Наточин (род. 1932) — советский и российский учёный, физиолог, эволюционист, академик РАН, доктор биологических наук.

14. Хлебович В. В. Критическая солёность как маркер смены калиевой эпохи развития жизни на натриевую // *Успехи современной биологии*. 2015а. Т. 135, № 1. С. 18–20. [Khlebovich V. V. Critical salinity as a marker of transition from the potassium to sodium stage of life development. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2015a, vol. 135, no. 1, pp. 18–20. (in Russ.)]
15. Хлебович В. В. Прикладные аспекты концепции критической солёности // *Успехи современной биологии*. 2015b. Т. 135, № 3. С. 272–278. [Khlebovich V. V. Applied aspects of the concept of critical salinity. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2015b, vol. 135, no. 3, pp. 272–278. (in Russ.)]
16. Хлебович В. В. Презумпция морского начала в физиологии и экологии животных // *Труды Зоологического института РАН*. 2015с. Т. 319, № 4. С. 536–544. [Khlebovich V. V. Presumption of the marine beginning in the animal physiology and ecology. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 2015с, vol. 319, no. 4, pp. 536–544. (in Russ.)]
17. Хлебович В. В. Зарождение жизни и животных // *Природа*. 2015d. № 6 (1198). С. 69–71. [Khlebovich V. V. Origin of life and animals. *Priroda*, 2015d, no. 6 (1198), pp. 69–71. (in Russ.)]
18. Хлебович В. В. Особь как квант жизни // *Русский орнитологический журнал*. 2015е. Т. 24, № 1188. С. 3265–3273. [Khlebovich V. V. Individual as a quantum of life. *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2015е, vol. 24, no. 1188, pp. 3265–3273. (in Russ.)]
19. Хлебович В. В. Новое окно в эпигенетику // *Русский орнитологический журнал*. 2015f. Т. 24, № 1231. С. 4639–4653. [Khlebovich V. V. New window to epigenetics. *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2015f, vol. 24, no. 1231, pp. 4639–4653. (in Russ.)]
20. Хлебович В. В. *Животные и мы*. Москва : КДУ, 2015g. 49 с. [Khlebovich V. V. *Zhivotnye i my*. Moscow : KDU, 2015g, 49 p. (in Russ.)]
21. Хлебович В. В. О таксоценозах хищник-жертва // *Биосфера*. 2016. Т. 8, № 2. С. 151–154. [Khlebovich V. V. On predator-prey taxocenoses. *Biosfera*, 2016, vol. 8, no. 2, pp. 151–154. (in Russ.)]
22. Хлебович В. В. Воспоминания о Владимире Львовиче Вагине // *Учёные записки Казанского университета. Серия: Естественные науки*. 2017а. Т. 159, кн. 3. С. 361–366. [Khlebovich V. V. Memoirs of Vladimir Lvovich Wagin. *Uchenye zapiski Kazanskogo universiteta. Seriya Estestvennye nauki*, 2017a, vol. 159, no. 3, pp. 361–366. (in Russ.)]
23. Хлебович В. В. Адаптивные реакции организма в меняющейся среде // *Наука – школе* : сборник научных публикаций / Российская академия наук, Санкт-Петербургский научный центр. Санкт-Петербург : Арт-Экспресс, 2017b. Вып. 6. С. 33–46. [Khlebovich V. V. Adaptivnye reaktzii organizma v menyayushcheysya srede. *Nauka – shkole* : sbornik nauchnykh publikatsii / Rossiiskaya akademiya nauk, Sankt-Peterburgskii nauchnyi tsentr. Saint Petersburg : Art-Ekspress, 2017b, iss. 6, pp. 33–46. (in Russ.)]
24. Хлебович В. В. Акклимация животных организмов: основы теории и прикладные аспекты // *Успехи современной биологии*. 2017с. Т. 137, № 1. С. 20–28. [Khlebovich V. V. Acclimation of animal organisms: Basic theory and applied aspects. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2017с, vol. 137, no. 1, pp. 20–28. (in Russ.)]
25. Хлебович В. *Кадры из жизни одного зоолога. Воспоминания*. Москва : Новый хронограф, 2017d. 336 с. [Khlebovich V. *Kadry iz zhizni odnogo zoologa. Vospominaniya*. Moscow : Novyi khronograf, 2017d, 336 p. (in Russ.)]
26. Хлебович В. В. О стратегических решениях живой природы // *Успехи современной биологии*. 2018. Т. 138, № 6. С. 627–630. [Khlebovich V. V. On strategic solutions of living nature. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2018, vol. 138, no. 6, pp. 627–630. (in Russ.)]
27. Хлебович В. В., Иванов В. В. Эстуарные экосистемы и их место в устьевых природных комплексах Арктики (на примере устьевой области Енисея) // *Успехи современной биологии*. 2018. Т. 138, № 2. С. 218–224. [Khlebovich V. V., Ivanov V. V. Estuarine ecosystems and their place in natural river mouth complexes of the Arctic (by the example of the Yenisey mouth area). *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2018, vol. 138, no. 2, pp. 218–224. (in Russ.)]
28. Хлебович В. В. О зарождении и судьбе цивилизаций // *Успехи современной биологии*. 2019. Т. 139, № 2. С. 206–208. [Khlebovich V. V. About the origin and fate of extraterrestrial civilizations. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 2019, vol. 139, no. 2, pp. 206–208. (in Russ.)]
29. Хлебович В. В. «Древо жизни» – животные – человек – наука // *Русский орнитологический журнал*.

- журнал*. 2020. Т. 29, № 1923. С. 2192–2195. [Khlebovich V. V. The Tree of Life – animals – man – science. *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2020, vol. 29, no. 1923, pp. 2192–2195. (in Russ.)]
30. Хлебович В. В., Комендантов А. Ю. О физиологически пресноводных беспозвоночных морского происхождения // *Журнал общей биологии*. 1985. Т. 46, № 3. С. 331–335. [Khlebovich V. V., Komendantov A. Yu. On physiologically freshwater invertebrates of marine origin. *Zhurnal obshchei biologii*, 1985, vol. 46, no. 3, pp. 331–335. (in Russ.)]
31. Шадрин Н. В., Шульман Г. Е., Заика В. Е., Аладин Н. В., Плотников И. С., Смуров А. О. Юбилей доктора биологических наук, профессора Владислава Вильгельмовича Хлебовича // *Морской экологический журнал*. 2012. Т. 11, № 4. С. 108–109. [Shadrin N. V., Shulman G. E., Zaika V. E., Aladin N. V., Plotnikov I. S., Smurov A. O. Jubilee of DS (biol.), Prof. Vladislav Vil'hel'movich Khlebovich. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2012, vol. 11, no. 4, pp. 108–109. (in Russ.)]

**OUTSTANDING RUSSIAN ZOOLOGIST AND HYDROBIOLOGIST  
VLADISLAV KHLEBOVICH,  
ON HIS 90<sup>th</sup> BIRTHDAY**

**N. V. Shadrin<sup>1</sup>, M. I. Orlova<sup>2,3</sup>, E. V. Anufrieva<sup>1</sup>, and A. O. Smurov<sup>3</sup>**

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

<sup>2</sup>Saint Petersburg Research Center of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russian Federation

<sup>3</sup>Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russian Federation

E-mail: [lena\\_anufrieva@mail.ru](mailto:lena_anufrieva@mail.ru)

In 2022, Professor Vladislav Khlebovich, a prominent zoologist and hydrobiologist, turned 90. This essay is a brief review of his diverse activity and contribution to science.

**Keywords:** Khlebovich, main results, salinity, evolution, ecology

## К ЮБИЛЕЮ ДОКТОРА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК, ПРОФЕССОРА АЛЕКСАНДРА АЛЕКСАНДРОВИЧА СОЛДАТОВА



31 октября 2022 г. отметил свой 65-летний юбилей выдающийся гидробиолог Александр Александрович Солдатов — доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник, руководитель отдела физиологии животных и биохимии ФИЦ ИнБЮМ.

А. А. Солдатов посвятил работе в институте более 30 лет. Свыше 20 лет он работает в отделе физиологии животных и биохимии, с 2008 г. возглавляет его.

Александр Александрович — высококвалифицированный специалист в области экологической физиологии и биохимии морских организмов, который пользуется заслуженным авторитетом как в России, так и за её пределами. В его научном багаже — свыше 270 работ, в том числе 3 коллективные монографии.

А. А. Солдатов — научный руководитель шести успешно защищённых кандидатских диссертаций, а также многих исследовательских проектов. Его деятельность много-

гранна. Именно им впервые предложена классификация гипоксических состояний водных организмов, определены механизмы срочной и долговременной регуляции тканевого парциального давления кислорода у морских рыб, изучена значимость тканевого уровня липидов в коррекции диффузионной способности скелетных мышц в отношении кислорода. Кроме того, им установлен факт низкой диффузионной способности гистогематического барьера у низших позвоночных.

Александр Александрович выполнил значительный объём работ по изучению процессов гемопоэза у костистых рыб. Он впервые установил факт моноцикличности в функционировании эритроидного ростка кроветворной ткани на протяжении годового цикла, а также показал его сопряжённость с состоянием нереста. Обнаружил и описал колониеобразующие единицы в гемопоэтической ткани (передние почки, селезёнка). В экспериментальных условиях он изучил влияние гипоксии и гипотермии на гемопоэз. Описал процесс сбалансированного угнетения мембранных и метаболических функций (метаболический арест) у клеток красной крови рыб при адаптации к условиям внешнего экстремума. Определил морфофункциональные характеристики эритроидных элементов крови при клеточной дифференцировке.

Более того, А. А. Солдатов описал функциональные эффекты использования анестезирующих препаратов на костистых рыбах. Также он разработал методологию применения уретанового наркоза при проведении экспериментальных исследований.

Под его руководством выполнены комплексные полевые и экспериментальные работы по изучению функциональных, метаболических и молекулярных основ адаптации представителей черноморской малакофауны к существованию в условиях экстремальных экотопов (гипоксия (аноксия), сероводородная нагрузка, гипо- и гиперосмотические среды). В рамках этих исследований получены результаты, отражающие состояние клеточных систем и антиоксидантного ферментного комплекса, определён качественный и количественный состав каротиноидов.



На протяжении многих лет Александр Александрович проявляет себя как талантливый учёный и выдающийся педагог, передающий свой научный опыт новым поколениям исследователей. Более 20 лет А. А. Солдатов ведёт преподавательскую деятельность в Севастопольском государственном университете (кафедра «Техногенная безопасность и метрология») и в ряде других вузов Севастополя, являясь одним из ведущих преподавателей города в области морской биологии, физиологии и экологии. В настоящий момент он руководит работой четырёх аспирантов, а также является профессором отдела аспирантуры ФИЦ ИнБЮМ. В стенах СевГУ им подготовлено около 15 магистров и 30 бакалавров.

Александр Александрович является членом экспертного совета ВАК и председателем учёного совета ФИЦ ИнБЮМ, входит в состав редколлегии нескольких журналов, а также диссертационных советов нашего института и Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. На протяжении ряда лет он был членом программных комитетов нескольких ключевых научных конференций в области морской биологии и физиологии.

За проделанную работу ему присвоены звания «Почётный работник науки и высоких технологий» (Министерство науки и высшего образования РФ, 2021) и «Профессор года» (Российское профессорское собрание, 2021).

А. А. Солдатов — отзывчивый человек и замечательный семьянин. Этот именитый учёный — настоящий энтузиаст своего дела, который вдохновляет своей увлечённостью и собственным примером прививает любовь к науке молодым исследователям.

От имени всех коллег, друзей и благодарных учеников поздравляем дорогого Александра Александровича с юбилеем и желаем дальнейшей плодотворной работы и творческих успехов, новых открытий и свершений, счастья и благополучия!

*Коллектив отдела физиологии животных и биохимии ФИЦ ИнБЮМ*

## ON THE ANNIVERSARY OF D. SC., PROF. ALEKSANDER SOLDATOV

On 31 October, 2022, D. Sc., Prof. Aleksander Soldatov celebrated his 65<sup>th</sup> birthday. A. Soldatov, head of IBSS animal physiology and biochemistry department, is a specialist in ecological physiology and biochemistry of hydrobionts, author of more than 270 publications, chairman of IBSS scientific council, and deputy editor-in-chief of "Marine Biological Journal."

**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 № 13 от 20.10.2022).

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  $\text{\LaTeX}$  (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 20.10.2022	Дата выхода в свет 14.03.2023	Заказ № 70213	Тираж 100 экз.
Формат 60 × 84/8	Уч.-изд. листов 9,3	Усл. печ. листов 13,95	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*

*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*

- 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-т Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация.  
Тел.: +7 8692 54-06-49.  
E-mail: [mbj@imbr-ras.ru](mailto:mbj@imbr-ras.ru).

- 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](mailto:mbj@imbr-ras.ru).