



ISSN 2499-9768 print

МОРСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ
MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Том 9 № 1
2024



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.

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

Korniyuchuk 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

Kononov 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.

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

Co-publisher address:

Zoological Institute Russian Academy of Sciences.

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

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ ИМЕНИ А. О. КОВАЛЕВСКОГО РАН
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РАН

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2024 Том 9 № 1

Основан в феврале 2016 г.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Выходит 4 раза в год

СОДЕРЖАНИЕ

Научные сообщения

Белогурова Р. Е.

Морфологическая изменчивость бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814)
(Actinopterygii, Gobiidae) Азово-Черноморского бассейна 3–17

Зайцева Т. Б., Сафронова В. И., Руссу А. Д., Кузикова И. Л., Медведева Н. Г.

Биодеградация нонифенола бактерией *Raoultella planticola* F8,
выделенной из донных осадков Финского залива Балтийского моря (in Eng.) 18–31

Захаров Д. В., Манишин И. Е., Йоргенсен Л. Л., Стрелкова Н. А.

Влияние камчатского краба и краба-стригуна опилио
на сообщества мегабентоса Баренцева моря 32–50

Макаревич П. Р., Водопьянова В. В., Булавина А. С.,

Ващенко П. С., Намятов А. А., Пастухов И. А.

Локализация центров ранневесеннего цветения фитопланктона в пелагиали Баренцева моря 51–69

Маркина Ж. В., Зинов А. А., Орлова Т. Ю.

Опыт выращивания микроводоросли *Tisochrysis lutea* (Haptophyta)
в условиях биореактора Labfors
для продуцирования каротиноидов и нейтральных липидов 70–75

Ревкова Т. Н., Сергеева Н. Г.

Stylotheristus paramutilus sp. nov. (Nematoda: Xyalidae),
новый вид нематод из Чёрного моря (in Eng.) 76–85

Рыжик И. В., Салахов Д. О., Макаров М. В., Меньшакова М. Ю.

Анализ физиолого-биохимических показателей клеток *Acrosiphonia arcta* (Dillwyn) Gain
на ранней стадии формирования стресс-реакции под действием эмульсии дизельного топлива .. 86–97

Солдатов А. А., Рычкова В. Н., Кухарева Т. А.

Морфометрические характеристики эритроидных элементов гемолимфы
Anadara kagoshimensis (Tokunaga, 1906) в условиях сероводородного заражения 98–107

Титлянов Э. А., Титлянова Т. В., Белоус О. С., Токеши М.

Морская флора южных островов Японии (in Eng.) 108–117

Хроника и информация

К юбилею доктора биологических наук, профессора,
члена-корреспондента НАН Азербайджана Ильхама Хайям оглы Алекперова 118–120

A. O. KOVALEVSKY INSTITUTE OF BIOLOGY OF THE SOUTHERN SEAS OF RAS
ZOOLOGICAL INSTITUTE OF RAS

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2024 Vol. 9 no. 1

Established in February 2016

SCIENTIFIC JOURNAL

4 issues per year

CONTENTS

Scientific communications

Belogurova R.

Morphometric variability in the round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814)
(Actinopterygii, Gobiidae) of the Sea of Azov–Black Sea Basin (in Russ.) 3–17

Zaytseva T., Safronova V., Russu A., Kuzikova I., and Medvedeva N.

Nonylphenol biodegradation by the bacterium *Raoultella planticola* strain F8
isolated from the sediment of the Gulf of Finland, the Baltic Sea 18–31

Zakharov D., Manushin I., Jørgensen L., and Strelkova N.

Impact of the red king crab and the snow crab
on the Barents Sea megabenthic communities (in Russ.) 32–50

Makarevich P., Vodopyanova V., Bulavina A., Vashchenko P., Namyatov A., and Pastukhov I.

Localization of phytoplankton early spring bloom spots
in the pelagic zone of the Barents Sea (in Russ.) 51–69

Markina Zh., Zinov A., and Orlova T.

Experience of growing the microalga *Tisochrysis lutea* (Haptophyta)
under conditions of a Labfors bioreactor
for the production of carotenoids and neutral lipids (in Russ.) 70–75

Revkova T. and Sergeeva N.

Stylotheristus paramutilus sp. nov. (Nematoda: Xyalidae),
a new nematode species from the Black Sea 76–85

Ryzhik I., Salakhov D., Makarov M., and Menshakova M.

Analysis of physiological and biochemical parameters of *Acrosiphonia arcta* (Dillwyn) Gain cells
at the early stage of stress reaction formation under the effect of diesel fuel emulsion (in Russ.) 86–97

Soldatov A., Rychkova V., and Kukhareva T.

Morphometric characteristics of erythroid elements of *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906)
hemolymph under conditions of hydrogen sulfide loading (in Russ.) 98–107

Titlyanov E., Titlyanova T., Belous O., and Tokeshi M.

Marine algal flora of the southern islands of Japan 108–117

Chronicle and information

On the anniversary of Ilkham Khayam ogly Alekperov,
D. Sc., Professor, corresponding member of the Azerbaijan NAS (in Russ.) 118–120

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 597.556.333.1-115-14(262.5+262.54)

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БЫЧКА-КРУГЛЯКА
NEOGOBIOUS MELANOSTOMUS (PALLAS, 1814) (ACTINOPTERYGII, GOBIIDAE)
АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОГО БАССЕЙНА**

© 2024 г. Р. Е. Белогурова^{1,2}

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

²ФГБНУ «Научно-исследовательский центр пресноводной и солоноватоводной гидробиологии»,
Херсон, Российская Федерация
E-mail: prishchepa.raisa@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.04.2021; после доработки 08.06.2022;
принята к публикации 09.10.2023; опубликована онлайн 22.03.2024.

Рассмотрена изменчивость признаков внешней морфологии (36 пластических и 6 меристических) бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) из семи районов Азово-Черноморского бассейна: северо-западного и юго-западного черноморского побережья Крымского полуострова (Каркинитский залив, лиман Донузлав, Стрелецкая бухта Севастополя), Казантипского залива Азовского моря, а также реки Салгир в центральной части Крымского полуострова. Установлено, что бычок-кругляк из разных районов вылова в возрасте 2+...3 имеет разные размеры тела: наибольшие у особей из Стрелецкой бухты, SL_{cp} ($136,2 \pm 1,97$) мм; наименьшие у особей из реки Салгир, SL_{cp} ($66,8 \pm 2,28$) мм. С помощью критерия Манна — Уитни между выборками установлены статистически достоверные различия по большинству пластических признаков. По меристическим признакам они отсутствуют. Наибольший вклад в дискриминацию выборок *N. melanostomus* вносят пластические признаки, связанные с расположением плавников. Согласно результатам кластерного анализа, по совокупности всех изученных признаков у бычка-кругляка Азово-Черноморского бассейна наибольшим сходством обладают выборки из Каркинитского залива (залив Самарчик и Ярылгачская бухта, $D = 28,6$) и из акватории Бакальской косы. На уровне дивергенции $D = 47,3$ объединяются группы бычков из Стрелецкой бухты и Казантипского залива, а затем к ним на уровне $D = 215$ примыкает выборка из лимана Донузлав. Выборка бычка из реки Салгир занимает наиболее обособленное положение: уровень дивергенции составляет около 475. По данным дискриминантного анализа установлено, что бычок-кругляк из Азово-Черноморского бассейна дифференцирован как минимум на три пространственные группировки: первая — из района западного побережья Крымского полуострова (Каркинитский залив и лиман Донузлав) и района Севастополя (бухта Стрелецкая); вторая — из Казантипского залива (Азовское море); третья — из реки Салгир. Наибольший вклад в дискриминацию пространственных группировок (при коэффициенте корреляции между признаками и значениями координат по второй канонической оси больше 0,75) внесли следующие признаки: высота тела, высота и толщина хвостового стебля, антедорсальное и антевентральное расстояния и ширина грудных и брюшных плавников. Выявленная неоднородность показывает высокую паратипическую изменчивость пластических признаков; в различных экологических условиях у особей одного вида формируется специфический фенотип.

Ключевые слова: бычок-кругляк, Азово-Черноморский бассейн, пластические и меристические признаки, изменчивость, популяция

Бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) — понто-каспийский эндемик, естественный ареал которого включает бассейны Чёрного, Мраморного, Каспийского и Азовского морей [Болтачев, Карпова, 2017; Васильева, 2007; Манило, 2014; Световидов, 1964; Смирнов, 1986; Pinchuk, Miller, 2003]. Практически во всём естественном ареале бычок-кругляк является одним из важных промысловых объектов [Болтачев, Карпова, 2017].

Бычок-кругляк — донная рыба, предпочитающая солоноватоводные прибрежные участки морей и устьев рек, один из массовых видов бычковых у берегов Крымского полуострова [Болтачев, Карпова, 2017; Манило, 2014]. Этот вид, согласно многочисленным литературным данным, обладает высокой экологической пластичностью и инвазионным потенциалом, активно осваивает новые ареалы за пределами Понто-Каспийского бассейна. Так, *N. melanostomus* самостоятельно проник вверх по течению крупных европейских рек и сформировал в новых для себя водоёмах устойчивые пресноводные популяции; он был завезён с балластными водами в бассейн Балтийского моря и Великие озёра Северной Америки [Смирнов, 2001; Buřič et al., 2015; Crossman et al., 1992; Nyeste et al., 2017; Piria et al., 2011; Roche et al., 2015; Simonović et al., 2001; Skóra, Rzeźnik, 2001; Stráňai, Andreji, 2004; van Beek, 2006; Verreycken et al., 2011; Ćolić et al., 2018].

Известно, что бычковые — маломигрирующие рыбы, способные образовывать морфологически отличающиеся локальные группировки [Манило, 2014]. Существуют работы, посвящённые исследованию внутривидовой изменчивости бычка-кругляка в естественном ареале и в новых для него условиях [Кодухова и др., 2017; Смирнов, 1986, 2001; Ткаченко, 2012; Demchenko, Tkachenko, 2017; Diripasko, Zabroda, 2017]. Однако морфологическая структура бычка-кругляка прибрежной зоны Крыма изучена слабо, а для внутренних водоёмов Крыма она в целом не была исследована.

Экологические условия водных объектов и акваторий у Крымского полуострова весьма разнообразны. В среднем солёность Чёрного моря составляет 17–18 ‰, Азовского — 10–11 ‰. Антропогенное воздействие на некоторые районы Азово-Черноморского бассейна за последние полвека вызвало изменения как в гидрохимических характеристиках, так и в составе рыбного населения. На ихтиофауну Каркинитского залива и внутренних водоёмов Крыма долгое время оказывал влияние Северо-Крымский канал, в результате работы которого в данных районах регистрировали представителей днепровской ихтиофауны [Карпова, 2016; Карпова, Болтачев, 2012; Belogurova et al., 2020]. В лимане Донузлав современная ихтиофауна формировалась последние 35 лет — с того времени, как в косе Беляус, отделяющей одно из самых солёных озёр в Крыму от Чёрного моря, был прорыт канал [Зуев, Болтачев, 1999].

При разных экологических условиях, например гидрохимическом режиме или скорости течения, у рыб одного вида формируются вариации морфологических признаков. Исследуя их вариабельность, можно оценить масштабы адаптаций вида к экологическим условиям.

С учётом того, что бычок-кругляк активно осваивает новые водоёмы и способен образовывать морфологически отличающиеся локальные группировки в пределах ареала в зависимости от условий окружающей среды, была поставлена цель работы — оценить изменчивость признаков внешней морфологии *Neogobius melanostomus* из различных акваторий Азово-Черноморского бассейна по пластическим и меристическим признакам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для работы — фиксированные 4%-ным раствором формальдегида пробы рыб, полученные в ходе экспедиций отдела планктона ФИЦ ИнБЮМ в 2009–2020 гг. Районами исследования были несколько акваторий Чёрного моря на северо-западном и юго-западном побережье Крымского полуострова (Каркинитский залив, 3 выборки; лиман Донузлав, 1 проба; Стрелецкая бухта Севастополя, 1 проба), а также река Салгир (внутренний водоём Крымского полуострова,

1 проба) и Казантипский залив (Азовское море, 1 проба) (рис. 1). Ихтиологический материал в лимане Донузлав и в Каркинитском заливе отбирали креветочными вентерями с ячейёй 6,5–7,5 мм. В реке Салгир (район села Новогригорьевка) и в Казантипском заливе Азовского моря лов осуществляли с помощью жаберных сетей с ячейёй 10–30 мм. В Стрелецкой бухте использовали донную ловушку с ячейёй 12 мм. Для морфометрического анализа из 7 выборок отобрали 167 экз. половозрелых самцов бычка-кругляка в возрасте 2+...3. Возраст определяли по отолитам, которые просматривали под бинокулярным микроскопом при 20-кратном увеличении [Правдин, 1966].



Рис. 1. Карта-схема расположения мест отбора проб бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* в Азово-Черноморском бассейне. Sam — залив Самарчик; Aur — бухта Бакальская (район посёлка Аврора); Yarg — Ярылгачская бухта; Dnz — лиман Донузлав; Str — Стрелецкая бухта; Slg — река Салгир (район села Новогригорьевка); Kaz — Казантипский залив

Fig. 1. Schematic map of the round goby *Neogobius melanostomus* sampling sites in the Sea of Azov–Black Sea Basin. Sam, Samarchik Bay; Aur, Bakalskaya Spit (Aurora village area); Yarg, Yarylgachskaya Bay; Dnz, Donuzlav Liman; Str, Streletskaya Bay; Slg, Salgir River (Novogrigorievka village area); Kaz, Kazantip Bay

Изучены 36 пластических и 6 меристических признаков. Промеры выполнены с помощью штангенциркуля с точностью до 0,1 мм по стандартной схеме с дополнениями (рис. 2) [Заброда, Дирипаско, 2009; Правдин, 1966]. Для дальнейшей обработки промеры на теле и голове кругляка переведены в индексы признаков, выраженные в % от стандартной длины (standard length, SL) и длины головы (head length, HL).

Длина рыб в разных выборках существенно отличалась, поэтому для нивелирования фактора размерной изменчивости абсолютных значений промеров выполнено преобразование по формуле Рейста:

$$\lg \ddot{X}_i = \lg \lg X_i - b(\lg SL_i - \lg SL),$$

где $\lg \ddot{X}_i$ — преобразованное значение признака X у *i*-й особи;

X_i — исходное значение признака у *i*-й особи;

SL_i — стандартная длина *i*-й особи;

SL — средняя длина в выборке;

b — аллометрический коэффициент, определяемый как тангенс угла наклона линии регрессии логарифмированных значений промера на логарифмированные значения длины тела [Reist, 1985, 1986; Thorpe, 1975].

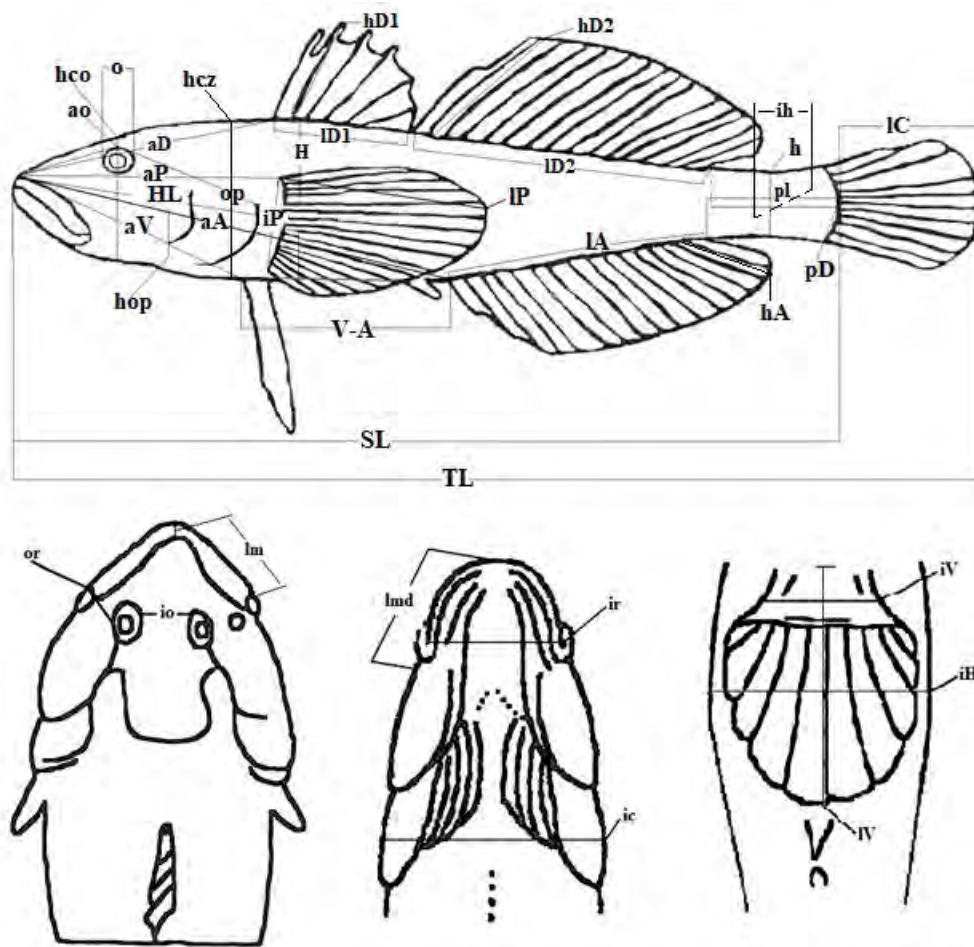


Рис. 2. Схема промеров бычка-кругляка *Neogobius melanostomus*. TL — тотальная длина; SL — стандартная длина. Пластические признаки, выраженные в % от SL: H — наибольшая высота тела; h — высота хвостового стебля; iH — наибольшая толщина тела; ih — толщина хвостового стебля; aD — антедорсальное расстояние; pD — постдорсальное расстояние; aP — антепекторальное расстояние; aV — антевентральное расстояние; aA — антеанальное расстояние; V-A — вентроанальное расстояние; pl — длина хвостового стебля; ID1 — длина основания первого спинного плавника; hD1 — высота первого спинного плавника; ID2 — длина основания второго спинного плавника; hD2 — высота второго спинного плавника; IA — длина основания анального плавника; hA — высота анального плавника; IP — длина грудного плавника; iP — ширина основания грудного плавника; IV — длина брюшного плавника; iV — ширина основания брюшного плавника; IC — длина хвостового плавника; HL — длина головы. Пластические признаки, выраженные в % от HL: ic — наибольшая ширина головы; ao — длина рыла; o — горизонтальный диаметр глаза; op — заглазничное расстояние; io — ширина лба; lm — длина верхней челюсти; lmd — длина нижней челюсти; or — расстояние между глазом и углом рта; hop — высота щеки; ir — ширина рта; hc — высота головы через середину глаза. Мери- стические признаки: D1 — число лучей в первом спинном плавнике; Dv2 — число ветвистых лучей во втором спинном плавнике; Ав — число ветвистых лучей в анальном плавнике; P — число лучей в грудном плавнике; V — число лучей в брюшном плавнике; C — число лучей в хвостовом плавнике

Fig. 2. Scheme of morphometric measurements of the round goby *Neogobius melanostomus*. TL, total length; SL, standard length. Morphometric characters as % of SL: H, maximum body depth; h, minimum body depth (caudal peduncle depth); iH, maximum body width; ih, minimum body width (caudal peduncle width); aD, predorsal distance; pD, postdorsal distance; aP, prepectoral distance; aV, prepelvic distance; aA, preanal distance; V-A, pelvic-anal distance; pl, caudal peduncle length; ID1, length of the first dorsal fin base; hD1, first dorsal fin depth; ID2, length of the second dorsal fin base; hD2, the second dorsal fin depth; IA, length of anal fin base; hA, anal fin depth; IP, pectoral fin length; iP, width of pectoral fin base; IV, pelvic fin length; iV, width of pelvic fin base; IC, caudal fin length; HL, head length. Morphometric characters as % of HL: ic, head width; ao, preorbital distance; o, horizontal eye diameter; op, postorbital distance; io, inter-orbital distance; lm, upper jaw length; lmd, lower jaw length; or, distance between eye and corner of mouth; hop, cheek depth; ir, mouth width; hc, head depth through middle of eye. Meristic characters: D1, the first dorsal fin spines number; Dv2, the second dorsal fin rays number; Ав, anal fin rays number; P, pectoral fin rays number; V, pelvic fin rays number; C, caudal fin rays number

Для обработки данных использованы общепринятые статистические показатели, рассчитанные в программном пакете MS Office Excel. Для оценки различий между выборками с небольшим количеством экземпляров применён непараметрический критерий Манна — Уитни при уровне значимости $p \leq 0,05$. Оценка изменчивости признаков в каждой выборке осуществлена с использованием коэффициента вариации (var), который представляет собой стандартное отклонение, выраженное в процентах от величины средней арифметической. Считали, что индексы признаков варьировали слабо при $var < 10 \%$ и средне при $var 11\text{--}25 \%$ [Лакин, 1990]. Для оценки расхождения по комплексам изученных признаков между рыбами различных районов использован показатель дивергенции Кульбака — Лейблера (D) [Андреев, Решетников, 1977]. Применены методы одномерного и многомерного статистического анализа (дискриминантный и кластерный анализ), расчёты выполнены в программном пакете STATISTICA 10.0 [Халафян, 2007].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты морфометрического анализа бычка-кругляка из семи исследуемых районов Азово-Черноморского бассейна представлены в табл. 1.

Кругляк из Стрелецкой бухты в среднем оказался крупнее, чем особи из остальных исследуемых акваторий, SL_{cp} составила $(136,2 \pm 1,97)$ мм. Возможно, это связано с селективностью орудия лова, используемого в данном районе. Однако не следует исключать, что бычок-кругляк может достигать столь крупных размеров в бухтах города Севастополя в связи со своей невысокой плотностью в прибрежной зоне и, следовательно, с лучшими условиями для роста и нагула.

В уловах из Стрелецкой бухты Севастополя кругляк, в отличие от других видов рыб, единичен, в то время как в Каркинитском заливе и лимане Донузлав плотность популяций всех бычковых довольно высока. Например, в 2017 г. в лимане Самарчик численность кругляка в уловах составляла до 42 % от всего количества бычковых [Прищепа и др., 2018].

Признаки в выборках бычка-кругляка в целом варьируют незначительно. Наибольшей изменчивостью ($var > 10 \%$) характеризовались толщина хвостового стебля у рыб из залива Самарчик и Ярылгачской бухты, а также длина хвостового стебля у бычков из акватории Бакальской косы, реки Салгир и Казантипского залива. Высота анального плавника была самой изменчивой у рыб из реки Салгир и Казантипского залива. Также у бычков из реки Салгир наибольшей изменчивостью отличались высота первого и второго спинного плавников. Среди промеров головы наиболее варьировала в выборках из шести районов (кроме залива Самарчик) ширина лба, а для бычков из реки Салгир и Казантипского залива самыми вариabельными параметрами головы рыб оказались диаметр глаза и расстояние между глазом и углом рта. Районом, для которого вариации $var > 10 \%$ были отмечены только для высоты первого спинного плавника, оказалась бухта Стрелецкая.

Меристические признаки бычка-кругляка в исследуемых выборках оказались наименее вариabельными из всех изучаемых признаков.

По результатам сравнения с применением непараметрического критерия Манна — Уитни, индексы пластических признаков *N. melanostomus* из семи районов Азово-Черноморского бассейна достоверно различались между собой. В табл. 2 представлено количество признаков, изученных у бычка-кругляка, по которым обнаружены достоверные отличия. По меристическим признакам достоверных отличий не выявлено.

По всем пластическим признакам (24 на теле и 12 на голове) отличия отмечены между бычками из бухты Стрелецкая и из остальных шести районов. Вероятно, это связано с более крупными размерами бычка-кругляка из бухты. Отличия по наименьшему количеству признаков зафиксированы между бычками из трёх районов Каркинитского залива, видимо ввиду значительного сходства условий при географической близости указанных акваторий. Также зарегистрированы отличия по большинству изучаемых признаков между бычками из трёх участков Каркинитского залива и из остальных районов.

Таблица 1. Морфометрические признаки самцов бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* из семи районов Азово-Черноморского бассейна, мм (названия районов работ соответствуют таковым на рис. 1)

Table 1. Morphometric characters of the male round goby *Neogobius melanostomus* from seven regions of the Sea of Azov–Black Sea Basin, mm (the names of the study regions correspond to those in Fig. 1)

Признак	Sam, n = 21	Aur, n = 32	Yarlg, n = 23	Dnz, n = 22	Slg, n = 19	Kaz, n = 23	Str, n = 27
SL	99,0–129,5 111,0 ± 1,87	100,7–123,1 109,2 ± 0,90	91,9–124,1 105,0 ± 1,42	80,5–107,2 87,6 ± 1,27	55,5–90,8 66,8 ± 2,28	81,0–136,9 96,6 ± 3,37	108,7–153,4 136,2 ± 1,97
Пластические признаки, в % от SL							
H	20,5–24,9 22,2 ± 0,25	20,8–26,5 23,6 ± 0,24	19,2–25,1 22,2 ± 0,25	18,0–22,6 19,9 ± 0,28	19,3–24,8 21,9 ± 0,36	18,4–23,4 20,3 ± 0,27	18,8–24,0 21,2 ± 0,29
h	10,3–12,4 11,1 ± 0,14	10,4–13,4 11,7 ± 0,11	10,7–12,5 11,5 ± 0,11	9,8–11,5 10,5 ± 0,11	9,4–12,1 10,6 ± 0,17	8,8–11,4 10,5 ± 2,28	9,3–11,6 10,5 ± 0,11
iH	16,2–20,2 18,0 ± 0,25	18,7–22,0 20,2 ± 0,14	16,7–20,3 18,4 ± 0,22	14,4–19,5 16,4 ± 0,32	17,7–24,4 20,3 ± 0,45	13,5–17,8 16,1 ± 0,27	16,8–21,6 18,3 ± 0,24
ih	5,0–8,0 6,2 ± 0,19	7,0–9,3 8,3 ± 0,09	6,4–10,3 7,9 ± 0,18	6,4–8,2 7,2 ± 0,10	4,0–5,8 4,8 ± 0,28	4,2–6,1 5,2 ± 0,10	4,5–6,1 5,3 ± 0,09
aD	33,7–38,7 35,8 ± 0,29	34,7–38,7 36,2 ± 0,16	26,5–39,2 35,4 ± 0,55	32,6–38,1 35,6 ± 0,30	34,0–37,5 35,9 ± 0,30	32,6–38,3 35,0 ± 0,36	31,4–36,9 34,5 ± 0,27
pD	12,2–16,9 14,7 ± 0,25	12,1–18,5 15,5 ± 0,24	12,8–16,8 15,1 ± 0,24	14,5–18,8 16,4 ± 0,18	13,3–18,4 15,4 ± 0,33	14,6–19,0 16,6 ± 0,25	13,7–17,0 15,7 ± 0,19
aP	27,8–33,5 31,6 ± 0,28	29,4–32,9 31,1 ± 0,12	30,2–32,9 31,3 ± 0,15	26,8–30,8 28,7 ± 0,22	30,9–34,9 32,8 ± 0,23	29,2–33,3 31,5 ± 0,18	29,3–34,8 32,0 ± 0,26
aV	31,0–35,9 32,9 ± 0,25	31,3–34,9 32,8 ± 0,15	30,0–35,3 32,7 ± 0,25	27,8–32,4 30,5 ± 0,27	26,5–32,6 30,0 ± 0,37	29,6–34,7 32,2 ± 0,26	29,1–34,8 32,1 ± 0,27
aA	56,1–63,8 60,9 ± 0,39	31,5–62,6 58,7 ± 0,96	55,0–64,0 59,6 ± 0,46	52,1–61,0 56,6 ± 0,41	54,7–62,2 57,0 ± 0,51	54,1–63,1 58,1 ± 0,53	54,1–64,6 59,1 ± 0,52
V-A	22,6–32,5 29,5 ± 0,49	25,3–32,9 29,6 ± 0,32	26,0–33,4 29,0 ± 0,45	22,0–31,9 27,4 ± 0,55	23,5–30,4 27,1 ± 0,44	24,2–30,9 26,8 ± 0,39	24,7–35,9 28,8 ± 0,54
pl	13,6–17,6 16,1 ± 0,24	12,1–24,4 16,7 ± 0,40	14,2–18,1 16,0 ± 0,22	15,5–24,1 18,3 ± 0,35	13,2–20,1 17,5 ± 0,41	14,8–25,0 18,3 ± 0,55	14,7–19,6 16,9 ± 0,26
lD1	15,4–20,4 17,9 ± 0,31	15,1–21,3 18,5 ± 0,24	16,2–19,5 18,1 ± 0,18	15,3–19,9 18,1 ± 0,28	15,5–20,9 18,4 ± 0,29	14,5–21,4 17,6 ± 0,36	15,6–20,9 18,3 ± 0,36
hD1	12,9–17,1 15,3 ± 0,26	13,7–17,0 15,8 ± 0,12	13,2–18,2 15,5 ± 0,26	14,2–18,2 16,3 ± 0,25	15,0–21,2 17,9 ± 0,45	12,1–18,3 15,0 ± 0,31	14,0–19,4 16,1 ± 0,25
lD2	30,2–35,8 32,3 ± 0,32	18,8–35,1 32,2 ± 0,49	28,9–36,6 32,3 ± 0,36	28,9–36,5 32,3 ± 0,46	30,6–35,3 32,9 ± 0,34	31,1–36,2 33,7 ± 0,29	26,3–38,1 33,4 ± 0,42
hD2	13,5–18,6 15,7 ± 0,33	14,0–18,1 16,0 ± 0,17	13,2–17,3 15,7 ± 0,22	13,4–18,7 16,2 ± 0,31	14,9–23,2 18,3 ± 0,52	14,5–18,3 15,9 ± 0,21	12,2–17,3 14,7 ± 0,25
lA	20,7–27,1 24,5 ± 0,37	20,2–28,7 25,3 ± 0,25	23,5–29,1 26,8 ± 0,27	21,1–28,8 25,6 ± 0,34	21,6–28,7 25,8 ± 0,45	22,3–28,6 26,0 ± 0,37	20,8–29,6 25,9 ± 0,38
hA	11,7–16,1 13,5 ± 0,25	11,1–16,2 14,2 ± 0,20	12,9–17,1 14,4 ± 0,25	12,1–15,4 14,2 ± 0,16	13,2–21,9 16,1 ± 0,56	12,6–18,8 14,7 ± 0,34	11,1–15,5 12,9 ± 0,20
lP	21,9–28,5 25,4 ± 0,33	24,0–30,0 27,1 ± 0,23	22,4–29,1 25,8 ± 0,34	23,5–30,3 27,5 ± 0,36	20,2–26,9 24,4 ± 0,31	27,8–33,0 30,2 ± 0,30	22,4–30,2 26,2 ± 0,32
iP	12,5–18,4 13,6 ± 0,27	12,4–14,3 13,2 ± 0,08	13,0–15,4 13,8 ± 0,12	11,0–13,2 12,1 ± 0,14	9,0–12,1 10,7 ± 0,18	11,7–15,2 13,0 ± 0,15	11,8–14,3 12,9 ± 0,11
IV	17,0–20,8 19,0 ± 0,23	19,0–22,0 19,9 ± 0,13	18,1–21,8 19,5 ± 0,22	18,7–23,0 20,4 ± 0,25	20,7–24,2 22,4 ± 0,23	19,2–24,0 21,3 ± 0,26	15,5–20,5 18,5 ± 0,24

Продолжение на следующей странице...

Признак	Sam, n = 21	Aur, n = 32	Yarlg, n = 23	Dnz, n = 22	Slg, n = 19	Kaz, n = 23	Str, n = 27
iV	$\frac{7,1-8,9}{8,0 \pm 0,09}$	$\frac{7,2-8,7}{7,9 \pm 0,07}$	$\frac{7,3-9,2}{8,2 \pm 0,08}$	$\frac{6,6-8,0}{7,3 \pm 0,09}$	$\frac{6,1-8,0}{7,2 \pm 0,13}$	$\frac{6,6-8,9}{7,6 \pm 0,09}$	$\frac{6,6-8,9}{7,6 \pm 0,10}$
IC	$\frac{19,8-24,6}{22,7 \pm 0,32}$	$\frac{19,0-25,0}{22,7 \pm 0,22}$	$\frac{20,2-26,7}{22,3 \pm 0,29}$	$\frac{21,6-25,5}{23,5 \pm 0,22}$	$\frac{21,7-27,0}{24,2 \pm 0,33}$	$\frac{23,0-27,8}{25,4 \pm 0,27}$	$\frac{19,1-25,4}{22,8 \pm 0,30}$
HL	$\frac{27,9-31,5}{29,7 \pm 0,21}$	$\frac{28,0-30,4}{29,2 \pm 0,10}$	$\frac{28,9-31,3}{30,0 \pm 0,15}$	$\frac{26,7-29,0}{27,8 \pm 0,15}$	$\frac{27,6-33,7}{30,6 \pm 0,35}$	$\frac{27,0-31,0}{28,8 \pm 0,20}$	$\frac{27,8-31,8}{29,3 \pm 0,19}$
Пластические признаки, в % от HL							
hcz	$\frac{71,6-82,8}{77,3 \pm 0,73}$	$\frac{72,9-88,4}{81,7 \pm 0,65}$	$\frac{69,6-87,3}{78,8 \pm 0,91}$	$\frac{64,6-84,6}{76,2 \pm 1,19}$	$\frac{65,2-79,1}{72,1 \pm 0,84}$	$\frac{64,2-79,9}{73,2 \pm 0,81}$	$\frac{67,4-82,6}{74,8 \pm 0,76}$
ic	$\frac{52,2-61,3}{56,3 \pm 0,54}$	$\frac{51,4-61,0}{56,2 \pm 0,43}$	$\frac{49,4-59,6}{55,7 \pm 0,57}$	$\frac{50,2-57,8}{53,9 \pm 0,51}$	$\frac{69,8-81,2}{76,1 \pm 0,75}$	$\frac{49,8-60,2}{54,5 \pm 0,56}$	$\frac{50,8-60,3}{55,0 \pm 0,48}$
ao	$\frac{34,2-39,1}{36,6 \pm 0,29}$	$\frac{34,1-40,3}{38,2 \pm 0,24}$	$\frac{32,4-40,1}{36,4 \pm 0,41}$	$\frac{34,2-39,6}{36,1 \pm 0,27}$	$\frac{28,1-39,6}{34,0 \pm 0,54}$	$\frac{31,1-38,5}{34,9 \pm 0,39}$	$\frac{32,2-39,8}{36,3 \pm 0,33}$
o	$\frac{17,8-22,3}{20,2 \pm 0,25}$	$\frac{18,4-22,6}{20,3 \pm 0,22}$	$\frac{18,7-23,7}{21,3 \pm 0,30}$	$\frac{19,2-24,0}{21,6 \pm 0,31}$	$\frac{20,8-30,6}{24,9 \pm 0,64}$	$\frac{16,9-25,9}{22,4 \pm 0,53}$	$\frac{14,6-21,8}{18,6 \pm 0,32}$
op	$\frac{52,7-58,5}{55,3 \pm 0,37}$	$\frac{54,6-60,7}{57,5 \pm 0,26}$	$\frac{53,9-59,0}{56,4 \pm 0,33}$	$\frac{52,8-60,4}{56,5 \pm 0,36}$	$\frac{50,5-62,1}{56,3 \pm 0,76}$	$\frac{52,4-57,9}{55,3 \pm 0,34}$	$\frac{53,2-59,3}{55,5 \pm 0,31}$
io	$\frac{12,7-16,7}{14,5 \pm 0,23}$	$\frac{11,1-18,1}{15,2 \pm 0,31}$	$\frac{8,7-15,8}{13,5 \pm 0,34}$	$\frac{9,6-15,4}{12,5 \pm 0,34}$	$\frac{10,7-20,3}{14,9 \pm 0,53}$	$\frac{12,2-18,8}{15,3 \pm 0,37}$	$\frac{12,8-19,0}{16,0 \pm 0,30}$
lm	$\frac{30,3-36,2}{32,5 \pm 0,37}$	$\frac{25,8-32,5}{29,8 \pm 0,30}$	$\frac{25,3-34,9}{30,8 \pm 0,50}$	$\frac{24,4-31,3}{27,8 \pm 0,38}$	$\frac{22,3-30,4}{26,6 \pm 0,47}$	$\frac{28,5-39,7}{32,7 \pm 0,58}$	$\frac{30,4-36,9}{33,1 \pm 0,30}$
lmd	$\frac{38,6-48,6}{43,9 \pm 0,50}$	$\frac{35,7-45,4}{42,1 \pm 0,46}$	$\frac{36,9-48,5}{41,7 \pm 0,60}$	$\frac{37,3-44,1}{40,5 \pm 0,36}$	$\frac{30,1-36,7}{33,5 \pm 0,42}$	$\frac{40,4-54,8}{45,7 \pm 0,65}$	$\frac{37,7-47,5}{43,3 \pm 0,48}$
or	$\frac{23,8-33,6}{27,4 \pm 0,56}$	$\frac{23,8-30,6}{27,3 \pm 0,31}$	$\frac{22,5-32,4}{26,8 \pm 0,46}$	$\frac{21,3-29,3}{24,7 \pm 0,43}$	$\frac{16,7-23,9}{27,5 \pm 0,53}$	$\frac{23,5-33,7}{27,5 \pm 0,53}$	$\frac{26,6-35,8}{31,0 \pm 0,38}$
hop	$\frac{40,4-47,4}{43,1 \pm 0,42}$	$\frac{40,7-47,4}{43,6 \pm 0,30}$	$\frac{40,6-48,7}{44,1 \pm 0,43}$	$\frac{40,6-45,8}{43,3 \pm 0,29}$	$\frac{31,9-46,4}{39,9 \pm 0,72}$	$\frac{34,8-50,5}{42,1 \pm 0,73}$	$\frac{37,4-45,2}{42,3 \pm 0,32}$
ir	$\frac{39,1-49,0}{43,8 \pm 0,57}$	$\frac{34,6-46,2}{41,9 \pm 0,43}$	$\frac{35,6-51,9}{41,9 \pm 0,81}$	$\frac{31,8-42,5}{36,7 \pm 0,59}$	$\frac{31,4-45,8}{39,2 \pm 0,86}$	$\frac{38,3-55,3}{44,3 \pm 0,90}$	$\frac{38,7-52,1}{44,4 \pm 0,65}$
hco	$\frac{58,0-69,0}{61,2 \pm 0,60}$	$\frac{54,5-64,2}{60,1 \pm 0,41}$	$\frac{51,4-61,2}{56,5 \pm 0,50}$	$\frac{51,3-59,0}{54,6 \pm 0,35}$	$\frac{47,7-58,8}{52,1 \pm 0,77}$	$\frac{54,7-69,8}{58,5 \pm 0,81}$	$\frac{57,5-68,8}{61,9 \pm 0,55}$
Меристические признаки							
D1	$\frac{5,0-7,0}{6,1 \pm 0,08}$	6,0	$\frac{6,0-7,0}{6,1 \pm 0,07}$	6,0	6,0	$\frac{5,0-6,0}{6,0 \pm 0,04}$	6,0
Dв2	$\frac{14,0-15,0}{14,5 \pm 0,11}$	$\frac{14,0-15,0}{14,8 \pm 0,08}$	$\frac{14,0-16,0}{14,9 \pm 0,09}$	$\frac{13,0-16,0}{15,1 \pm 0,13}$	$\frac{15,0-16,0}{15,8 \pm 0,09}$	$\frac{14,0-16,0}{14,9 \pm 0,14}$	$\frac{15,0-16,0}{15,5 \pm 0,10}$
Ав	$\frac{11,0-12,0}{11,6 \pm 0,11}$	$\frac{11,0-13,0}{11,8 \pm 0,10}$	$\frac{12,0-13,0}{12,6 \pm 0,09}$	$\frac{11,0-13,0}{12,2 \pm 0,11}$	$\frac{11,0-13,0}{12,0 \pm 0,09}$	$\frac{11,0-13,0}{12,0 \pm 0,13}$	$\frac{11,0-13,0}{12,5 \pm 0,12}$
P	$\frac{18,0-20,0}{19,1 \pm 0,14}$	$\frac{17,0-20,0}{18,6 \pm 0,16}$	$\frac{18,0-20,0}{18,6 \pm 0,15}$	$\frac{17,0-20,0}{18,6 \pm 0,14}$	$\frac{17,0-18,0}{17,7 \pm 0,11}$	$\frac{17,0-19,0}{17,9 \pm 0,10}$	$\frac{18,0-20,0}{18,8 \pm 0,13}$
V	12,0	12,0	12,0	12,0	12,0	12,0	12,0
C	$\frac{23,0-25,0}{23,7 \pm 0,16}$	$\frac{23,0-26,0}{24,2 \pm 0,15}$	$\frac{23,0-26,0}{24,6 \pm 0,20}$	$\frac{23,0-25,0}{24,1 \pm 0,14}$	$\frac{22,0-24,0}{23,2 \pm 0,20}$	$\frac{24,0-27,0}{25,5 \pm 0,19}$	$\frac{25,0-28,0}{26,2 \pm 0,16}$

Примечание: в числителе приведены предельные значения признаков, в знаменателе — среднее $\pm$ стандартная ошибка среднего. Цветом выделены признаки, для которых зафиксировано значение коэффициента вариации $var > 10\%$. Полужирным шрифтом выделены показатели, средние значения которых являются наибольшими в выборках из семи районов.

Note: the numerator denotes the limiting values of the characters; the denominator, the mean $\pm$ standard error of the mean. Characters for which the value of the coefficient of variation $var > 10\%$ is recorded are highlighted in color. Indicators with mean values being the highest in samples from seven regions are highlighted in bold.

Таблица 2. Результаты оценки различий между выборками бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* из семи районов Чёрного моря по пластическим признакам (названия районов работ соответствуют таковым на рис. 1)

Table 2. Results of assessing differences between samples of the round goby *Neogobius melanostomus* from seven regions of the Black Sea by morphometric characters (the names of the study regions correspond to those in Fig. 1)

Район	Sam	Aur	Yarlg	Dnz	Slg	Kaz	Str
Sam		3	6	12	12	12	12
Aur	3		4	12	12	12	12
Yarlg	9	17		12	12	10	12
Dnz	23	24	24		9	8	12
Slg	24	24	24	24		11	12
Kaz	19	21	19	14	24		12
Str	24	24	24	24	24	24	

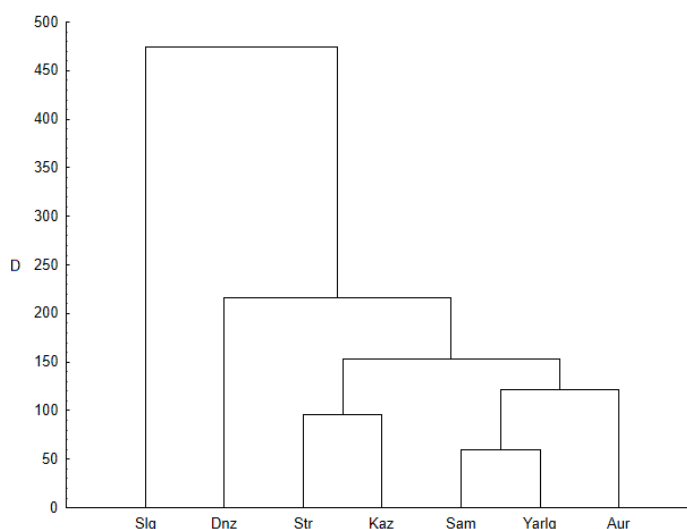
Примечание: отличия наблюдаются при уровне достоверности $p \leq 0,05$. Под диагональю указано количество достоверно отличающихся промеров на теле бычка, над диагональю — на голове.

Note: differences are observed at a significance level of $p \leq 0.05$. Below the diagonal, the number of significantly different measurements on the body of the round goby is indicated; above the diagonal, on its head.

Степень сходства бычка-кругляка из семи районов Азово-Черноморского бассейна по всем изученным признакам показана на дендрограмме (рис. 3), построенной с помощью кластерного анализа по показателям дивергенции Кульбака — Лейблера (D) в разных вариантах объединения признаков.

Рис. 3. Дендрограмма сходства всех изученных признаков выборок бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* из семи районов Азово-Черноморского бассейна (названия районов работ соответствуют таковым на рис. 1)

Fig. 3. Similarity dendrogram of all studied characters of samples of the round goby *Neogobius melanostomus* from seven regions of the Sea of Azov–Black Sea Basin (the names of the study regions correspond to those in Fig. 1)



На низшем уровне дивергенции ($D = 28,6$) происходит объединение выборок бычка-кругляка из залива Самарчик и Ярлыгачской бухты. К ним присоединяется группа из акватории Бакальской косы. На уровне дивергенции $D = 47,3$ объединяются группы бычков из Стрелецкой бухты и Казантипского залива. Эта группировка образует кластер с группой бычков из трёх районов Каркинитского залива, к ним примыкает выборка рыб из лимана Донузлав. Бычки из реки Салгир объединяются с этими группами на самом высоком уровне дивергенции — около 475. Предварительно можно заключить, что такие различия связаны с гидрохимическими показателями изучаемых водоёмов: рыбы из морских акваторий (заливы и бухты Чёрного и Азовского морей) образуют отдельную группу, к которой примыкает группа рыб из лимана Донузлав, характеризующегося более высокой солёностью; последней в дендрограмме присоединяется группа бычка-кругляка из пресного водоёма (река Салгир).

Разделение выборок *N. melanostomus* из семи районов Азово-Черноморского бассейна по комплексу пластических признаков дали результаты дискриминантного анализа. Были получены 99 % правильных классификаций особей по районам вылова. Исследуемые признаки в выборках образуют облака точек в пространстве двух корней дискриминирующих функций (рис. 4А, В).

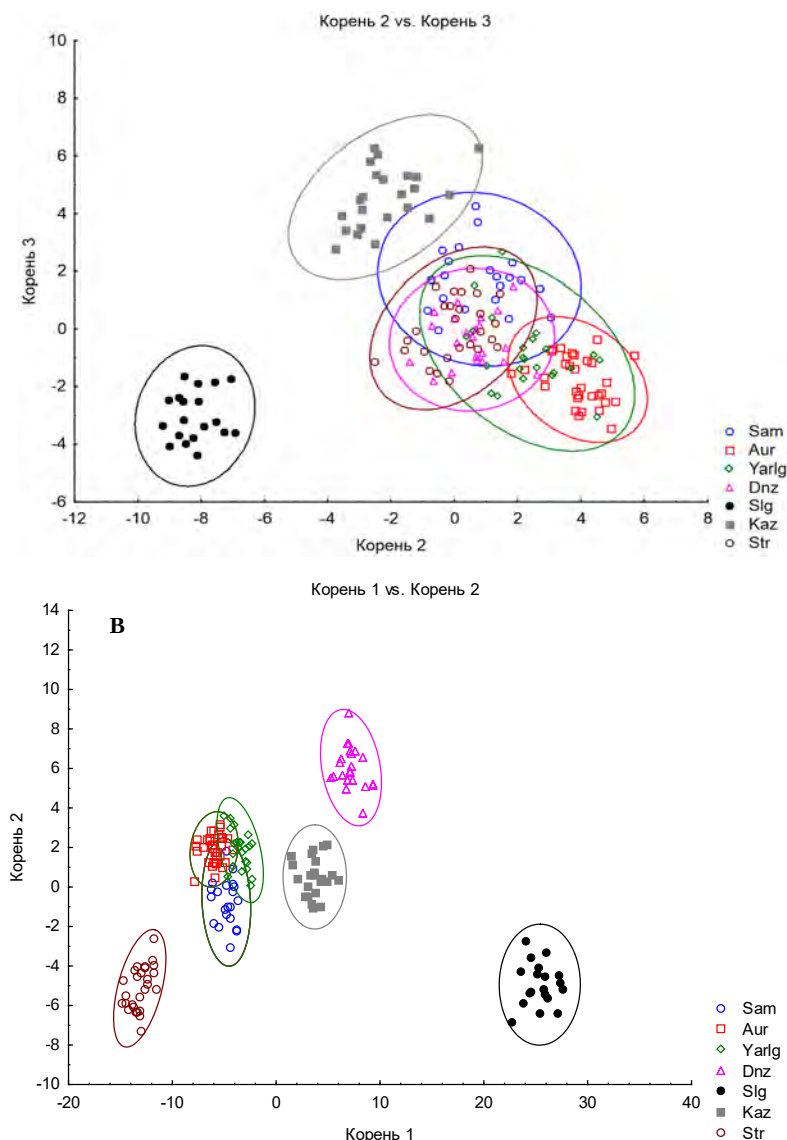


Рис. 4. Диаграмма рассеяния канонических оценок совокупности индексов пластических признаков бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* из семи районов Азово-Черноморского бассейна (А) и значений признаков, преобразованных по формуле Рейста (В) (результаты дискриминантного анализа) (названия районов работ соответствуют таковым на рис. 1)

Fig. 4. Scattering diagram of canonical estimates of the indices of morphometric characters of the round goby *Neogobius melanostomus* from seven regions of the Sea of Azov–Black Sea Basin (A) and the values of characters transformed by the Reist formula (B) (results of discriminant analysis) (the names of the study regions correspond to those in Fig. 1)

По результатам дискриминантного анализа, бычок-кругляк в Азово-Черноморском бассейне дифференцирован минимум на три пространственных группировки, одну из которых образуют рыбы из района западного побережья Крымского полуострова (Каркинитский залив и озеро Донузлав) и района Севастополя (бухта Стрелецкая), другую — бычки из реки Салгир, третью — особи из Казантипского залива (Азовское море). Анализ с использованием значений

промеров, преобразованных по формуле Рейста, показал более чёткую обособленность выборок. Так, бычки из географически близких районов Каркинитского залива образуют отдельную группу в пространстве корней дискриминирующих функций, а рыбы из акваторий, отличающихся по экологическим условиям [из пресноводного водоёма (река Салгир) и из Стрелецкой бухты] обособлены от остальных по обоим каноническим переменным (рис. 4В).

Анализ корреляций исследуемых признаков бычка-кругляка со значениями канонических переменных выявил, что разделение выборок по двум осям обеспечивается практически всеми индексами промеров тела рыб (табл. 3) при показателях коэффициента корреляции между признаками и значениями координат по второй канонической оси больше 0,50. Наибольший вклад в дискриминацию по первой канонической оси (корень 2) при коэффициентах корреляции более 0,75 вносят признаки H, h, ih, aD, aV, iP и iV.

Таким образом, выявленные различия между особями бычка-кругляка из изученных акваторий определяются локальными условиями, в которых обитают рыбы.

Таблица 3. Корреляции между признаками и значениями координат двух канонических переменных для бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* из семи районов Азово-Черноморского бассейна

Table 3. Correlations between the characters and coordinate values of two canonical variables for the round goby *Neogobius melanostomus* from seven regions of the Sea of Azov–Black Sea Basin

Признак	Корень 2	Корень 3	Признак	Корень 2	Корень 3
SL	0,56	0,20	ID2	0,66	0,31
H	0,75	0,04	hD2	0,61	0,14
h	0,78	0,10	lA	0,60	0,24
iH	0,68	–0,12	hA	0,51	0,19
ih	0,88	–0,19	lP	0,68	0,46
aD	0,77	0,21	iP	0,77	0,29
pD	0,70	0,35	lV	0,64	0,31
aP	0,67	0,26	iV	0,75	0,22
aV	0,76	0,27	lC	0,63	0,45
aA	0,72	0,25	HL	0,70	0,20
V-A	0,74	0,13	hcz	0,17	0,02
pl	0,54	0,35	ic	0,05	–0,01
ID1	0,70	0,16	ao	0,15	0,03
hD1	0,62	0,07			

Примечание: достоверные коэффициенты корреляции выделены полужирным шрифтом.

Note: significant correlation coefficients are highlighted in bold.

ОБСУЖДЕНИЕ

Различия в морфологии популяций инвазивных видов могут отражать процессы адаптивных фенотипических изменений, а также уникальную популяционную историю [Langerhans, DeWitt, 2004]. В то же время такие различия имеют место и в пределах нативного ареала вида. Согласно работе [Смирнов, 1986], у «азовоморской» популяции бычка-кругляка, по сравнению с «черноморской», длина грудных и брюшных плавников, а также высота анального плавника больше, при этом высота и толщина тела меньше, что объясняется характером питания и движения. У бычка из реки Днепр присутствуют признаки реофильности: удлинён хвостовой отдел тела, увеличена ширина лба [Смирнов, 1986]. У *N. melanostomus* в условиях Каховского водохранилища, по сравнению с особями из заливов Азовского моря, увеличена высота спинных плавников, при этом меньше длина и ширина присоски, длина грудных, анального и хвостового плавников, что связано с обитанием в условиях стоячей воды [Ткаченко, 2012; Demchenko, Tkachenko, 2017].

Бычки популяции Юго-Восточной Балтики характеризуются уменьшенным числом лучей в плавниках и числом позвонков, по сравнению с бычками из нативного ареала [Кодухова и др., 2017]. У бычка-кругляка из Великих озёр Северной Америки (инвазивная популяция) также отмечено изменение счётных признаков: у них снижено количество лучей во втором спинном и хвостовом плавниках [Смирнов, 2001].

По результатам дискриминантного анализа, наибольший вклад в разделение выборок кругляка из семи районов Азово-Черноморского бассейна вносят такие признаки, как высота тела, высота и толщина хвостового стебля, антедорсальное и антевентральное расстояние и ширина грудных и брюшных плавников (указаны признаки, для которых коэффициенты корреляции между признаками и значениями координат по второй канонической оси больше 0,75). У рыб из района Бакальской косы увеличены передний отдел тела, а также толщина и высота хвостового стебля. Вероятно, у бычков, обитающих в зоне действия сильного прибоя, передняя часть тела массивнее. У кругляка из реки Салгир выше, чем у особей из других районов, показатели высоты плавников (первого и второго спинных и анального) и длины брюшного плавника, что является приспособлением для обитания в условиях постоянного течения.

Индексы признаков головы оказались выше у бычков из акватории Бакальской косы и Стрелецкой бухты. В первом районе, по сравнению с другими, у рыб были длиннее рыло и заглазничное расстояние, во втором — массивнее верхняя челюсть и в целом голова (ширина лба, длина верхней челюсти, расстояние между глазом и углом рта, ширина рта и высота головы через середину глаза были наибольшими). Возможно, в спектре питания бычков из Стрелецкой бухты присутствуют более крупные объекты, чем у особей в других районах. Как показано в работе [Богачик, 1967], строение челюстного аппарата у бычка-кругляка связано с характером его питания. Большую часть пищи у этого вида составляют моллюски родов *Mytilus* Linnaeus, 1758, *Mytilaster* Monterosato, 1884, *Balanus* Costa, 1778 и *Dreissena* Van Beneden, 1835. У бычка-кругляка развиты специфические мышцы на верхней челюсти, позволяющие использовать в пищу прикреплённые формы моллюсков, которых мало потребляют другие виды рыб.

Заключение. Выявлена существенная морфологическая неоднородность группировок *Neogobius melanostomus* из разных акваторий Азово-Черноморского бассейна. Результаты дискриминантного анализа показали, что пространственные группировки бычка-кругляка объединяются минимум в три группы, первую из которых образуют рыбы из района западного побережья Крымского полуострова (Каркинитский залив и озеро Донузлав) и района Севастополя (бухта Стрелецкая), вторую — *N. melanostomus* из реки Салгир, третью — бычки из Казантипского залива (Азовское море). Как показывают полученные данные и анализ литературы, различия между локальными группировками бычка-кругляка по признакам внешней морфологии могут быть обусловлены разными причинами: гидрологическими, гидрохимическими, экологическими, в том числе трофическими условиями в тех или иных акваториях Азово-Черноморского региона. Подобные различия связаны, возможно, и с историей формирования рыбного населения в исследуемых акваториях. *N. melanostomus* во внутренних водоёмах Крымского полуострова (в частности, в реке Салгир) был сформирован из ихтиофауны бассейна реки Днепр, распространившись в период работы Северо-Крымского канала, что, вероятно, и определяет морфологическую обособленность этой локальной группировки.

Таким образом, у бычка-кругляка в пределах акватории Азово-Черноморского бассейна сформировались морфологически различающиеся пространственные группировки, соответствующие экологическим условиям в этом регионе. Выявленная неоднородность показывает высокую паратипическую изменчивость пластических признаков и то, что в различных экологических условиях у особей одного вида формируется специфический фенотип.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения» (№ гос. регистрации 124022400148-4), а также частично по темам ФГБНУ НИЦ ПСГ «Изучение особенностей структуры и динамики пресноводных экосистем Северного Причерноморья» № 123101900019-5) и «Оценка и развитие рыбохозяйственного потенциала перспективных районов Северного Причерноморья» (№ 1023103000165-0-1.6.17).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Андреев В. Л., Решетников Ю. С. Исследование внутривидовой морфологической изменчивости сига *Coregonus lavareus* (L.) методами многомерного статистического анализа // *Вопросы ихтиологии*. 1977. Т. 17, вып. 5 (106). С. 862–878. [Andreev V. L., Reshetnikov Yu. S. A study of the intraspecific morphological variation in the whitefish *Coregonus lavareus* (L.) by multivariate statistical analysis. *Voprosy ikhtiologii*, 1977, vol. 17, iss. 5 (106), pp. 862–878. (in Russ.)]
2. Богачик Т. А. Морфологические адаптации челюстно-глоточного аппарата бычков (Gobiidae) // *Вопросы ихтиологии*. 1967. Т. 7, вып. 1 (42). С. 108–116. [Bogachik T. A. Morphological adaptations in the digestive apparatus of the Black Sea Gobiidae. *Voprosy ikhtiologii*, 1967, vol. 7, iss. 1 (42), pp. 108–116. (in Russ.)]
3. Болтачев А. Р., Карпова Е. П. *Морские рыбы Крымского полуострова*. 2-е издание, уточнённое и дополненное. Симферополь : Бизнес-Информ, 2017. 376 с. [Boltachev A. R., Karpova E. P. *Marine Fishes of the Crimean Peninsula*. 2nd edition, revised & enlarged. Simferopol : Biznes-Inform, 2017, 376 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1356>
4. Васильева Е. Д. *Рыбы Чёрного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригалинных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С. В. Богородским*. Москва : ВНИРО, 2007. 238 с. [Vasil'eva E. D. *Ryby Chernogo morya. Opredelitel' morskikh, solonovatovodnykh, evrigalinnykh i prokhodnykh vidov s tsvetnymi illyustratsiyami, sobrannymi S. V. Bogorodskim*. Moscow : VNIRO, 2007, 238 p. (in Russ.)]
5. Заброда Т. А., Дирипаско О. А. Оценка половых различий в морфометрических признаках бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) Азовского моря // *Вісник Запорізького національного університету*. 2009. Т. 2. С. 41–47. [Zabroda T. A., Diripasko O. A. Otsenka polovykh razlichii v morfometricheskikh priznakakh bychka-kruglyaka *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) Azovskogo morya. *Visnyk Zaporizkoho natsionalnoho universytetu*, 2009, vol. 2, pp. 41–47. (in Russ.)]
6. Зуев Г. В., Болтачев А. Р. Влияние подводной добычи песка на экосистему лимана Донузлав // *Экология моря*. 1999. Вып. 48. С. 5–9. [Zuev G. V., Boltachev A. R. Influence of underwater quarrying of sand on the Donuzlav estuary ecosystem. *Ekologiya morya*, 1999, iss. 48, pp. 5–9. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4199>
7. Карпова Е. П. Чужеродные виды рыб в пресноводной ихтиофауне Крыма // *Российский журнал биологических инвазий*. 2016. Т. 9, № 3. С. 47–60. [Karpova E. P. Alien species of fish in freshwater ichthyofauna of the Crimea. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2016, vol. 9, no. 3, pp. 47–60. (in Russ.)]
8. Карпова Е. П., Болтачев А. Р. Днепровская ихтиофауна в гидросистеме Северо-Крымского канала // *Сучасні проблеми теоретичної і практичної іхтіології* : матеріали V Міжнародної іхтіологічної науково-практичної конференції. Чернівці : Книги-XXI, 2012. С. 101–104. [Karpova E. P., Boltachev A. R. Dneprovskaya ikhtiofauna v gidrosisteme Severo-Krymskogo kanala. In: *Suchasni problemy teoretychnoi i praktichnoi ikhtiolohii* : materialy V Mizhnarodnoi ikhtiolohichnoi naukovo-praktychnoi konferentsii. Chernivtsi : Knyhy-XXI, 2012, pp. 101–104. (in Russ.)]
9. Кодухова Ю. В., Боровикова Е. А., Ежова Е. Е., Гущин А. В. Особенности морфологии бычка-кругляка (*Neogobius melanostomus*) юго-восточной Балтики // *Региональная экология*. 2017. № 3 (49). С. 65–74. [Kodukhova Yu. V., Borovikova E. A., Ezhova E. E., Gushchin A. V.

- Features of the morphology of round goby (*Neogobius melanostomus*) in the South-Eastern Baltic Sea. *Regional'naya ekologiya*, 2017, no. 3 (49), pp. 65–74. (in Russ.)]
10. Лакин Г. Ф. *Биометрия. Учебное пособие для биол. спец. вузов*. Москва : Высшая школа, 1990. 352 с. [Lakin G. F. *Biometriya. Uchebnoe posobie dlya biol. spets. vuzov*. Moscow : Vysshaya shkola, 1990, 352 p. (in Russ.)]
 11. Манило Л. Г. *Рыбы семейства бычковые (Perciformes, Gobiidae) морских и солоноватых вод Украины*. Киев : Наукова думка, 2014. 243 с. [Manilo L. G. *Ryby semeistva bychkovy (Perciformes, Gobiidae) morskikh i solonovatykh vod Ukrainy*. Kyiv : Naukova dumka, 2014, 243 p. (in Russ.)]
 12. Правдин И. Ф. *Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных) / под ред. П. А. Дрягина, В. В. Покровского ; 4-е издание, переработанное и дополненное*. Москва : Пищевая промышленность, 1966. 376 с. [Pravdin I. F. *Rukovodstvo po izucheniiu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh) / P. A. Dryagin, V. V. Pokrovskii (Eds) ; 4th edition, revised & expanded*. Moscow : Pishchevaya promyshlennost', 1966, 376 p. (in Russ.)]
 13. Прищепа Р. Е., Болтачев А. Р., Карпова Е. П. Разнообразие бычковых рыб (Perciformes: Gobiidae) Каркинитского залива (черноморское побережье Крымского полуострова) // *Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление, рациональное использование : материалы Междунар. науч.-практ. конф., Керчь, 19–23 сентября 2018 г. Симферополь : АРИАЛ, 2018. С. 259–265. [Prishchepa R. E., Boltachev A. R., Karpova E. P. The diversity of gobies (Perciformes: Gobiidae) of the Karkinitzky Gulf (the Black Sea coast of the Crimean Peninsula). In: *Biologicheskoe raznoobrazie: izuchenie, sokhranenie, vosstanovlenie, ratsional'noe ispol'zovanie : materialy Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., Kerch, 19–23 September, 2018. Simferopol : ARIAL, 2018, pp. 259–265. (in Russ.)]**
 14. Световидов А. Н. *Рыбы Чёрного моря*. Москва ; Ленинград : Наука, 1964. 551 с. [Svetovidov A. N. *Ryby Chernogo morya*. Moscow ; Leningrad : Nauka, 1964, 551 p. (in Russ.)]
 15. Смирнов А. И. Бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* (Pisces, Gobiidae) за пределами ареала: причины, степень распространения, возможные последствия // *Вестник зоологии*. 2001. Т. 35, № 3. С. 71–77. [Smirnov A. I. The round goby *Neogobius melanostomus* (Pisces, Gobiidae) is found outside of its area: Reasons, distribution rate, probable after-effects. *Vestnik zoologii*, 2001, vol. 35, no. 3, pp. 71–77. (in Russ.)]
 16. Смирнов А. И. *Фауна Украины. Т. 8. Рыбы. Вып. 5. Окунеобразные (бычковидные), скорпенообразные, камбалообразные, присоскопорообразные, удильщикообразные*. Киев : Наукова думка, 1986. 320 с. [Smirnov A. I. *Fauna Ukrainy. Vol. 8. Ryby. Iss. 5. Okuneobraznye (bychkovidnye), skorpenoobraznye, kambaloobraznye, prisoskoperoobraznye, udil'shchikoobraznye*. Kyiv : Naukova dumka, 1986, 320 p. (in Russ.)]
 17. Ткаченко М. Ю. Морфологічна мінливість бычка-кругляка *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) морських та прісноводних водойм // *Біологічні системи*. 2012. Т. 4, вип. 4. С. 525–529. [Tkachenko M. Yu. Morfolohichna minlyvist bychka-kruhliaka *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) morskyykh ta prsnovodnykh vodoim. *Biologichni systemy*, 2012, vol. 4, iss. 4, pp. 525–529. (in Ukr.)]
 18. Халафян А. А. *Statistica 6. Статистический анализ данных*. Москва : ООО «Бином-Пресс», 2007. 512 с. [Khalafyan A. A. *Statistica 6. Statisticheskii analiz dannyykh*. Moscow : ООО "Binom-Press", 2007, 512 p. (in Russ.)]
 19. Belogurova R. E., Karpova E. P., Ablyazov E. R. Long-term changes in the fish fauna of the Karkinitzky Gulf of the Black Sea. *Russian Journal of Marine Biology*, 2020, vol. 46, iss. 6, pp. 452–460. <https://doi.org/10.1134/S1063074020060036>
 20. Buřič M., Bláha M., Kouba A., Drozd B. Upstream expansion of round goby (*Neogobius melanostomus*) – first record in the upper reaches of the Elbe River. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 2015, vol. 416, art. no. 32 (5 p.). <https://doi.org/10.1051/kmae/2015029>
 21. Ćolić S., Šukalo G., Ćolić V., Kerkez V. First record of round goby *Neogobius melanostomus* Pallas, 1814 (Pisces: Gobiidae) in Bosnia and Herzegovina. *Ecologica Montenegrina*, 2018, vol. 16, pp. 108–110. <https://doi.org/10.37828/em.2018.16.8>
 22. Crossman E. J., Holm E., Cholmondeley R., Tunington K. First record for Canada of the rudd,

- Scardinius erythrophthalmus*, and notes on the introduced round goby, *Neogobius melanostomus*. *The Canadian Field-Naturalist*, 1992, vol. 106, no. 2, pp. 206–209.
23. Demchenko V. O., Tkachenko M. Y. Biological characteristics of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814), from different water bodies. *Archives of Polish Fisheries*, 2017, vol. 25, iss. 1, pp. 51–61. <https://doi.org/10.1515/aopf-2017-0006>
 24. Diripasko O. A., Zabroda T. A. Morphometric variability in round goby *Neogobius melanostomus* (Perciformes: Gobiidae) from the Sea of Azov. *Zoosystematica Rossica*, 2017, vol. 26, no. 2, pp. 392–405. <https://doi.org/10.31610/zsr/2017.26.2.392>
 25. Langerhans R. B., DeWitt T. J. Shared and unique features of evolutionary diversification. *The American Naturalist*, 2004, vol. 164, no. 3, pp. 335–349. <https://doi.org/10.1086/422857>
 26. Nyeste K., Nyíri K., Molnár J. First record of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) in the Water System of Tisza River. *Pisces Hungarici*, 2017, vol. 11, pp. 89–90.
 27. Pinchuk V. I., Miller P. J. *Neogobius melanostomus* (Eichwald, 1831). In: *The Freshwater Fishes of Europe*. Vol. 8, pt I. *Mugilidae, Atherinidae, Atherinopsidae, Blenniidae, Odontobutidae, Gobiidae* / P. J. Miller (Ed.). Wiebelsheim, Germany : AULA-Verlag, 2003, pp. 173–180.
 28. Piria M., Šprem N., Jakovlić I., Tomljanović T., Matulić D., Treer T., Aničić I., Safner R. First record of round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) in the Sava River, Croatia. *Aquatic Invasions*, 2011, vol. 6, suppl. 1, pp. S153–S157. <https://doi.org/10.3391/ai.2011.6.S1.034>
 29. Reist J. D. An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data. *Canadian Journal of Zoology*, 1985, vol. 63, no. 6, pp. 1429–1439. <http://dx.doi.org/10.1139/z85-213>
 30. Reist J. D. An empirical evaluation of coefficients used in residual and allometric adjustment of size covariation. *Canadian Journal of Zoology*, 1986, vol. 64, no. 6, pp. 1363–1368. <https://doi.org/10.1139/z86-203>
 31. Roche K., Janač M., Šlapansky L., Mikl L., Kopeček L., Jurajda P. A newly established round goby (*Neogobius melanostomus*) population in the upper stretch of the river Elbe. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 2015, vol. 416, art. no. 33 (11 p.). <https://doi.org/10.1051/kmae/2015030>
 32. Simonović P., Paunović M., Popović S. Morphology, feeding, and reproduction of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Pallas), in the Danube River Basin, Yugoslavia. *Journal of Great Lakes Research*, 2001, vol. 27, iss. 3, pp. 281–289. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(01\)70643-0](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(01)70643-0)
 33. Skóra K. E., Rzeźnik J. Observations on diet composition of *Neogobius melanostomus* Pallas, 1811 (Gobiidae, Pisces) in the Gulf of Gdansk (Baltic Sea). *Journal of Great Lakes Research*, 2001, vol. 27, iss. 3, pp. 290–299. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(01\)70644-2](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(01)70644-2)
 34. Stráňai I., Andreji J. The first report of round goby, *Neogobius melanostomus* (Pisces, Gobiidae) in the waters of Slovakia. *Folia Zoologica*, 2004, vol. 53, no. 3, pp. 335–338.
 35. Thorpe R. S. Quantitative handling of characters useful in snake systematics with particular reference to intraspecific variation in the ringed snake *Natrix natrix* (L.). *Biological Journal of the Linnean Society*, 1975, vol. 7, iss. 1, pp. 27–43. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1975.tb00732.x>
 36. van Beek G. C. W. The round goby *Neogobius melanostomus* first recorded in the Netherlands. *Aquatic Invasions*, 2006, vol. 1, iss. 1, pp. 42–43. <https://doi.org/10.3391/ai.2006.1.1.10>
 37. Verreycken H., Breine J. J., Snoeks J., Belpaire C. First record of the round goby, *Neogobius melanostomus* (Actinopterygii: Perciformes: Gobiidae) in Belgium. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 2011, iss. 41 (2), pp. 137–140. <https://doi.org/10.3750/AIP2011.41.2.11>

**MORPHOMETRIC VARIABILITY IN THE ROUND GOBY
NEOGOBIUS MELANOSTOMUS (PALLAS, 1814) (ACTINOPTERYGII, GOBIIDAE)
OF THE SEA OF AZOV–BLACK SEA BASIN**

R. Belogurova^{1,2}

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

² Research Center for Freshwater and Brackish Water Hydrobiology, Kherson, Russian Federation

E-mail: prishchepa.raisa@yandex.ru

The variability of external morphological characters (36 morphometric and 6 meristic ones) of the round goby *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814) from seven regions of the Sea of Azov–Black Sea Basin is considered: the northwestern and southwestern Black Sea coast of the Crimean Peninsula (the Karkinitzky Bay, Donuzlav Liman, and Streletskaia Bay of Sevastopol), the Kazantip Bay of the Sea of Azov, and the Salgir River in the central Crimean Peninsula. As established, the round goby from different catch regions at the age of 2+...3 has different body sizes: the maximum in individuals from the Streletskaia Bay, SL_{av} (136.2 ± 1.97) mm; the minimum in individuals from the Salgir River, SL_{av} (66.8 ± 2.28) mm. With the Mann–Whitney test, statistically significant differences were found between the samples for most morphometric characters. In terms of meristic characters, there were no differences. The greatest contributors to the discrimination of *N. melanostomus* samples were morphometric characters related to the location of fins. According to the results of cluster analysis, based on the totality of all the studied characters of the round goby of the Sea of Azov–Black Sea Basin, the samples from the Karkinitzky Bay (Samarchik Bay and Yarylgachskaya Bay, $D = 28.6$) and from the Bakalskaya Spit water area had the highest similarity. At the level of divergence $D = 47.3$, groups of the round goby from the Streletskaia Bay and Kazantip Bay were united; then, a sample from the Donuzlav Liman adjoined them at the level $D = 215$. The sample from the Salgir River had the most isolated position: the level of divergence was about 475. As found according to the discriminant analysis, the round goby from the Sea of Azov–Black Sea Basin was differentiated into at least three spatial groups: the first one, from the western coast of the Crimean Peninsula (the Karkinitzky Bay and Donuzlav Liman) and the Sevastopol area (the Streletskaia Bay); the second one, from the Kazantip Bay (the Sea of Azov); and the third one, from the Salgir River. The following characters made the greatest contribution to the discrimination of spatial groupings (with the correlation coefficient between characters and coordinate values along the second canonical axis being higher than 0.75): maximum body depth, caudal peduncle depth and width, predorsal and prepelvic distances, and width of pectoral and pelvic fin base. The revealed heterogeneity shows a high paratypical variability of morphometric characters; under different environmental conditions, individuals of the same species form a specific phenotype.

Keywords: round goby, Sea of Azov–Black Sea Basin, morphometric and meristic characters, variability, population

UDC 579.68:579.222

**NONYLPHENOL BIODEGRADATION
BY THE BACTERIUM *RAOULTELLA PLANTICOLA* STRAIN F8
ISOLATED FROM THE SEDIMENT OF THE GULF OF FINLAND, THE BALTIC SEA**

© 2024 T. Zaytseva¹, V. Safronova², A. Russu¹, I. Kuzikova¹, and N. Medvedeva¹

¹St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Scientific Research Centre for Ecological Safety of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russian Federation

²All-Russia Research Institute for Agricultural Microbiology, Saint Petersburg, Russian Federation

E-mail: zaytseva.62@list.ru

Received by the Editor 11.05.2022; after reviewing 08.11.2022;
accepted for publication 09.10.2023; published online 22.03.2024.

Nonylphenol (NP) is a ubiquitous environmental pollutant of major concern due to its toxicity to hydrobionts, animals, and humans. Moreover, NP is known as an endocrine disruptor. The aim of this study is to isolate from bottom sediments sampled in the southern Gulf of Finland (the Baltic Sea) and identify a highly-efficient NP-degrading bacterial strain and to analyze its NP-degrading capacity at different levels of temperature, initial pH, dissolved oxygen concentrations, and initial NP content. The isolated strain F8 was identified by phenotypic traits using standard methods and by Sanger sequencing of a fragment of the 16S rRNA gene sequence (*rrs*). NP content was determined by high-performance liquid chromatography. The novel NP-degrading bacterium *Raoultella planticola* F8 was isolated from the bottom sediments sampled in the Gulf of Finland. *R. planticola* F8 isolate was deposited in the Russian Collection of Agricultural Microorganisms (RCAM), All-Russia Research Institute for Agricultural Microbiology, as the strain RCAM 05450. The *rrs* sequence of the F8 isolate was deposited in the GenBank database (No. OL831016). This strain is highly efficient for NP degradation in aerobic conditions at different NP concentrations (up to 900 mg·L⁻¹), in the temperature range of +5...+35 °C, the initial pH range of 5–9, and the dissolved oxygen concentration range of 0.8–2.46 mg·L⁻¹. This is the first study to demonstrate the ability of *R. planticola* to degrade NP. Results of this investigation provide useful information for *R. planticola* F8 application in bioremediation processes.

Keywords: *Raoultella planticola* F8, sediments, identification, nonylphenol, biodegradation

Nonylphenol (hereinafter NP), an endocrine disrupting xenobiotic of anthropogenic origin, is a widespread environmental pollutant worldwide. NP is actively used in manufacture of modified phenolic and epoxy resins and non-ionic surfactants, more specifically NP ethoxylates [Bhandari et al., 2021]. NP pollution in aquatic and terrestrial ecosystems occurs mainly due to a massive discharge into the environment of domestic and industrial wastewater, insufficiently treated at wastewater treatment plants [Barber et al., 2015].

NP pollution in the environment is of great concern due to its toxicity to hydrobionts, animals, and humans. Besides, NP is known as an endocrine disruptor [Bhandari et al., 2021; Khalid, Abdollahi, 2021; Uğuz et al., 2009]. For these reasons, NP is referred to in the list of priority hazardous substances under the Environmental Quality Standards Directive 2013/39/EU and in the list of hazardous substances in the Baltic Sea.

Because of its widespread use, NP is frequently detected in all natural environments, *inter alia* rivers, lakes, coastal waters, and bottom sediments. NP concentration in water can reach hundreds of micrograms *per* L [Bhandari et al., 2021; Solé et al., 2000]. Due to its high hydrophobic nature and low solubility in water, NP can be adsorbed on sediment particles, and this leads to its accumulation in bottom sediments of freshwater and marine ecosystems [Soares et al., 2008]. NP concentration in sediments is several orders of magnitude higher than in water, up to several thousand milligrams *per* kg. Considering NP persistence, its half-life in bottom sediments may exceed 60 years [Bhandari et al., 2021; Soares et al., 2008]. Sediments can serve as a secondary NP contamination source for aquatic ecosystems due to the desorption of part of sediment-bound NP fraction followed by its dissolution in the water phase [De Weert et al., 2008].

In the natural environment (soil, water, and bottom sediments), NP may be transformed into less toxic compounds due to abiotic (like hydrolysis and photolysis) and biological processes [Bhandari et al., 2021]. As known, microbial degradation is one of the main strategies to reduce NP pollution in the environment. The rate and extent of the degradation of pollutants, including NP, are largely determined by the physiological activity of microorganisms and conditions of their incubation (temperature, pH, pollutant content, *etc.*) [Abatenh et al., 2017; Khan et al., 2009; Xie et al., 2015]. It is also known that microbial degradation of NP can occur under both aerobic and anaerobic conditions: methanogenic and nitrate- and sulfate-reducing [Mao et al., 2012; Soares et al., 2008; Wang et al., 2015a].

Various microorganisms of different taxonomic groups, such as bacteria [Corvini et al., 2006; Ma et al., 2018; Reddy et al., 2017], blue-green algae [Baptista et al., 2009; Zaytseva, Medvedeva, 2019], microalgae [Feng et al., 2022], yeast [Rajendran et al., 2017; Vallini et al., 2001], and filamentous fungi [Kuzikova et al., 2020; Yang et al., 2018], were reported to be able to degrade alkylphenols, *inter alia* NP.

This finding prompted the search for more bacterial species that may serve as efficient NP biodegraders in bioremediation processes.

The aim of this study is to isolate from the bottom sediments sampled in the southern Gulf of Finland (the Baltic Sea) and identify the highly-efficient nonylphenol-degrading bacterial strain and to analyze its NP-degrading capacity at different levels of temperature, initial pH, dissolved oxygen concentration, and initial NP content.

MATERIAL AND METHODS

The sediments used in this research were sampled in the southern Gulf of Finland, the Baltic Sea (N59.99007°, E28.96475°) in June 2018. The sample (0–10-cm depth) was taken with a Box Corer, placed into a glass jar, and stored at +4 °C.

Technical NP (CAS 84852-15-3) was purchased from Sigma-Aldrich (the USA). Since NP has low solubility in water and mineral salt medium, NP stock solutions in ethanol were used in the tests.

The sediment sample was contaminated with NP (300 mg·kg⁻¹) and incubated in the dark at +25 °C for 240 days.

The sediment sample (5 g, wet weight) was added to 50 mL of minimal mineral medium (hereinafter MMM) containing: (NH₄)₂SO₄, 4.0 g·L⁻¹; KH₂PO₄, 1.5 g·L⁻¹; K₂HPO₄, 1.5 g·L⁻¹; and MgSO₄·7H₂O, 0.2 g·L⁻¹ supplemented with NP (50 mg·L⁻¹) as a selective agent, pH (7.2 ± 0.2). The mixture was incubated on a rotary shaker Certomat BS-1 (230 rpm) at +28 °C in the dark for 7 days and then transferred to a fresh medium with NP and incubated under the same conditions. After that, the cultures were transferred regularly, every 3–4 days.

After 3 times of repeated subculturing, 0.1 mL of culture broth was pipetted and spread on solid MMM containing glucose (5.0 g·L⁻¹), yeast extract (2.0 g·L⁻¹), agar (20 g·L⁻¹), and NP (50 mg·L⁻¹). Single colonies were selected and streaked on nutrient agar supplemented

with NP (50 mg·L⁻¹). The cultures were incubated at +28 °C for 3 days. Morphologically different colonies of bacteria were selected for further study of their NP degrading ability.

Selected bacterial isolates were incubated on MMM supplemented with NP (100 mg·L⁻¹) on a rotary shaker at 230 rpm, at +28 °C, in the dark for 7 days. After that, samples were taken to measure NP concentrations.

Phenotypic traits of the strain F8 were determined using standard methods and culture media [Krige, Padgett, 2011].

The isolated strain F8 was identified according to the Bergey's Manual [1994] and the Sanger sequencing method for a 1450-bp fragment of the 16S rRNA gene (*rrs*) using primers fD1 (5'-AGAGTTTGATCCTGGCTCAG-3') and rD1 (5'-CTTAAGGAGGTGATCCAGCC-3') [Weisburg et al., 1991]. Direct sequencing of PCR products was conducted on an ABI PRISM 3500xl genetic analyzer (Applied Biosystems, the USA).

The NCBI GenBank database (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>) and the BLAST program (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) were used to search for homologous sequences. To construct a phylogenetic tree, we applied the MEGA software v. 6 and used the neighbor joining method [Tamura et al., 2011]. Evolutionary distances were calculated by the Maximum Composite Likelihood method. The statistical reliability of the clusters was assessed with bootstrap analysis (1,000 replicas).

The inoculum was obtained by harvesting the strain F8 grown on solid MMM containing glucose (5.0 g·L⁻¹), yeast extract (2.0 g·L⁻¹), agar (20.0 g·L⁻¹), and NP (50 mg·L⁻¹) for 3 days. Cells were washed three times in 20 mM phosphate buffered saline (pH 7.0) and inoculated into 50 mL of MMM supplemented with NP. The initial cell density was $(3 \pm 1) \times 10^8$ cells·mL⁻¹. The strain F8 was cultivated on MMM with NP in the dark for 7 days. NP was added to the medium in the form of ethanol solutions. Equal amounts of ethanol were added to abiotic controls.

The following cultivation conditions were manipulated in order to investigate their effects on NP biodegradation: temperature (+5, +10, +16, +22, +28, and +35 °C), initial pH (5.0, 6.0, 7.0, 8.0, and 9.0), dissolved oxygen (hereinafter DO) concentration (0.8, 1.08, 1.31, 1.53, and 2.46 mg·L⁻¹), and initial NP content (100, 300, 500, 700, and 900 mg·L⁻¹).

The effects of initial pH, DO concentration, and temperature on NP biodegradation were estimated at 100 mg·L⁻¹ of NP in MMM.

To study the effects of NP content, initial pH, and DO concentration on the biodegradation capacity of the strain F8, cells were cultivated on NP-containing MMM on a rotary shaker Certomat BS-1 in the dark at +28 °C.

Various levels of DO concentration were created during the strain F8 cultivation in the Erlenmeyer flasks with different volumes of MMM (25, 50, 75, 100, and 125 mL). Winkler iodometric method was used to measure DO amount in the medium [Water Quality, 1983].

The effect of temperature on NP biodegradation rate was estimated during the bacteria cultivation under static conditions in the dark.

Non-inoculated variants were kept as blank controls to determine the abiotic loss of NP and incubated throughout the cultivation period. Each treatment in different tests was replicated three times for accuracy.

NP concentrations in the entire content of bacterial culture (cells with medium) and in abiotic controls were measured by high-performance liquid chromatography on an HP1090 chromatograph (Hewlett-Packard, the USA), according to the technique presented earlier [Kuzikova et al., 2020].

The kinetics of NP degradation during its fast phase under different bacterial cultivation conditions was analysed in accordance with the first-order model described by the following equation:

$$\ln(C_t/C_0) = -k \times t,$$

where C_0 is initial NP concentration ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$);

C_t is NP concentration at the time t ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$);

k is the degradation rate constant, days^{-1} [Baptista et al., 2009].

All statistical analysis was carried out applying PAST 4.0 software. Statistical significance was determined using one-way ANOVA and Tukey's post-hoc test for normally distributed data; differences were considered significant at $p < 0.05$. Shapiro–Wilk and Levene's tests were performed to assess data normality and variance equality. The obtained data are given in tables and graphs as mean values with a standard deviation ($M \pm SD$) of three independent replicates ($n = 3$). Spearman's correlation coefficients (r_s) were used to identify relationships between NP degradation parameters and NP cultivation variables; $p < 0.05$ was considered statistically significant.

RESULTS

Ten bacterial strains isolated from the sample of NP-contaminated bottom sediments had the capacity to degrade NP. Extent of NP ($100 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$) degradation after 7 days of cultivation was found to be between 43.1 and 91.5% depending on a bacterial strain (no data provided).

The highest biodegradation capacity (91.5%) was recorded for the strain F8. It should be pointed out that in the abiotic controls (without bacterial cells), NP degradation did not occur in the medium.

Cells of the strain F8 are gram-negative, non-spore-forming, and non-motile rods with capsules. The strain F8 forms circular beige colonies on nutrient agar, with a diameter of 2–3 mm, a smooth edge, smooth and shiny surface, fine-grained structure, and liquid consistency. The strain F8 is catalase-positive and oxidase-negative. It is a facultative anaerobic bacterium. Voges–Proskauer reactions and acid formation are positive; indole is not formed. This strain is capable of using urea, assimilating nitrogen from the atmosphere, performing denitrification, consuming nitrogen from mineral salts, and catabolizing lactose, sucrose, rhamnose, fructose, galactose, mannose, xylose, mannitol, sorbitol, glucose, arabinose, and starch with acid and gas formation; it does not use inositol. The strain shows amylolytic and lipolytic activity. Its cells are capable of growing in a wide range of temperature ($+5\dots+36^\circ\text{C}$) and pH (5–10, but not at pH of 3).

Phenotypically, the isolate F8 is close to the genus *Klebsiella* (Enterobacteriaceae family) [Bergey's Manual of Determinative Bacteriology, 1994].

As revealed by sequencing, the *rrs* gene fragment of the isolate F8 has the highest similarity (99.72%) with a similar fragment of the type strain *Raoultella planticola* NBRC 14939, belonging to Enterobacteriaceae family (Table 1).

Raoultella genus was separated from the closely related *Klebsiella* genus on the basis of the *rrs* and *rpoB* gene sequences analysis, DNA-DNA hybridization, and biochemical studies [Drancourt et al., 2001]. Initially, in addition to *R. planticola*, this genus included two species: *R. ornithinolytica* and *R. terrigena* [Drancourt et al., 2001]. Later, the species *R. electrica* was described as well [Kimura, 2014].

A phylogenetic tree based on the *rrs* gene sequences, representing the taxonomic status of the isolate F8 within Enterobacteriaceae family, is shown in Fig. 1. As can be seen, the studied isolate formed a single cluster with the type strain *R. planticola* NBRC 14939T at a high level of statistical support (91%).

Summing all the phenotypic traits with the reported sequence of the 16S rRNA gene fragment, the strain F8 was identified as *R. planticola* F8. The isolate *R. planticola* F8 was deposited in the Russian Collection of Agricultural Microorganisms (RCAM) as the strain RCAM 05450 and stored at -80°C in the automated Tube Store (Liconic Instruments, Liechtenstein). The *rrs* sequence of the isolate F8 was deposited in the GenBank database (No. OL831016).

Table 1. Similarity between the isolate F8 and the closest type strains belonging to Enterobacteriaceae family based on the 16S rRNA gene sequencing

Таблица 1. Сходство изолята F8 с ближайшими типовыми штаммами семейства Enterobacteriaceae по данным секвенирования гена 16S рНК

Type strain	NCBI accession number	Similarity with the isolate F8 (%)
<i>Raoultella planticola</i> NBRC 14939	NR113701	99.72
<i>Raoultella ornithinolytica</i> JCM 6096	NR114736	99.45
<i>Klebsiella aerogenes</i> KCTC 2190	NR102493	99.24
<i>Raoultella electrica</i> 1GB	AB762091	99.16
<i>Raoultella terrigena</i> NBRC 14941	AB680714	98.69
<i>Klebsiella grimontii</i> SB73	NR159317	98.54
<i>Klebsiella oxytoca</i> ATCC 13182	NR041749	98.01
<i>Klebsiella pneumoniae</i> DSM 30104	NR036794	97.80
<i>Enterobacter asburiae</i> JM-458	NR145647	96.46
<i>Erwinia amylovora</i> DSM 30165	NR041970	95.73

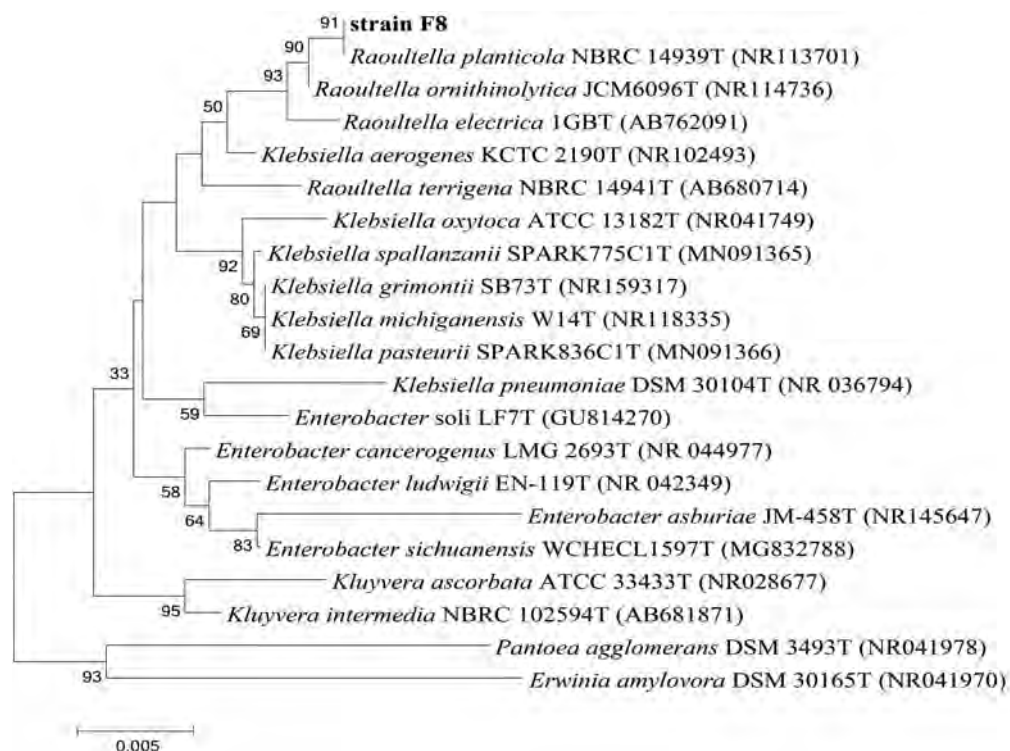


Fig. 1. Phylogenetic tree generated by the neighbor joining method using partial 16S rRNA gene sequences reflecting the taxonomic position of the strain F8 isolate within Enterobacteriaceae family. The isolated strain is highlighted in bold. Type strains are indicated by the letter T. Bootstrap values of more than 30% are given

Рис. 1. Филогенетическое дерево, построенное методом присоединения соседей с использованием частичных последовательностей гена 16S рНК, которое отражает таксономическое положение изолята штамма F8 внутри семейства Enterobacteriaceae. Выделенный штамм помечен жирным шрифтом. Типовые штаммы обозначены буквой Т. Приведены бутстреп-значения более 30 %

The results of studying the effect of temperature on NP degradation revealed the capacity of *R. planticola* F8 to degrade NP in a wide range, +5...+35 °C (Fig. 2). A high level of correlation was found between temperature and NP biodegradation rate constant k ($r_s = 0.818$; $p = 0.0038$).

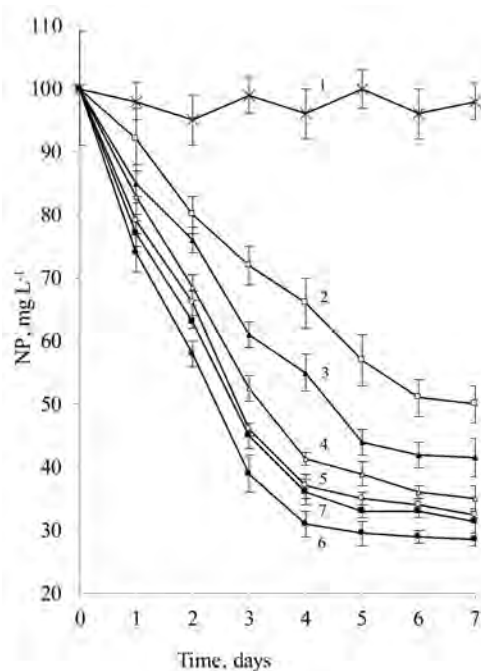


Fig. 2. Dependence of nonylphenol content in the culture liquid of the bacterium *Raoultella planticola* F8 on temperature: 1, abiotic control; 2, +5 °C; 3, +10 °C; 4, +16 °C; 5, +22 °C; 6, +28 °C; 7, +35 °C

Рис. 2. Зависимость содержания нонилфенола в культуральной жидкости бактерии *Raoultella planticola* F8 от температуры: 1 — абиотический контроль; 2 — +5 °C; 3 — +10 °C; 4 — +16 °C; 5 — +22 °C; 6 — +28 °C; 7 — +35 °C

At +5 °C, the degradation rate constant k during the fast phase was 0.111 days^{-1} , while half-life t_{50} was 6.2 days. NP degradation by the isolated strain was accelerated with a rise in the incubation temperature up to +28 °C, which resulted in a statistically significant ($p < 0.5$) increase in k and decrease in NP half-life by 2.7 times, as well as in an increase in NP degradation degree from 51 to 71.5%. A further rise in temperature, up to +35 °C, led to a decrease in k and increase in t_{50} by 1.2 times (Table 2).

Table 2. Effect of cultivation conditions on destruction of nonylphenol ($100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$) by *Raoultella planticola* F8

Таблица 2. Влияние условий культивирования на деструкцию нонилфенола ($100 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) *Raoultella planticola* F8

Cultivation condition	T, °C	Dissolved oxygen, $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$	Initial pH	k , days^{-1}	R^2	t_{50} , days	Nonylphenol degradation degree after 7 days, %
Temperature	+5	0.8	7	0.111 ± 0.004	0.95	6.2 ± 0.2	51 ± 2
	+10	0.8	7	0.161 ± 0.005	0.991	4.3 ± 0.3	58.5 ± 1.9
	+16	0.8	7	0.212 ± 0.011	0.992	3.3 ± 0.1	65 ± 3
	+22	0.8	7	0.251 ± 0.004	0.979	2.8 ± 0.1	67.5 ± 1.2
	+28	0.8	7	0.307 ± 0.005	0.99	2.3 ± 0.2	71.5 ± 1.8
	+35	0.8	7	0.26 ± 0.01	0.995	2.7 ± 0.2	70 ± 2
Dissolved oxygen concentration	+28	0.8	7	0.307 ± 0.006	0.99	2.26 ± 0.01	71.5 ± 1.2
	+28	1.08	7	0.525 ± 0.005	0.999	1.32 ± 0.04	81 ± 2
	+28	1.31	7	0.66 ± 0.01	0.998	1.05 ± 0.03	85 ± 2
	+28	1.53	7	1.15 ± 0.11	0.986	0.6 ± 0.1	91.5 ± 1.9
	+28	2.46	7	0.916 ± 0.005	0.944	0.76 ± 0.03	89 ± 2
Initial pH	+28	1.53	5	0.569 ± 0.003	0.985	1.22 ± 0.14	80 ± 2
	+28	1.53	6	0.655 ± 0.011	0.999	1.06 ± 0.09	82 ± 2
	+28	1.53	7	1.15 ± 0.11	0.986	0.6 ± 0.1	91.5 ± 1.9
	+28	1.53	8	0.886 ± 0.009	0.997	0.78 ± 0.04	88 ± 1
	+28	1.53	9	0.458 ± 0.006	0.998	1.51 ± 0.08	76 ± 2

Taking all data into account, it can be concluded that the maximum biodegradation rate was observed at +28 °C.

As shown, NP degradation by the bacterium *R. planticola* depends on DO concentration (Fig. 3).

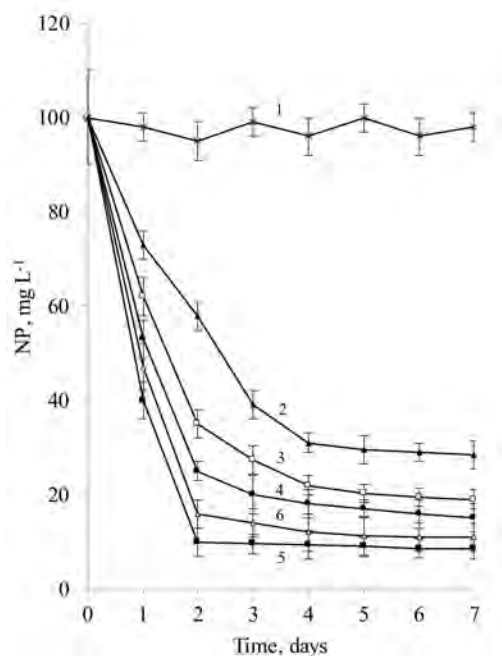


Fig. 3. Dependence of nonylphenol content in the culture liquid of the bacterium *Raoultella planticola* F8 on dissolved oxygen concentration: 1, abiotic control; 2, 0.8 mg·L⁻¹; 3, 1.08 mg·L⁻¹; 4, 1.31 mg·L⁻¹; 5, 1.53 mg·L⁻¹; 6, 2.46 mg·L⁻¹

Рис. 3. Зависимость содержания нонилфенола в культуральной жидкости бактерии *Raoultella planticola* F8 от концентрации растворённого кислорода: 1 — абиотический контроль; 2 — 0,8 мг·л⁻¹; 3 — 1,08 мг·л⁻¹; 4 — 1,31 мг·л⁻¹; 5 — 1,53 мг·л⁻¹; 6 — 2,46 мг·л⁻¹

A rise in DO concentration from 0.8 to 1.53 mg·L⁻¹ led to a statistically significant increase in k and decrease in t_{50} by 3.8 times. The degree of NP degradation after 7 days of cultivation dropped by 1.3 times (Table 2). A further rise in DO concentration, up to 2.46 mg·L⁻¹, resulted in a decrease in NP biodegradation rate constant and an increase in half-life by 1.3 times.

Based on the results, DO concentration for effective NP degradation by *R. planticola* should be within 1.53–2.46 mg·L⁻¹.

The results of studying the effect of initial pH on NP degradation by *R. planticola* revealed that the highest NP degradation degree, 88–91.5%, was reached after 7 days of cultivation in the pH range of 7.0 to 8.0 (Fig. 4, Table 2).

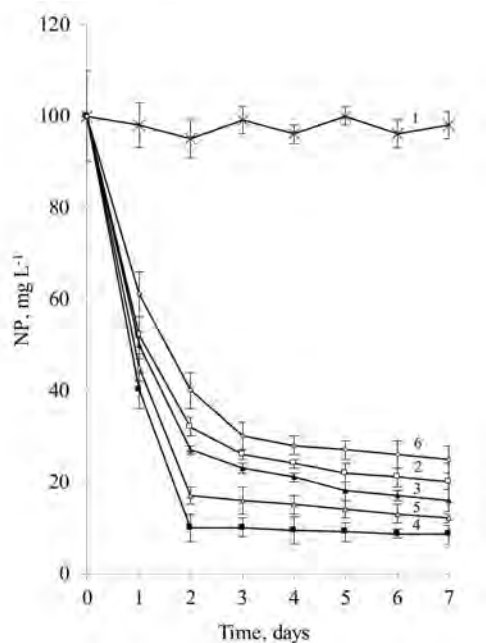


Fig. 4. Dependence of nonylphenol content in the culture liquid of the bacterium *Raoultella planticola* F8 on initial pH: 1, abiotic control; 2, pH 5; 3, pH 6; 4, pH 7; 5, pH 8; 6, pH 9

Рис. 4. Зависимость содержания нонилфенола в культуральной жидкости бактерии *Raoultella planticola* F8 от исходного pH: 1 — абиотический контроль; 2 — pH 5; 3 — pH 6; 4 — pH 7; 5 — pH 8; 6 — pH 9

The highest degradation rate constant k (1.15 days^{-1}) and the lowest half-life t_{50} (0.6 days) were revealed at pH of 7.0. A decrease in pH from 7.0 to 5.0 and an increase to 9.0 resulted in a statistically significant ($p < 0.5$) drop in k and a rise in half-life t_{50} by 2 and 2.5 times, respectively.

Finally, optimal initial pH value for NP biodegradation by *R. planticola* was determined as 7.0–8.0.

As found, the bacterium *R. planticola* F8 degrades NP in a wide range of NP concentrations, from 100 to 900 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (Table 3).

Table 3. Effect of initial nonylphenol concentration on its destruction by *Raoultella planticola* F8

Таблица 3. Влияние исходной концентрации нонилфенола на его деструкцию *Raoultella planticola* F8

Nonylphenol, $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$	k , days^{-1}	R^2	t_{50} , days	Nonylphenol degradation degree after 7 days, %
100	1.15 ± 0.11	0.986	0.6 ± 0.1	91.5 ± 1.9
300	0.866 ± 0.005	0.914	0.8 ± 0.1	84.8 ± 0.6
500	0.292 ± 0.002	0.976	2.4 ± 0.1	84 ± 2
700	0.22 ± 0.01	0.88	3.2 ± 0.4	78.6 ± 1.4
900	0.12 ± 0.01	0.986	5.8 ± 0.5	55.6 ± 1.3

A high level of correlation ($p < 0.001$) was registered between NP biodegradation rate constant and initial NP content ($r_s = -0.983$) and between t_{50} and initial NP concentration ($r_s = 0.999$). A rise in NP content in the medium from 100 to 900 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ led to a statistically significant ($p < 0.05$) decrease in the degradation rate constant k and an increase in half-life t_{50} by 9.6 times. The degree of NP degradation dropped by 1.6 times (Table 3).

DISCUSSION

Recently, one of the main ecological problems was environmental contamination by endocrine disrupting chemicals, in particular NP which affects the endocrine system of living organisms.

NP degradation in natural environments is caused by its abiotic destruction and biodegradation. A wide range of bacteria belonging to different genera are known to have NP-degrading capacity: *Acinetobacter*, *Achromobacter*, *Alcaligenes*, *Arthrobacter*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Citrobacter*, *Corynebacterium*, *Desulfobacterium*, *Klebsiella*, *Pseudomonas*, *Serratia*, *Sphingomonas*, etc. [Corvini et al., 2006; Gabriel et al., 2005; Ma et al., 2018; Reddy et al., 2017; Xie et al., 2015].

The pathways of NP biodegradation by bacteria are widely presented in scientific literature. Previously, it was revealed that aerobic NP degradation by bacteria can be initiated either by oxidative cleavage of the alkyl chain or by oxidative action on an aromatic ring. A putative mechanism for degradation of the alkyl chain includes hydroxylation at the terminal carbon atom (as the first step), oxidation of the resulting alcohol into the corresponding carboxylic acid, and further degradation *via* β -oxidation. NP degradation *via* oxidation of the alkyl chain is characteristic of NP isomers, in which the side chain is linear or at least not highly branched. NP isomers with highly branched side chains can initially be destroyed by hydroxylation phenolic ring. Type II *ipso*-substitution mechanism (hydroxylation at the carbon atom-4) was described as the first step of degradation pathway, which occurs by oxidation and replacement of aromatic carbon atom of NP by an alkyl side chain [Bhandari et al., 2021].

As mentioned earlier, the bacterium *R. planticola* F8, an active NP biodestructor, was isolated from bottom sediments sampled in the southern Gulf of Finland. This strain belongs to Proteobacteria phylum, Gammaproteobacteria class. Gammaproteobacteria, along with Alphaproteobacteria, are known as the most abundant bacterial groups in the microbiome of NP-contaminated bottom sediments [Wang et al., 2015b].

Raoultella representatives have been associated with degradation of various organic contaminants, such as drugs [Palyzová et al., 2019], pesticides [Bhatt et al., 2019], polycyclic aromatic hydrocarbons [Ping et al., 2017], and so on. The ability of *R. planticola* to degrade NP was revealed for the first time.

Two phases of NP biodegradation by *R. planticola* were identified analyzing the degradation curves under test conditions: the fast and the slow one. It should be noted that a similar two-phase nature of a decrease in alkylphenols content was previously found during their destruction by cyanobacteria [Baptista et al., 2009; Zaytseva, Medvedeva, 2019] and micromycetes [Kuzikova et al., 2020]. The limitation of NP degradation process at the end of the fast phase can be caused by a decline in the medium quality which results from formation of metabolites toxic to bacteria [Bai et al., 2017].

Due to their metabolism and capacity to adapt to adverse environmental conditions, microorganisms can degrade a wide range of organic pollutants, including alkylphenols. However, their efficiency depends on many factors, *inter alia* pollutant concentration and physicochemical characteristics of the environment, such as temperature, pH, DO concentration, etc. [Abatenh et al., 2017; Watanabe et al., 2012].

This study allowed revealing that the rate of NP degradation by *R. planticola* F8 depends on temperature, initial pH, DO concentration, and initial NP content to a large extent. It is well known that temperature is one of the most relevant abiotic factors affecting the degradation of xenobiotics. Temperature variations can accelerate or decelerate biodegradation by affecting the physiological properties of microbial degraders, in particular *via* direct effect on the biological enzymes involved in the degradation pathway [Abatenh et al., 2017; Khan et al., 2009].

The temperature dependence of NP biodegradation, as well as the optimum temperature (+30 °C), were revealed earlier during NP degradation by bacterial strains *Pseudomonas* sp., *Acidovorax* sp., *Pseudomonas putida*, *Citrobacter freundii*, and complex microorganisms ZJF composed by three strains combined: *Serratia* sp., *Klebsiella* sp., and *Ps. putida* [Ma et al., 2018; Watanabe et al., 2012; Xie et al., 2015].

It is worth noting that previous studies were focused on the ability of bacteria to degrade NP at temperatures above +14 °C [Ma et al., 2018; Watanabe et al., 2012; Xie et al., 2015]. To date, information on NP degradation at lower temperatures is still lacking.

As shown in our tests, NP destruction by *R. planticola* F8 also significantly depends on temperature. This bacterium was found to be highly efficient for NP degradation in a wide temperature range, +5...+35 °C. The fact that *R. planticola* F8 is capable of degrading NP even at such a low temperature, as +5 °C, is of certain interest. Biodegradation rate increases as temperature rises from +5 to +28 °C, reaching its maximum at +28 °C. A rise in temperature from +28 to +35 °C led to a drop in biodegradation rate. It is assumed that contaminant biodegradation is slowed down at relatively high and low temperatures due to a decrease in the activity of bacterial and extracellular enzymes [Xie et al., 2015].

Aeration and pH levels significantly affect the biodegradation of organic pollutants.

Oxygen is the most common electron acceptor in the bacterial respiration. During aerobic biodegradation of aromatic compounds, oxygen acts as an electron acceptor for aromatic pollutants, besides participating in substrate activation *via* oxygenation reactions [Cao et al., 2009]. As known, in aerobic conditions, the bacterial biodegradation of alkylphenols, *inter alia* NP, involves mono- and dioxidases and multicomponent phenol hydroxylases. These enzymes catalyze chemical reactions cleaving chemical bonds and assisting the transfer of electrons from reduced organic substrate (donor) to another chemical compound (acceptor). Oxidases play a key role in metabolism of organic compounds, increasing their reactivity or water solubility or causing the aromatic ring cleavage. Generally, introduction of O₂ atoms into the organic molecule by oxygenase results in the aromatic ring cleavage [Cao et al., 2009; Karigar, Rao, 2011; Tuan et al., 2011].

We established that *R. planticola* F8 is capable of degrading NP in a wide range of DO concentrations in the medium (0.8–2.46 mg·L⁻¹). The rate of NP degradation by this bacterium was minimal at the lowest DO content used in the tests, 0.8 mg·L⁻¹. An increase in DO concentration up to 1.53 mg·L⁻¹ resulted in a rise in degradation rate. Optimal DO content for NP degradation by *R. planticola* F8 was determined as 1.53–2.46 mg·L⁻¹.

The level of pH is known to affect the physiological properties of microorganisms, thus playing a noticeable role in biodegradation of organic pollutants. Like other proteins, microbial enzymes, *inter alia* those catalysing biodegradation processes, are extremely sensitive to a medium pH. The changes in pH level cause alterations in the electric charge of various chemical groups which are present in enzyme molecules. An imbalance in electrical charges in very acidic and alkaline pH ranges leads to destruction of chemical bonds that support the structure of the enzyme, decrease in enzymatic activity, and denaturation of the enzyme. Consequently, there is a significant deterioration in pollutant biodegradation [Alneyadi et al., 2017].

As previously reported, pH level affects the bacterial degradation of various organic pollutants: polyaromatic hydrocarbons, phenol and its derivatives, antibiotics, *etc.* [Ibrahim et al., 2018; Khan et al., 2009; Lakshmi, Sridevi, 2009; Liu et al., 2017]. As shown earlier, pH value significantly affects NP degradation by the bacteria *Ps. putida* and *C. freundii* with optimal pH levels of 5–7 and 6–7, respectively, and by complex microorganisms ZJF with optimal pH of 6.0 [Ma et al., 2018; Xie et al., 2015].

This work investigated effects of initial pH in the range of 5.0–9.0 on NP degradation by the bacterium *R. planticola* F8, and optimal pH level for NP biodegradation was revealed, 7.0–8.0. Both increasing pH to 9.0 and decreasing it to 5.0 decelerate pollutant biodegradation.

Initial NP concentrations affect the bacterial degradation as well. Earlier studies showed the effect of initial NP content on efficiency of NP removal by different bacteria: *Acidovorax* sp., *C. freundii*, *Serratia* sp., *Klebsiella* sp., and *Ps. putida* [Ma et al., 2018; Xie et al., 2015]. For example, an increase in efficiency of NP degradation by *Ps. putida* and *C. freundii* was recorded when initial pollutant concentration was raised from 1 to 5 µg·L⁻¹. However, a further rise in NP content, up to 9 µg·L⁻¹, caused no statistically significant changes in extent of degradation [Xie et al., 2015]. A rise in initial NP concentration from 5 to 10–15 mg·L⁻¹ also resulted in an increase in efficiency of pollutant degradation by the bacteria *Serratia* sp., *Klebsiella* sp., and *Ps. putida* up to 60%. But a further rise in initial NP concentration, up to 100 mg·L⁻¹, led to a drop in degradation efficiency to 30% [Ma et al., 2018].

Our data show as follows: an increase in NP concentration from 100 to 900 mg·L⁻¹ led to a suppression of degradation efficiency by *R. planticola* F8, a decrease in degradation rate, and an increase in NP half-life. The slowdown in biodegradation of pollutants at high concentrations is explained by their toxic effect on pollutant-degrading microorganisms [Abatenh et al., 2017]. However, it should be noted that the isolated strain *R. planticola* F8, despite a statistically significant drop in the degradation rate constant *k*, a rise in half-life *t*₅₀ by 9.6 times, and a decrease in the degree of NP degradation by 1.6 times, was capable of degrading NP at such a high content, as 900 mg·L⁻¹. The same degradative activity at such a high toxicant concentration was previously registered only in the microbial consortium NP-M2 isolated from bottom sediments, mainly consisting of bacteria of the genera *Sphingomonas*, *Pseudomonas*, *Alicyclophilius*, and *Acidovorax* [Bai et al., 2017].

Conclusion. We isolated the bacterial strain F8 from the nonylphenol-contaminated bottom sediments sampled in the southern Gulf of Finland (the Baltic Sea). *Raoultella planticola* F8 is capable of degrading nonylphenol in aerobic conditions at its different concentrations (up to 900 mg·L⁻¹) and in a wide range of temperature, initial pH, and dissolved oxygen content.

The results of this study provide useful information for the potential application of the bacterium *R. planticola* F8 in bioremediation processes.

This work was supported by the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (No. 122041100086-5). Strain identification was supported by the Russian Science Foundation (grant No. 21-16-00084).

REFERENCES

1. Abatenh E., Gizaw B., Tsegaye Z., Wassie M. The role of microorganisms in bioremediation – a review. *Open Journal of Environmental Microbiology*, 2017, vol. 2, iss. 1, pp. 038–046. <https://doi.org/10.17352/ojeb.000007>
2. Alneyadi A. H., Shah I., AbuQamar S. F., Ashraf S. S. Differential degradation and detoxification of an aromatic pollutant by two different peroxidases. *Biomolecules*, 2017, vol. 7, iss. 1, art. no. 31 (18 p.). <https://doi.org/10.3390/biom7010031>
3. Bai N., Abuduaini R., Wang S., Zhang M., Zhu X., Zhao Y. Nonylphenol biodegradation characterizations and bacterial composition analysis of an effective consortium NP-M2. *Environmental Pollution*, 2017, vol. 220, pt A, pp. 95–104. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2016.09.027>
4. Baptista M. S., Stoichev T., Basto M. C. P., Vasconcelos V. M., Vasconcelos M. T. S. D. Fate and effects of octylphenol in a *Microcystis aeruginosa* culture medium. *Aquatic Toxicology*, 2009, vol. 92, iss. 2, pp. 59–64. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2008.12.005>
5. Barber L. B., Loyo-Rosales J. E., Rice C. P., Minarik T. A., Oskouie A. K. Endocrine disrupting alkylphenolic chemicals and other contaminants in wastewater treatment plant effluents, urban streams, and fish in the Great Lakes and Upper Mississippi River Regions. *Science of the Total Environment*, 2015, vol. 517, pp. 195–206. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.02.035>
6. *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*. 9th edition / D. H. Bergey, J. G. Holt (Eds). Baltimore : Williams & Wilkins, 1994, 787 p.
7. Bhandari G., Bagheri A. R., Bhatt P., Bilal M. Occurrence, potential ecological risks, and degradation of endocrine disrupter, nonylphenol, from the aqueous environment. *Chemosphere*, 2021, vol. 275, art. no. 130013 (16 p.). <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.130013>
8. Bhatt P., Huang Y., Zhan H., Chen S. Insight into microbial applications for the biodegradation of pyrethroid insecticides. *Frontiers in Microbiology*, 2019, vol. 10, art. no. 1778 (18 p.). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01778>
9. Cao B., Nagarajan K., Loh K.-C. Biodegradation of aromatic compounds: Current status and opportunities for biomolecular approaches. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2009, vol. 85, iss. 2, pp. 207–228. <https://doi.org/10.1007/s00253-009-2192-4>
10. Corvini P. F. X., Schäffer A., Schlosser D. Microbial degradation of nonylphenol and other alkylphenols—our evolving view. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2006, vol. 72, iss. 2, pp. 223–243. <https://doi.org/10.1007/s00253-006-0476-5>
11. De Weert J., de la Cal A., van den Berg H., Murk A., Langenhoff A., Rijnaarts H., Grotenhuis T. Bioavailability and biodegradation of nonylphenol in sediment determined with chemical and bioanalysis. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2008, vol. 27, iss. 4, pp. 778–785. <https://doi.org/10.1897/07-367.1>
12. Drancourt M., Bollet C., Carta A., Rousselier P. Phylogenetic analyses of *Klebsiella* species delineate *Klebsiella* and *Raoultella* gen. nov., with description of *Raoultella ornithinolytica* comb. nov., *Raoultella terrigena* comb. nov. and *Raoultella planticola* comb. nov. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2001, vol. 51, iss. 3, pp. 925–932. <https://doi.org/10.1099/00207713-51-3-925>
13. Feng Y., Wang A., Fu W., Song D. F. Growth performance, antioxidant response, biodegradation and transcriptome analysis of *Chlorella pyrenoidosa* after nonylphenol exposure. *Science of the Total Environment*, 2022, vol. 806, pt 1, art. no. 150507 (9 p.). <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150507>
14. Gabriel F. L., Giger W., Guenther K., Kohler H. P. Differential degradation of nonylphenol isomers by *Sphingomonas xenophaga* Bayram. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, vol. 71, no. 3, pp. 1123–1129. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.3.1123-1129.2005>

15. Ibrahim M., Makky E. A., Azmi N. S., Ismail J. Optimization parameters for *Mycobacterium confluentis* biodegradation of PAHs. *MATEC Web of Conferences*, 2018, vol. 150, art. no. 06035 (5 p.). <https://doi.org/10.1051/mateconf/201815006035>
16. Karigar C. S., Rao S. S. Role of microbial enzymes in the bioremediation of pollutants: A review. *Enzyme Research*, 2011, vol. 2011, art. no. 805187 (11 p.). <https://doi.org/10.4061/2011/805187>
17. Khalid M., Abdollahi M. Environmental distribution of personal care products and their effects on human health. *Iranian Journal of Pharmaceutical Research*, 2021, vol. 20, iss. 1, pp. 216–253. <https://doi.org/10.22037/ijpr.2021.114891.15088>
18. Khan S. A., Hamayun M., Khan A. L., Ahmad B., Ahmed S., Lee I.-J. Influence of pH, temperature and glucose on biodegradation of 4-aminophenol by a novel bacterial strain, *Pseudomonas* sp. ST-4. *African Journal of Biotechnology*, 2009, vol. 8, no. 16, pp. 3827–3831.
19. Kimura Z., Chung K. M., Itoh H., Hiraishi A., Okabe S. *Raoultella electrica* sp. nov., isolated from anodic biofilms of a glucose-fed microbial fuel cell. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2014, vol. 64, iss. pt_4, pp. 1384–1388. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.058826-0>
20. Krige N. R., Padgett P. J. Phenotypic and physiological characterization methods. In: *Taxonomy of Prokaryotes* / F. Rainey, A. Oren (Eds). London ; San Diego ; Waltham ; Amsterdam : Academic Press, 2011, pp. 15–60. (Methods in Microbiology ; vol. 38). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387730-7.00003-6>
21. Kuzikova I., Rybalchenko O., Kurashov E., Krylova Y., Safronova V., Medvedeva N. Defense responses of the marine-derived fungus *Aspergillus tubingensis* to alkylphenols stress. *Water, Air, & Soil Pollution. An International Journal of Environmental Pollution*, 2020, vol. 231, iss. 6, art. no. 271 (18 p.). <https://doi.org/10.1007/s11270-020-04639-2>
22. Lakshmi M. V. V. C., Sridevi V. Effect of pH and inoculum size on phenol degradation by *Pseudomonas aeruginosa* (NCIM 2074). *International Journal of Chemical Sciences*, 2009, vol. 7, iss. 4, pp. 2246–2252.
23. Liu Y., Chang H., Li Z., Feng Y., Cheng D., Xue J. Biodegradation of gentamicin by bacterial consortia AMQD4 in synthetic medium and raw gentamicin sewage. *Scientific Reports*, 2017, vol. 7, art. no. 11004 (11 p.). <https://doi.org/10.1038/s41598-017-11529-x>
24. Ma J., Chen F., Tang Y., Wang X. Research on degradation characteristics of nonylphenol in water by highly effective complex microorganisms. *E3S Web of Conferences*, 2018, vol. 53, art. no. 04016 (7 p.). <https://doi.org/10.1051/e3sconf/20185304016>
25. Mao Z., Zheng X.-F., Zhang Y.-Q., Tao X.-X., Li Y., Wang W. Occurrence and biodegradation of nonylphenol in the environment. *International Journal of Molecular Sciences*, 2012, vol. 13, iss. 1, pp. 491–505. <https://doi.org/10.3390/ijms13010491>
26. Palyzová A., Zahradník J., Marešová H., Řezanka T. Characterization of the catabolic pathway of diclofenac in *Raoultella* sp. KDF8. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2019, vol. 137, pp. 88–94. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2018.11.013>
27. Ping L., Guo Q., Chen X., Yuan X., Zhang C., Zhao H. Biodegradation of pyrene and benzo[a]pyrene in the liquid matrix and soil by a newly identified *Raoultella planticola* strain. *3 Biotech*, 2017, vol. 7, iss. 1, art. no. 56 (10 p.). <https://doi.org/10.1007/s13205-017-0704-y>
28. Rajendran R. K., Huang S.-L., Lin C.-C., Kirschner R. Biodegradation of the endocrine disrupter 4-tert-octylphenol by the yeast strain *Candida rugopelliculosa* RRKY5 via phenolic ring hydroxylation and alkyl chain oxidation pathways. *Bioresource Technology*, 2017, vol. 226, pp. 55–64. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2016.11.129>
29. Reddy M. V., Yajima Y., Choi D. B., Chang Y.-C. Biodegradation of toxic organic compounds using a newly isolated *Bacillus* sp. CYR2. *Biotechnology and Bioprocess Engineering*, 2017, vol. 22, iss. 3, pp. 339–346. <https://doi.org/10.1007/s12257-017-0117-0>
30. Soares A., Guieysse B., Jefferson B., Cartmell E., Lester J. N. Nonylphenol in the environment: A critical review on occurrence, fate, toxicity and treatment in wastewaters. *Environment International*, 2008, vol. 34, iss. 7, pp. 1033–1049. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2008.01.004>

31. Solé M., López de Alda M. J., Castillo M., Porte C., Ladegaard-Pedersen K., Barceló D. Estrogenicity determination in sewage treatment plants and surface waters from the Catalanian area (NE Spain). *Environmental Science & Technology*, 2000, vol. 34, iss. 24, pp. 5076–5083. <https://doi.org/10.1021/es991335n>
32. Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution*, 2011, vol. 28, iss. 10, pp. 2731–2739. <https://doi.org/10.1093/molbev/msr121>
33. Tuan N. N., Hsieh H.-C., Lin Y.-W., Huang S.-L. Analysis of bacterial degradation pathways for long-chain alkylphenols involving phenol hydroxylase, alkylphenol monooxygenase and catechol dioxygenase genes. *Bioresource Technology*, 2011, vol. 102, iss. 5, pp. 4232–4240. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2010.12.067>
34. Uğuz C., İşcan M., Togan İ. Alkylphenols in the environment and their adverse effects on living organisms. *Kocatepe Veterinary Journal*, 2009, vol. 2, iss. 1, pp. 49–58.
35. Vallini G., Frassinetti S., D'Andrea F., Catelani G., Agnolucci M. Biodegradation of 4-(1-nonyl)phenol by axenic cultures of the yeast *Candida aquatextoris*: Identification of microbial breakdown products and proposal of a possible metabolic pathway. *International Biodeterioration & Biodegradation*, 2001, vol. 47, iss. 3, pp. 133–140. [https://doi.org/10.1016/S0964-8305\(01\)00040-3](https://doi.org/10.1016/S0964-8305(01)00040-3)
36. Wang Z., Yang Y., Dai Y., Xie S. Anaerobic biodegradation of nonylphenol in river sediment under nitrate- or sulfate-reducing conditions and associated bacterial community. *Journal of Hazardous Materials*, 2015a, vol. 286, pp. 306–314. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2014.12.057>
37. Wang Z., Yang Y., He T., Xie S. Change of microbial community structure and functional gene abundance in nonylphenol-degrading sediment. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2015b, vol. 99, iss. 7, pp. 3259–3268. <https://doi.org/10.1007/s00253-014-6222-5>
38. Watanabe W., Hori Y., Nishimura S., Takagi A., Kikuchi M., Sawai J. Bacterial degradation and reduction in the estrogen activity of 4-nonylphenol. *Biocontrol Science*, 2012, vol. 17, iss. 3, pp. 143–147. <https://doi.org/10.4265/bio.17.143>
39. Water Quality – Determination of Dissolved Oxygen – Iodometric Method (ISO Standard No. 5813:1983). ISO. International Organization for Standardization, 1983. <https://www.iso.org/standard/11959.html>
40. Weisburg W. G., Barns S. M., Pelletier D. A., Lane D. J. 16S ribosomal DNA amplification for phylogenetic study. *Journal of Bacteriology*, 1991, vol. 173, no. 2, pp. 697–703. <https://doi.org/10.1128/jb.173.2.697-703.1991>
41. Xie Y., Pan Y., Bai B., Xu Z., Ding L., Li Q., Xu Y., Zhu T. Degradation performance and optimal parameters of two bacteria in degrading nonylphenol. *Journal of Computational and Theoretical Nanoscience*, 2015, vol. 12, no. 9, pp. 2657–2663. <https://doi.org/10.1166/jctn.2015.4159>
42. Yang Z., Shi Y., Zhang Y., Cheng Q., Li X., Zhao C., Zhang D. Different pathways for 4-n-nonylphenol biodegradation by two *Aspergillus* strains derived from estuary sediment: Evidence from metabolites determination and key-gene identification. *Journal of Hazardous Materials*, 2018, vol. 359, pp. 203–212. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2018.07.058>
43. Zaytseva T. B., Medvedeva N. G. Sorption and biodegradation of octyl- and nonylphenols by the cyanobacterium *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagn. & Komárek. *Inland Water Biology*, 2019, vol. 12, iss. 3, pp. 337–345. <https://doi.org/10.1134/s1995082919030192>

**БИОДЕГРАДАЦИЯ НОНИФЕНОЛА
БАКТЕРИЕЙ *RAOULTELLA PLANTICOLA* F8,
ВЫДЕЛЕННОЙ ИЗ ДОННЫХ ОСАДКОВ
ФИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ**

Т. Б. Зайцева¹, В. И. Сафронова², А. Д. Руссу¹, И. Л. Кузикова¹, Н. Г. Медведева¹

¹Санкт-Петербургский федеральный исследовательский центр Российской академии наук,
Научно-исследовательский центр экологической безопасности Российской академии наук,
Санкт-Петербург, Российская Федерация

²Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии,
Санкт-Петербург, Российская Федерация
E-mail: zaytseva.62@list.ru

Нонилфенол (НФ) — ксенобиотик антропогенного происхождения — является широко распространённым во всём мире загрязнителем окружающей среды. Попадание НФ в объекты окружающей среды вызывает серьёзную озабоченность вследствие его токсичности для водных организмов, животных и человека. Кроме того, НФ известен как эндокринный деструктор. Цель данной статьи — выделение из донных отложений, отобранных в южной части Финского залива (Балтийское море), и идентификация высокоэффективного штамма бактерий, способного разрушить НФ, а также изучение его способности к деградации НФ при различных уровнях температуры, pH, концентраций растворённого кислорода и исходных концентраций НФ. Идентификацию выделенного штамма F8 проводили по фенотипическим признакам с использованием стандартных методов, а также методом секвенирования по Сэнгеру фрагмента последовательности гена 16S рРНК (*rrs*). Содержание НФ определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии. Новая НФ-разрушающая бактерия *Raoultella planticola* F8 выделена из донных отложений, отобранных в Финском заливе. Изолят *R. planticola* F8 депонирован в Ведомственной коллекции микроорганизмов сельскохозяйственного назначения ВНИИСХМ под регистрационным номером RCAM 05450. Последовательность гена *rrs* изолята *R. planticola* F8 депонирована в базе данных GenBank под номером OL831016. Этот штамм высокоэффективен для деградации НФ в аэробных условиях при различных концентрациях НФ (до 900 мг·л⁻¹), в диапазоне температур от +5 до +35 °С, начальных значений pH от 5 до 9 и концентраций растворённого кислорода от 0,8 до 2,46 мг·л⁻¹. Данное исследование — первое, демонстрирующее способность *R. planticola* трансформировать НФ. Результаты этой работы предоставляют полезную информацию для применения *R. planticola* F8 в процессах биоремедиации.

Ключевые слова: *Raoultella planticola* F8, донные осадки, идентификация, нонилфенол, биodeградация

УДК 594.58-15(268.45)

ВЛИЯНИЕ КАМЧАТСКОГО КРАБА И КРАБА-СТРИГУНА ОПИЛИО НА СООБЩЕСТВА МЕГАБЕНТОСА БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2024 г. Д. В. Захаров¹, И. Е. Манушин², Л. Л. Йоргенсен³, Н. А. Стрелкова²

¹Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Российская Федерация

²Полярный филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ПИНРО» имени Н. М. Книповича),
Мурманск, Российская Федерация

³Институт морских исследований, Берген, Норвегия
E-mail: zakharden@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.02.2023; после доработки 21.04.2023;
принята к публикации 09.10.2023; опубликована онлайн 22.03.2024.

Работа посвящена проблемам взаимной адаптации двух чужеродных видов промысловых крабов — камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* и краба-стригуна опилио *Chionoecetes opilio* — и реципиентной экосистемы Баренцева моря. Представлены данные о распределении сообществ мегабентоса, полученные за период с 2006 по 2020 г. Проанализированы динамика численности крабов и связанные с ней изменения, произошедшие в донных сообществах Баренцева моря за указанные годы. Проведено обсуждение механизмов воздействия крабов на донные сообщества и перспектив освоения ими акватории Баренцева моря. Исследование основано на результатах количественно-таксономического анализа прилова беспозвоночных в 6010 тралениях стандартным учётным тралом Sampelen 1800, выполненных в акватории Баренцева моря в 2006–2020 гг. в ходе проведения совместной российско-норвежской экосистемной съёмки на судах Полярного филиала ФГБНУ «ВНИРО» и Института морских исследований (Institute of Marine Research, Bergen, Trømso). Расширение ареала и увеличение численности камчатского краба с начала 1990-х гг. привели к его расселению в обширной акватории южной части Баренцева моря. В 2006–2010 гг. камчатский краб доминировал в сообществах мегабентоса Мурманской и Канинской банок. К 2016–2020 гг. область его доминирования расширилась на север и восток — до острова Колгуев и южного склона Гусиной банки. Рост численности краба-стригуна опилио привёл к заселению им огромной акватории в Баренцевом море — от Печорского моря до архипелага Земля Франца-Иосифа и от архипелага Новая Земля до архипелага Шпицберген. В 2006–2010 гг. численность краба-стригуна опилио начала расти у архипелага Новая Земля, где он выступал в качестве субдоминанта в сообществах мягких грунтов Гусиной банки. В 2011–2015 гг. краб-стригун опилио стал доминировать в сообществах Гусиной банки, Новоземельской банки, северной части Центральной возвышенности. В то же время он продолжал увеличивать свою роль как вид-субдоминант практически во всех сообществах у архипелага Новая Земля. Позднее, в 2016–2020 гг., краб-стригун опилио доминировал в бентосных сообществах на границе с Карским морем между архипелагами Новая Земля и Земля Франца-Иосифа, на склонах Новоземельской банки, у Центральной банки и в Южно-Новоземельском жёлобе. Его ареал увеличился и в итоге охватил акваторию от архипелагов Земля Франца-Иосифа и Новая Земля до возвышенности Персея на западе и до Печорского моря на юге. Показано, что камчатский краб будет и дальше входить в состав сообществ юго-восточной части Баренцева моря. Краб-стригун опилио продолжит миграцию с востока в западную часть моря вплоть до архипелага Шпицберген, где существуют сходные сообщества бентоса; в случае похолодания миграция пойдёт более быстрыми темпами. Возможен сценарий, при котором мелководье архипелага Шпицберген станет новым центром воспроизводства популяции краба-стригуна опилио в Баренцевом море вместе с нынешним центром у архипелага Новая Земля.

Ключевые слова: Баренцево море, мегабентос, донные сообщества, камчатский краб, *Paralithodes camtschaticus*, краб-стригун опилио, *Chionoecetes opilio*

Большинство донных сообществ крупных морских экосистем, таких как Баренцево море, подвержены трансформации, протекающей в пространстве и во времени. Одни из наиболее сильных факторов, влияющих на их перестройку, — флуктуации климата, межвидовая конкуренция и антропогенное воздействие.

В Баренцевом море такие изменения исследуют довольно давно, и они выявлены на примере макрозообентоса в случае влияния климата и донного тралового промысла [Денисенко, 2003, 2007, 2013; Манушин, 2021a, b], а также пресса со стороны интродуцентов [Захаров и др., 2022b; Манушин и др., 2021; Стрелкова и др., 2021; Zakharov et al., 2021b]. Однако в связи с появлением многолетних данных о прилове донных беспозвоночных при ихтиологических тралениях и о выявлении отличий этой части сообщества от макрозообентоса, изучаемого с применением дночерпателей и драг [Захаров и др., 2021a], возникает вопрос о его реакции на внешнее воздействие. В литературе бентос, попадающий в ихтиологические тралы, преимущественно называют мегабентосом [Атлас мегабентосных организмов, 2018; Gutt, Starmans, 1998; Jørgensen et al., 2022; Rybakova et al., 2019; Zakharov et al., 2020], реже — траловым макробентосом [Колпаков и др., 2018; Шунтов, Волвенко, 2015].

В последнее время появление новых видов в пределах баренцевоморского шельфа — довольно частое явление [Zakharov, Jørgensen, 2017]. Как правило, это единичные находки и влияние таких вселенцев на нативные сообщества носит преимущественно локальный и ограниченный характер. Исключение составляют камчатский краб *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) и краб-стригун опилио *Chionoecetes opilio* (Fabricius, 1788). В силу своих размеров они могут быть отнесены к категории мегабентоса, поэтому исследование их прилова в составе тралового бентоса представляет определённый интерес в рамках изучения как процесса их акклиматизации, так и связанной с ним динамики бентосных сообществ в Баренцевом море.

С момента вселения в Баренцево море камчатского краба прошло уже более 60 лет [Камчатский краб, 2021], краба-стригуна опилио — более 25 лет [Краб-стригун, 2016; Kuzmin et al., 1998]. Расширение ареала и рост численности популяции камчатского краба с начала 1990-х гг. привели к заселению им обширной акватории южной части Баренцева моря. Область распространения краба-стригуна опилио увеличилась от Гусиной банки (одна находка в 1996 г.) до обширной акватории в Баренцевом и Карском морях с прилегающими к ним районами.

Изучение питания камчатского краба и краба-стригуна опилио позволило описать их рацион в Баренцевом море и выявить наиболее интенсивно потребляемые группы животных [Краб-стригун, 2016; Манушин, 2021b; Zakharov et al., 2021b и др.]. Данные о прилове ихтиологических тралов позволяют оценить расселение крабов-вселенцев, их биомассу в новых районах и возможное влияние на другие виды мегабентоса. В связи с этим цель настоящего исследования — выявить изменения в структуре мегабентосных сообществ, произошедшие за последние 15 лет под влиянием камчатского краба и краба-стригуна опилио.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для данной работы был собран в ежегодных российско-норвежских экосистемных съёмках в августе — ноябре 2006–2020 гг. (рис. 1А). Исследованиями были охвачены вся акватория Баренцева моря, северо-западная часть Карского моря, восточные районы Норвежского и Гренландского морей, а также прилегающие участки Северного Ледовитого океана. Траления в основном выполнялись в узлах стандартной сетки станций с расстоянием между станциями около 40 морских миль (рис. 1Б).

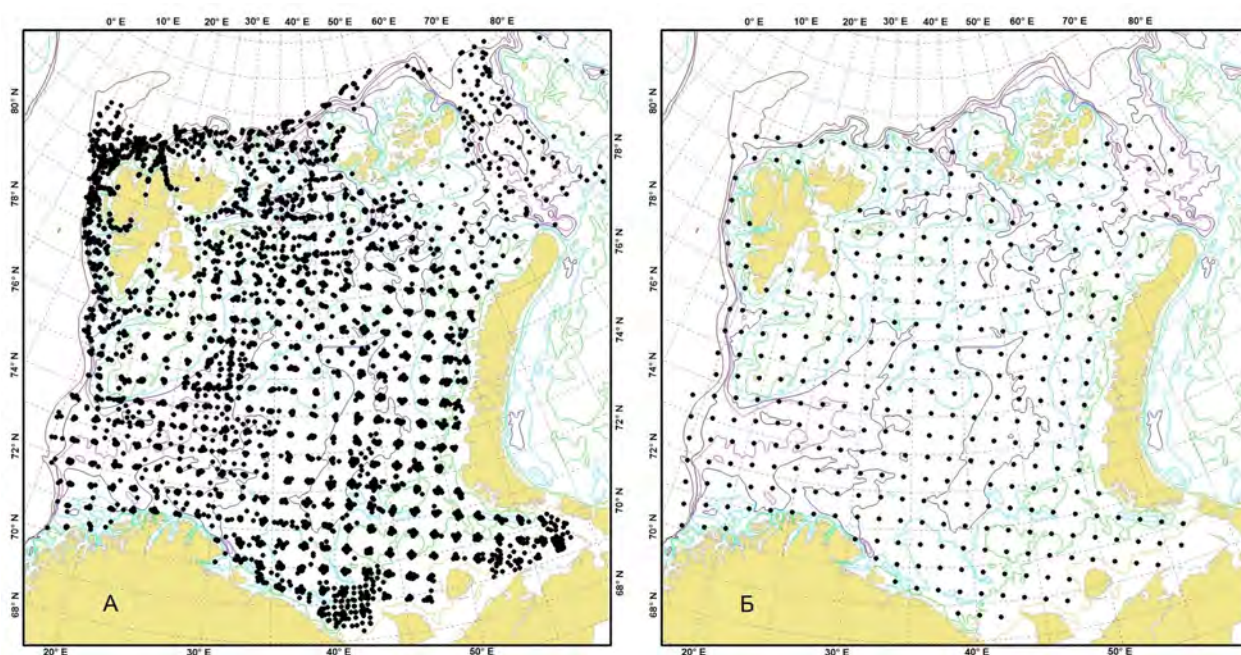


Рис. 1. Донные траления, выполненные в 2006–2020 гг. (А) и стандартная сетка станций (Б), принятая в совместной российско-норвежской экосистемной съёмке

Fig. 1. Position of bottom trawls in 2006–2020 (А) and the standard grid of stations (Б) in the joint Russian–Norwegian ecosystem survey

Для сбора материала использован учётный донный трал Campelen 1800 [Атлас мегабентосных организмов, 2018]. За 2006–2020 гг. выполнено 6010 станций. Материал обрабатывали на борту научных судов по единой методике [Захаров и др., 2022a; Zakharov et al., 2020]. Определены 1182 таксона, из них 747 — до видового уровня. Таксономическую идентификацию животных проводили до максимально возможного уровня. Материал по крабу-стригуну опилию и камчатскому крабу собирали с 2004 г. Данные о питании крабов взяты из ранее опубликованных работ [Манушин, 2021a; Zakharov et al., 2021b].

Для сравнительного анализа представленную в настоящей статье биомассу рассчитывали на стандартную дистанцию траления в 1 морскую милю. Пелагические и бентопелагические виды (например, креветка *Pandalus borealis* Кгøуег, 1838) исключены из анализа.

Для оценки изменений, произошедших в сообществах мегабентоса за 15 лет, этот временной период разделён на три: 2006–2010, 2011–2015 и 2016–2020 гг. Станции, выполненные в каждый из указанных периодов и находящиеся на расстоянии не более 35 морских миль от узлов стандартной сетки станций (рис. 1Б), объединяли для последующего анализа. Станции, расположенные на большем расстоянии и не входившие в стандартную сетку тралений, исключали из анализа. Каждая траловая точка была прикреплена только к одному узлу стандартной сетки станций. Варьирование глубин между станциями в узлах решётки по каждому из периодов составило в среднем около 5 м.

Так как материал, полученный в разные годы на различных судах и обработанный специалистами разной квалификации, различался детализацией таксономической обработки, для стандартизации исходных данных и для последующего анализа часть материала не использовали или объединяли в таксономические группы. Виды и таксоны, отмеченные единожды за весь рассматриваемый период, были исключены из анализа. Также из него были исключены надвидовые определения широко распространённых и легко идентифицируемых видов [например, *Hyas* sp.

при наличии двух хорошо узнаваемых видов — *Hyas araneus* (Linnaeus, 1758) и *Hyas coarctatus* Leach, 1815]. Определения до уровня типа, класса и отряда были исключены из анализа из-за малочисленности или незначительного вклада в общую биомассу. Виды, имеющие низкую биомассу (мшанки, гидроиды и амфиподы) и сложные для таксономического определения (губки и многощетинковые черви), объединяли до ранга семейства.

Для каждой группы станций, объединённых в узлах стандартной сетки тралений, определяли общий список таксонов и их долю в общей суммарной биомассе. Полученные данные обрабатывали методом кластерного анализа *k*-means с использованием индекса Брея — Кёртиса в качестве постанционной меры сходства. Количество кластеров было определено для каждого периода на основании проверки оптимального их количества разными статистическими способами — методом локтя (elbow method), gap-анализом (gap statistics), методом силуэтов (silhouette method) и методом кластерного дерева (clustree).

Статистическая обработка данных проведена в программной среде R с использованием библиотек *geosphere*, *tidyr*, *tidyverse*, *ggplot2*, *clustree*, *vegan*, *factoextra* и *cluster*, а также в MS Office Excel. Карты построены в Golden Software MapViewer 8.

Названия морфоструктур Баренцева моря заимствованы из работы А. Г. Зинченко [2001].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Мониторинг, начатый в 2004–2005 гг., показал, что краб-стригун опилио и камчатский краб в акватории съёмки встречались на 1 % станций. Далее их встречаемость изменялась: у краба-стригуна опилио она начала резко расти и к 2020 г. увеличилась практически в 30 раз; у камчатского краба она до 2013 г. оставалась на уровне 2 %, а с 2014 г. стала расти и достигла 4–5 % (рис. 2). Это отражает разные этапы акклиматизации, на которых популяции крабов находились в рассматриваемый период. Так, камчатский краб находился на последних этапах натурализации, в то время как краб-стригун опилио активно осваивал реципиентную экосистему, расширяя свой ареал и увеличивая численность.

В 2004 г. площадь распространения краба-стригуна опилио составила 20 тыс. км², камчатского краба — 28 тыс. км². К 2020 г. ареал краба-стригуна опилио увеличился более чем в 40 раз, достигнув 831 тыс. км², в то время как площадь распространения камчатского краба выросла лишь в 6 раз, составив 176,1 тыс. км². При этом скорости увеличения как частоты встречаемости, так и площади ареала краба-стригуна опилио были существенно выше, чем таковые у камчатского краба (рис. 2).

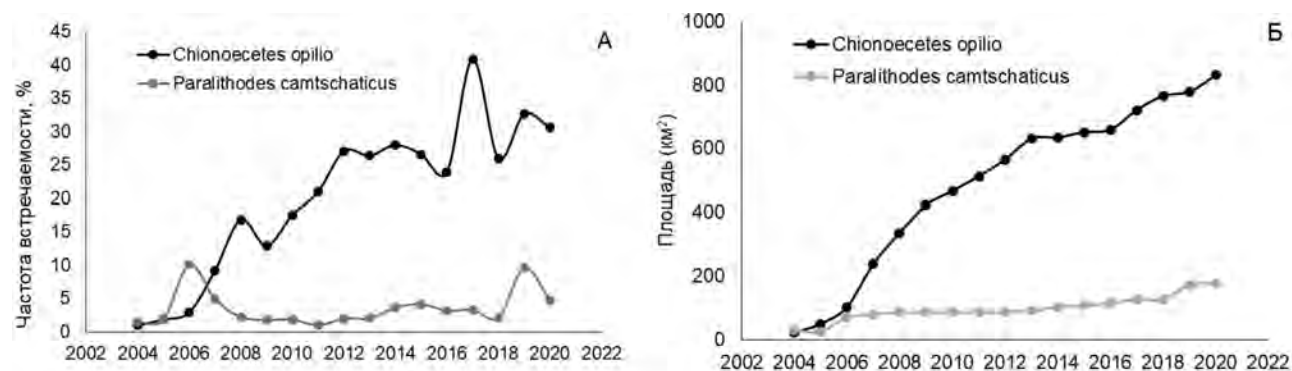


Рис. 2. Частота встречаемости (%) (А) и площадь ареала (км²) (Б) краба-стригуна опилио и камчатского краба по данным 2004–2020 гг.

Fig. 2. Frequency of occurrence (%) (А) and range area (km²) (Б) of the snow crab and the red king crab in 2004–2020

Для анализа изменений, произошедших в составе мегабентоса за 15 лет, были выбраны узлы стандартной сетки станций (рис. 1Б), в которых за весь период исследований были зарегистрированы краб-стригун опилио и камчатский краб. Доля краба-стригуна опилио в общей биомассе приловов в занимаемой им акватории постепенно увеличивалась с 0,2 % в 2006 г. до 2 % в 2011 г. В 2012 г. она возросла до 5 %, а к 2013 г. резко увеличилась до 15 %. В последующие годы относительная биомасса стабилизировалась и незначительно варьировала на одном уровне, достигнув в 2020 г. 20,6 %. Относительная биомасса камчатского краба в обследованной акватории в 2008–2013 гг. оставалась на уровне 1–2 %, однако с 2014 г. она стала резко увеличиваться и к 2020 г. достигла 28,9 % (рис. 3).

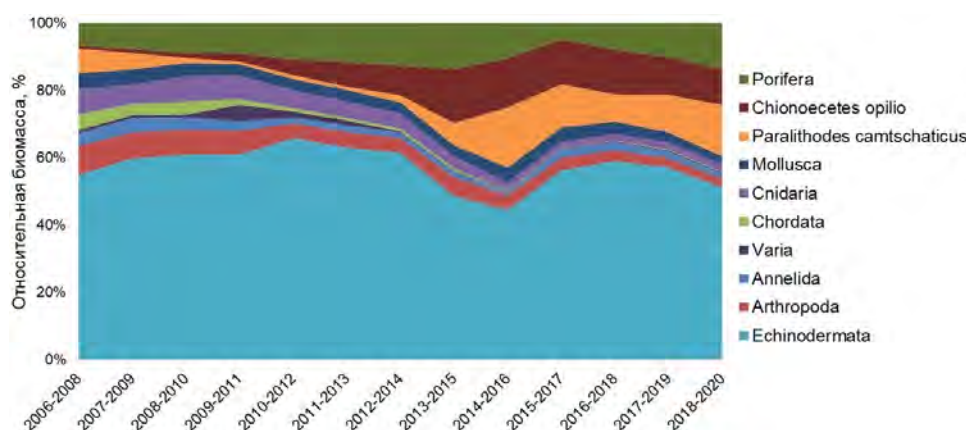


Рис. 3. Динамика соотношения биомассы основных групп мегабентоса и двух вселенцев в их ареале в Баренцевом море (трёхлетние скользящие средние)

Fig. 3. Dynamics of the ratio of biomass of the main megabenthic groups and two invasive species in their range in the Barents Sea (three-year moving averages)

В целом в области распространения вселенцев с 2006 г. снизилась доля практически всех групп мегабентоса: асцидий — с 5 до 0,1 % в 2020 г.; стрекающих (преимущественно актиний) — с 7 до 1 %; ракообразных (без учёта интродуцентов) — с 6 до 3 %; моллюсков — с 5,2 до 1,3 %. Значительно уменьшилась доля иглокожих — с 62 % в 2006 г. до 36 % в 2020 г. Не обнаружено изменений в относительном количестве полихет (Annelida на рис. 3), немертин, приапид и др. (Varia на рис. 3). Вместе с тем отмечено увеличение доли губок в прилове — с 5 до 10 % (рис. 3).

Динамика относительной биомассы краба-стригуна опилио демонстрирует статистически значимый положительный тренд ($R^2 = 0,69$; $p = 0,0015$) (рис. 4). При удалении из расчётов данных за 2018 и 2019 гг., когда массовые скопления краба-стригуна опилио были недообследованы [ICES Working Group, 2020], коэффициент детерминации возрос до 0,79.

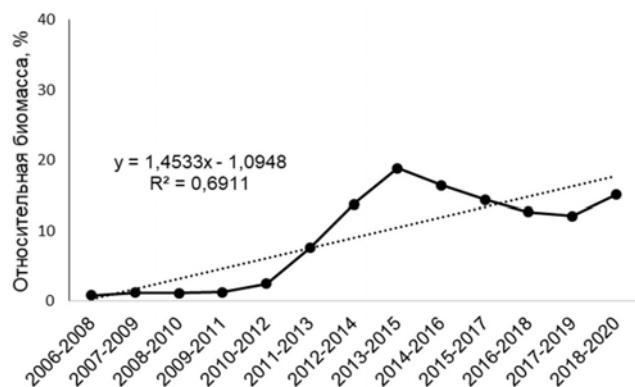


Рис. 4. Динамика относительной биомассы краба-стригуна опилио в его ареале. Сплошной линией представлены трёхлетние скользящие средние значения, пунктиром — линия линейного тренда

Fig. 4. Dynamics of the snow crab relative biomass in its range. The solid line represents three-year moving averages; the dotted line, linear trend

Скользкая средняя динамики относительной биомассы краба-стригуна опилио в пределах области его распространения демонстрирует рост, причём с небольшим снижением в последние годы (рис. 4), однако такая тенденция характерна не для всех частей ареала. Так, на Гусиной банке линейный тренд динамики относительной биомассы краба-стригуна опилио за период 2006–2020 гг. носит отрицательный характер (рис. 5А), тогда как в районе Центральной возвышенности и на Новоземельском мелководье он положителен (рис. 5Б–Г).

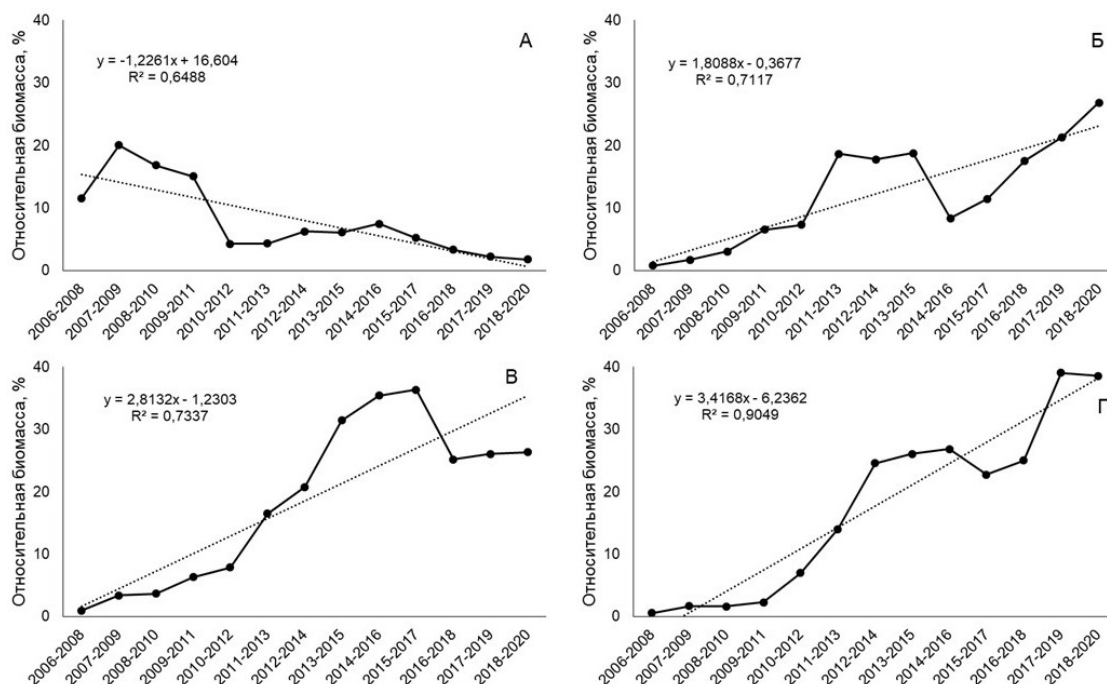


Рис. 5. Динамика относительной биомассы краба-стригуна опилио в районе Гусиной банки (А), Центральной возвышенности (Б), южной части Новоземельского мелководья (В) и северной части Новоземельского мелководья (Г). Сплошной линией представлены трёхлетние скользящие средние значения, пунктиром — линия линейного тренда (использованы данные всех уловов в районе)

Fig. 5. Dynamics of the snow crab relative biomass in the Goose Bank (А), Central Bank (Б), southern Novaya Zemlya Bank (В), and northern Novaya Zemlya Bank (Г). The solid line represents three-year moving averages; the dotted line, linear trend (data from all catches in the area are used)

Доля камчатского краба в суммарной биомассе мегабентоса в пределах его распространения быстро увеличивалась вплоть до 2015 г., после чего в определённой степени стабилизировалась на достаточно высоком уровне с незначительной тенденцией к снижению (рис. 6). Динамика относительной биомассы камчатского краба демонстрирует статистически значимый тренд ($R^2 = 0,81$; $p = 0,0012$).

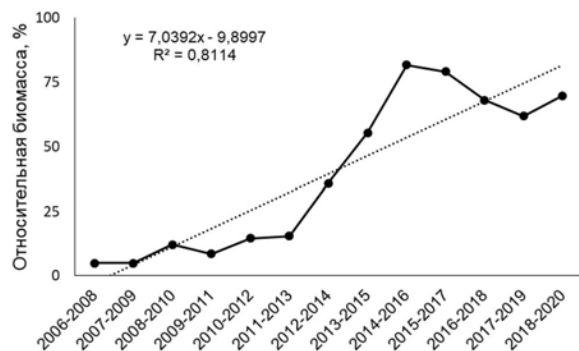


Рис. 6. Динамика относительной биомассы камчатского краба в его ареале

Fig. 6. Dynamics of the red king crab relative biomass in its range

По результатам кластерного анализа k -means было выделено 11 кластеров в первом анализируемом периоде и по 12 кластеров во втором и третьем (рис. 7, табл. 1).

В 2006–2010 гг. краб-стригун опилио стремительно увеличивал свою численность в юго-восточной части Баренцева моря, достигнув субдоминирования [на фоне доминирования морской звезды *Ctenodiscus crispatus* (Bruzellius, 1805)] в сообществах мягких грунтов в районе Гусиной банки [сообщество № 6 на рис. 7 и в табл. 1]. К 2010 г. краб-стригун опилио уже локально преобладал по биомассе в уловах мегабентоса в этом районе [Любин и др., 2010а].

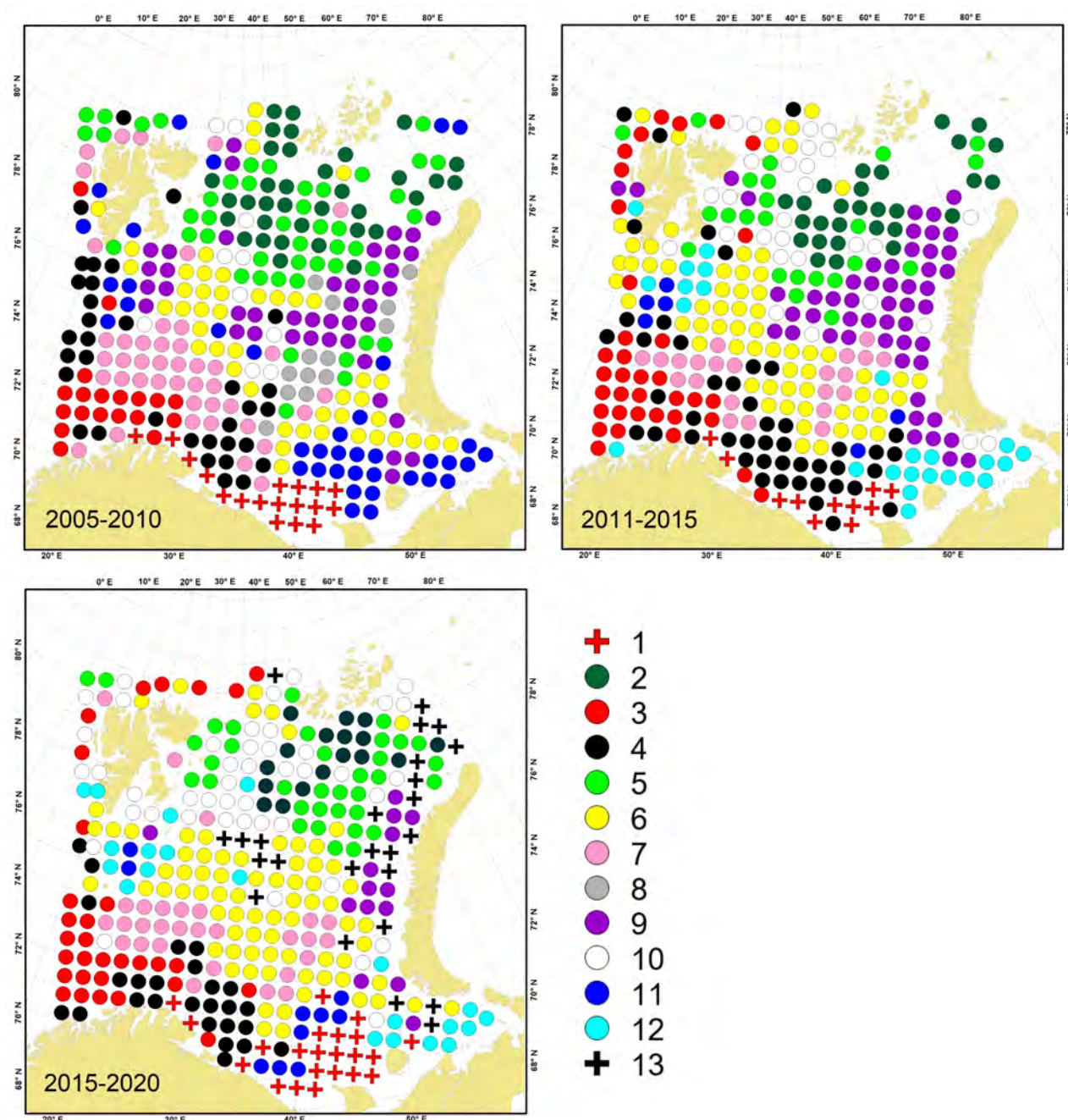


Рис. 7. Сообщества мегабентоса, выделенные в Баренцевом море и прилегающих водах по результатам исследований 2006–2010, 2011–2015 и 2016–2020 гг. Обозначения сообществ приведены в табл. 1

Fig. 7. Megabenthic communities in the Barents Sea and adjacent waters based on the surveys of 2006–2010, 2011–2015, and 2016–2020. Designations of the communities are given in Table 1

Таблица 1. Сообщества мегабентоса, выделенные в Баренцевом море в 2006–2010, 2011–2015 и 2016–2020 гг. Обозначения сообществ — те же, что и на рис. 7. Приведены доминанты и субдоминанты с указанием доли от общей биомассы сообщества (%)

Table 1. Megabenthic communities in the Barents Sea based on the surveys of 2006–2010, 2011–2015, and 2016–2020. Designations of the communities are the same as in Fig. 7. Dominant and subdominant species are given with relative biomass indicated (%)

2006–2010 гг.		2011–2015 гг.		2016–2020 гг.	
Сообщество	Доминанты и субдоминанты	Сообщество	Доминанты и субдоминанты	Сообщество	Доминанты и субдоминанты
1 	<i>Paralithodes camtschaticus</i> (55,0) Geodiidae (1,9) <i>Hippasteria phrygiana</i> (1,7)	1 	<i>Paralithodes camtschaticus</i> (41,7) Suberitidae (1,8)	1 	<i>Paralithodes camtschaticus</i> (61,2)
2 	<i>Gorgonocephalus</i> (14,8) <i>Ophiopleura borealis</i> (9,7) <i>Umbellula encrinus</i> (7,6) <i>Helio metra glacialis</i> (7,3) <i>Ophiacantha bidentata</i> (5,8)	2 	<i>Ophiopleura borealis</i> (21,0) <i>Gorgonocephalus</i> (12,9) <i>Molpadia</i> (6,6) <i>Ophiacantha bidentata</i> (5,6) <i>Ophioscolex glacialis</i> (4,5)	2 	<i>Ophiopleura borealis</i> (24,3) <i>Chionoecetes opilio</i> (4,9) <i>Molpadia</i> (4,0) <i>Gorgonocephalus</i> (3,7)
3 	Geodiidae (75,4) <i>Parastichopus tremulus</i> (1,4)	3 	Geodiidae (67,2) Ancorinidae (4,9)	3 	Geodiidae (70,2) Ancorinidae (4,9)
4 	Actiniaria (57,4) Alcyonacea (7,0) Hormathiidae (5,1) <i>Hippasteria phrygiana</i> (3,5)	4 	Hormathiidae (8,7) Actiniaria (6,5) <i>Urasterias lincki</i> (6,2) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (5,0)	4 	<i>Bolocera tuediae</i> (10,1) <i>Hippasteria phrygiana</i> (10,1) <i>Parastichopus tremulus</i> (8,2) Hormathiidae (5,0) <i>Molpadia</i> (4,5)
5 	<i>Gorgonocephalus</i> (48,8) Actiniaria (2,9) <i>Helio metra glacialis</i> (2,8) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (2,5)	5 	<i>Gorgonocephalus</i> (45,9) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (4,2) <i>Sabinea septemcarinata</i> (3,1) <i>Chionoecetes opilio</i> (2,1)	5 	<i>Gorgonocephalus</i> (37,6) <i>Chionoecetes opilio</i> (13,0) <i>Ophiopleura borealis</i> (4,2) <i>Ophioscolex glacialis</i> (4,1)
6 	<i>Ctenodiscus crispatus</i> (23,7) <i>Chionoecetes opilio</i> (7,7) <i>Urasterias lincki</i> (7,0) <i>Icasterias panopla</i> (6,7)	6 	<i>Ctenodiscus crispatus</i> (39,6) <i>Icasterias panopla</i> (18,6) <i>Urasterias lincki</i> (10,0) <i>Sabinea septemcarinata</i> (8,7) Hormathiidae (5,8)	6 	<i>Ctenodiscus crispatus</i> (23,1) <i>Urasterias lincki</i> (9,6) <i>Icasterias panopla</i> (6,9) Polymastiidae (5,0) <i>Chionoecetes opilio</i> (4,4)
7 	Polymastiidae (10,6) Actiniaria (8,3) <i>Molpadia</i> (7,5) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (6,2) Theneidae (4,1)	7 	<i>Molpadia</i> (24,8) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (11,2) Polymastiidae (3,6) Theneidae (3,6)	7 	<i>Molpadia</i> (22,9) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (12,3) <i>Batharca glacialis</i> (7,6) Polymastiidae (7,1)
8 	<i>Ciona intestinalis</i> (13,7) <i>Molpadia</i> (11,5) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (4,3) <i>Strongylocentrotus</i> (4,3)				
9 	<i>Strongylocentrotus</i> (35,1) <i>Sabinea septemcarinata</i> (5,7) <i>Gorgonocephalus</i> (5,5) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (3,6)	9 	<i>Strongylocentrotus</i> (34,4) <i>Chionoecetes opilio</i> (18,0) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (9,2) <i>Urasterias lincki</i> (4,6) <i>Gorgonocephalus</i> (3,6)	9 	<i>Strongylocentrotus</i> (37,9) <i>Chionoecetes opilio</i> (9,9) <i>Gorgonocephalus</i> (1,7)
10 	<i>Helio metra glacialis</i> (27,6) Actiniaria (6,0) <i>Sabinea septemcarinata</i> (3,7)	10 	<i>Gorgonocephalus</i> (7,9) <i>Sabinea septemcarinata</i> (6,4) <i>Helio metra glacialis</i> (6,1) <i>Ophiacantha bidentata</i> (5,0) <i>Strongylocentrotus</i> (4,4) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (4,1)	10 	<i>Helio metra glacialis</i> (7,6) <i>Sabinea septemcarinata</i> (6,0) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (5,6) <i>Chlamys islandica</i> (5,0) <i>Ophiacantha bidentata</i> (4,7) <i>Gorgonocephalus</i> (4,5)

Продолжение на следующей странице...

2006–2010 гг.		2011–2015 гг.		2016–2020 гг.	
Сообщество	Доминанты и субдоминанты	Сообщество	Доминанты и субдоминанты	Сообщество	Доминанты и субдоминанты
11 	<i>Sabinea septemcarinata</i> (15,4) <i>Cucumaria frondosa</i> (12,7) <i>Sclerocrangon boreas</i> (7,0) <i>Hyas araneus</i> (6,4) <i>Balanus</i> (5,8) <i>Strongylocentrotus</i> (5,4)	11 	<i>Cucumaria frondosa</i> (32,0) <i>Microcosmus glacialis</i> (4,7) <i>Balanus</i> (1,9)	11 	<i>Cucumaria frondosa</i> (21,2) <i>Paralithodes camtschaticus</i> (13,8) Suberitidae (7,0) Hormathiidae (2,3)
		12 	<i>Strongylocentrotus</i> (13,8) <i>Balanus</i> (10,4) <i>Chlamys islandica</i> (6,9) <i>Alcyonidium gelatinosum</i> (5,6) <i>Hyas araneus</i> (4,7)	12 	<i>Strongylocentrotus</i> (16,2) <i>Balanus</i> (9,1) <i>Chlamys islandica</i> (6,9)
				13 	<i>Chionoecetes opilio</i> (35,3) <i>Ctenodiscus crispatus</i> (4,1) <i>Gorgonocephalus</i> (3,3)

В 2011–2015 гг. краб-стригун опилио вышел на позиции субдоминанта в районе Новоземельского мелководья (сообщество № 9 на рис. 7 и в табл. 1) и к северу от Центральной банки (№ 5). В это время он присутствовал в качестве субдоминанта практически во всех сообществах, развивающихся у архипелага Новая Земля. Площадь некоторых сообществ изменялась: таковая морских ежей, например, сокращалась (№ 9), а морской звезды *C. crispatus* (№ 6) — увеличивалась. Поселения краба-стригуна опилио были непостоянными (см. рис. 5). Так, плотное поселение у Гусиной банки сильно уменьшилось, что связано с перераспределением скоплений. При этом перешедшие в районы Центральной возвышенности и южной части Новоземельского мелководья скопления краба-стригуна опилио наращивали свою долю в сообществах с 2006 г., а в северной части Новоземельского мелководья — с 2009 г.

В 2016–2020 гг. краб-стригун опилио доминировал в сообществах (№ 13 на рис. 7 и в табл. 1) между архипелагами Новая Земля и Земля Франца-Иосифа на границе с Карским морем, на склонах Новоземельского мелководья и у Центральной банки, а также в Южно-Новоземельском жёлобе. Площадь сообществ с субдоминированием этого краба возросла и охватила акваторию от архипелагов Земля Франца-Иосифа и Новая Земля до возвышенности Персея, а также северную часть Печорского моря (№ 2, 5 и 9). К югу от архипелага Земля Франца-Иосифа краб-стригун опилио выступал субдоминантом в сообществе офиуры *Ophiopleura borealis* Danielssen & Koren, 1877 (№ 2). На Новоземельском мелководье в сообществе морских ежей рода *Strongylocentrotus* Brandt, 1835 (№ 9), главным образом *Strongylocentrotus pallidus* (G. O. Sars, 1871), краб-стригун опилио выступал вторым по доминированию видом. В восточной части моря в сообществе офиур рода *Gorgonocephalus* Leach, 1815 (№ 5) и *O. borealis* (№ 2) краб-стригун опилио занимал второе место.

В 2006–2010 гг. камчатский краб доминировал среди мегабентосных организмов в прибрежных водах Кольского полуострова, в районе Мурманского мелководья и в водах, примыкающих к полуострову Канин (сообщество № 1 на рис. 7 и в табл. 1). В сообществе губок (№ 3) у Восточного Мурмана и тепловодных видов (№ 4) у Западного Мурмана он выступал в качестве субдоминанта.

В 2011–2015 гг. он всё так же доминировал в районе мыса Нордкап и в водах Восточного Мурмана, но стал реже встречаться в прилогах в прибрежной области Западного Мурмана и Мурманского мелководья. Плотные скопления камчатского краба в районе южного склона Канинской банки расширились на восток, к полуострову Канин.

В 2016–2020 гг. область доминирования камчатского краба значительно расширилась в северо-восточном направлении: он доминировал в сообществах вокруг всего полуострова Каннин, к северу и западу от острова Колгуев, вокруг Канинской банки и у Гусиной банки. В сообществе голотурии *Cucumaria frondosa* (Gunnerus, 1767) (№ 11 на рис. 7 и в табл. 1) камчатский краб выступал в качестве первого субдоминанта в районах на юге Мурманской банки, на склонах Канинской банки и на юге Гусиной банки. Также он встречался в ограниченном количестве в сообществах губок рода *Geodia* Lamarck, 1815 (№ 3), тепловодных видов (№ 4) и мелководных видов (№ 12) в Печорском море и даже в сообществе краба-стригуна опилио (№ 13) у южной оконечности архипелага Новая Земля (см. рис. 1 и табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования динамики сообществ макрозообентоса в Баренцевом море показали, что их изменения под воздействием климатических факторов и донного тралового промысла регистрируются с задержкой приблизительно в четыре года [Денисенко, 2013; Любина и др., 2016; Lyubina et al., 2012]. В случае с более крупными и долгоживущими мегабентосными организмами задержка регистрируемой реакции на стрессовое воздействие или изменение условий среды должна быть продолжительнее. По этим соображениям, для анализа изменений в структуре мегабентосной составляющей бентосных сообществ были рассмотрены не ежегодно получаемые данные, а данные за периоды продолжительностью в пять лет.

Трансформация сообществ в различных частях Баренцева моря может протекать по разным сценариям (в зависимости от силы воздействия преобладающих факторов).

В южной части моря наиболее значимыми факторами воздействия на бентосные сообщества являются: приток тёплых атлантических вод [Денисенко, 2003, 2007, 2013; Захаров и др., 2022b], активно ведущийся здесь донный траловый промысел [Любин и др., 2010b], а также хищничество со стороны камчатского краба [Манушин, 2021a, b] и донных видов рыб (в основном пикши и камбалы) [Eriksen et al., 2020]. Следует признать, что ни один из перечисленных факторов в течение нескольких последних десятилетий не препятствовал активному процессу акклиматизации камчатского краба в южной части Баренцева моря, наращиванию им численности и расширению ареала.

Длительный период положительных температурных аномалий, наблюдающихся в Баренцевом море с конца XX в. [Трофимов и др., 2018; Boitsov et al., 2012], способствовал расселению краба не только на запад, вдоль побережья Норвегии, но и в восточном направлении, вдоль побережья Кольского полуострова вплоть до Воронки Белого моря, а также Мурманского и Северо-Канинского мелководий [Камчатский краб, 2021].

Активно осуществляемый в южной части Баренцева моря донный промысел крайне негативно сказывается на мегабентосе [Захаров, Любин, 2012; Любин и др., 2010b; Lyubin et al., 2011; Løkkeborg, Fosså, 2011], но камчатского краба затрагивает в меньшей степени, так как существующие на данный момент правила рыболовства РФ направлены на максимальную защиту этого вида, являющегося ценным промысловым ресурсом. Не допускается прилов крабов в объёме более 10 экз. на 1 т улова; в случае превышения этого уровня прилова судно должно сменить позицию на 5 морских миль. Все пойманные крабы, независимо от количества, пола и размера, должны быть незамедлительно возвращены в среду обитания, что достаточно строго контролируют надзорные органы. Браконьерский промысел локализован преимущественно в прибрежных водах и оказывает минимальное воздействие на плотные промысловые скопления в открытой части моря. К тому же донный траловый промысел является для крабов дополнительным источником пищи (отходы судовой обработки рыбы и выбросы некондиционной части улова) [Манушин, 2021a], а животные, травмированные травами, становятся для них привлекательной и лёгкой добычей [Kedra et al., 2017].

Единственным негативным фактором из вышеперечисленных можно считать конкуренцию с донными рыбами, однако промысел активно снижает их давление на донные сообщества, а потребление рыбами взрослых крабов крайне незначительно [Долгов, Бензик, 2021]. Таким образом, в открытой, южной части Баренцева моря в последние годы сложились весьма благоприятные условия для расселения камчатского краба.

Более слабо выраженный за анализируемый период рост частоты встречаемости (см. рис. 2) и области распространения камчатского краба, по сравнению с показателями краба-стригуна опилио, обусловлен меньшей площадью ареала и тем, что значительная часть его популяции сконцентрирована в прибрежных водах. Кроме того, траловые уловы камчатского краба в открытых водах (при достаточно редкой сетке станций экосистемной съёмки) во многом носят случайный характер из-за высокой мобильности группировок крупных половозрелых самцов: они совершают длительные и протяжённые миграции в поисках пищи и к местам размножения [Беренбойм, 2003]. Значительная доля камчатского краба в общей биомассе мегабентоса объясняется также тем, что в южной части Баренцева моря траловый прилов мегабентоса достаточно низок. В качестве одной из возможных причин этого обоснованно рассматривают многолетнее негативное воздействие активного тралового промысла [Любин и др., 2010b]. Так, даже один промысловый самец весом в несколько килограммов, попавший в трал, может стать причиной превышения всей биомассы мегабентоса в прилове.

Основными группами макрозообентоса, наиболее активно выедаемыми камчатским крабом, являются иглокожие и моллюски [Стрелкова и др., 2021]. Среди мегабентосных организмов в пределах области распространения камчатского краба в целом за исследованный период снизилось также относительное количество актиний, ракообразных и асцидий. Одновременно отмечено увеличение относительного количества губок, биомасса которых отрицательно коррелирует с плотностью распределения камчатского краба. В частности, в водах Западного Мурмана (часть побережья к западу от Кольского залива) после уменьшения плотности распределения камчатского краба зафиксирован рост относительной биомассы губок вплоть до формирования локальных сообществ с их доминированием.

Изменение структуры донного населения, с замещением губками части бентосного сообщества, ранее было зарегистрировано в районе Святоносского поселения исландского гребешка *Chlamys islandica* (O. F. Müller, 1776), в области массового развития фауны сестонофагов [Золотарев, 2016; Носова и др., 2018]. Основным фактором, повлиявшим на изменение состава сообщества в этом районе, стал многолетний промысел гребешка. В результате перелома и возникшей на его фоне эпизоотии произошло замещение доминирующего вида (исландского гребешка) другими сестонофагами, преимущественно губками. Они, в отличие от более высокоорганизованных животных, слабо подвержены прессу хищников, инфекционным заболеваниям и травматизму от воздействия промысловых драг. Так, нарушение целостности тела губки при механическом воздействии может провоцировать формирование новых особей на основе образовавшихся фрагментов. В искусственных условиях фрагмент губки *Geodia barretti* Bowerbank, 1858, широко распространённой в Баренцевом море, за год полностью регенерировал структуру тела и увеличил его массу на 40 % [Hoffmann et al., 2003]. На данный момент не ясна вероятность обратного процесса — по конкурентному замещению губок гребешками при прекращении их промысла. Вероятно, процесс деградации гребешкового поселения под влиянием промысла необратим; тогда восстановление запаса этого ценного вида до прежнего уровня невозможно. Однако для других видов данный фактор может оказаться положительным, поскольку губки, образуя плотные поселения, создают благоприятную среду обитания для многих видов животных [Kedra et al., 2017; Khalaman, Komendantov, 2011].

Похожая картина отмечена в районах массовых поселений кукумари *C. frondosa* на мелководьях в северо-западной и юго-восточной частях моря (Шпицбергенская, Гусиная и Северо-Канинская банки, плато Моллера). В период 2006–2010 гг. её сообщество не выделялось в качестве отдельного при кластеризации, а было соединено с сообществом, характерным для мелководий юго-востока моря и части Шпицбергенской банки. В 2011–2015 гг. относительная биомасса кукумари в южной части моря увеличилась (см. табл. 1), что может быть связано с постепенным выеданием камчатским крабом определённых групп бентоса и с перестройкой структуры сообществ. Ранее аналогичные структурные перестройки — уменьшение количества основных компонентов (таксонов) рациона камчатского краба и увеличение обилия их трофических конкурентов, не потребляемых крабом, — были зарегистрированы в макробентосных сообществах Мотовского залива [Стрелкова и др., 2021]. Сходную картину отмечали и в ряде других водоёмов при появлении вселенцев [Алимов и др., 2000].

Этологические аспекты биологии камчатского краба и краба-стригуна опилио существенно различаются. Камчатский краб, области размножения и откорма которого разобщены в пространстве, совершает длительные и протяжённые миграции. Как указано выше, в основном это касается крупных половозрелых самцов промысловых размеров. Самки и молодь являются более оседлыми и практически круглогодично держатся в узкой прибрежной полосе [Камчатский краб, 2021]. Таким образом, в южной, открытой части Баренцева моря в прилове преобладают крупные самцы камчатского краба, которые могут быть охарактеризованы как пасущиеся хищники. Между тем для краба-стригуна опилио характерна значительно менее выраженная миграционная активность; в пределах всего его ареала в уловах встречаются особи обоих полов и всех возрастных групп с незначительной дифференциацией по глубинам [Zakharov et al., 2021b].

Рост популяции краба-стригуна опилио привёл к заселению им огромной акватории в восточной и северной части Баренцева моря — от Печорского моря до архипелага Земля Франца-Иосифа и от архипелага Новая Земля до Шпицбергена. В целом расселение краба-стригуна опилио во многом копирует распределение в пределах Баренцева моря тихоокеанских по происхождению видов, например моллюсков букцинид [Захаров, 2013]. В настоящее время тихоокеанские виды встречаются повсеместно в Баренцевом море, однако устойчивый фаунистический комплекс они формируют на Новоземельском, Канинско-Печорском и Медвежинско-Надеждинском мелководьях. Фаунистическое сходство донного населения свидетельствует о близости условий обитания в этих удалённых друг от друга районах.

В настоящее время ареал краба-стригуна опилио продолжает расширяться на запад, в направлении архипелага Шпицберген, где бентос сходен по видовому составу и количественным характеристикам с сообществами, широко распространёнными в области наиболее плотных современных скоплений краба-стригуна опилио.

При этом современные данные свидетельствуют о том, что расширение ареала краба-стригуна опилио в западном направлении происходит значительно медленнее, чем на восток, в прилегающие районы Карского моря [Zalota et al., 2018, 2019, 2020; Zimina, 2014]. По-видимому, основным фактором, который тормозит его распространение на запад, в настоящее время является потепление вод Баренцева моря, наблюдающееся на протяжении последних нескольких десятилетий [ICES Working Group, 2022]. Очевидно, что в случае похолодания процесс заселения крабом-стригуном опилио западной части моря может ускориться [Баканев, 2017] и в районе архипелага Шпицберген может сформироваться новый центр его воспроизводства в дополнение к имеющемуся у архипелага Новая Земля.

В период 2006–2010 гг. в Гусиной банке в отдельные годы прилов краба-стригуна опилио достигал 30–40 % от массы улова; в последующие годы произошли снижение его численности в этом районе и формирование новых плотных поселений значительно севернее, в области

Северо-Новоземельского мелководья и восточных склонов Центральной возвышенности и возвышенности Персея. Снижение численности краба-стригуна опилио и его значимости в мегабентосной части бентосного сообщества в районе Гусиной банки может быть связано как с влиянием тёплых вод одной из ветвей Нордкапского течения, так и с уменьшением кормовой базы после взрывного роста численности вселенца.

Интересен также факт наличия в 2006–2010 гг. сообщества с доминированием асцидии *Ciona intestinalis* (Linnaeus, 1767) в районе Центральной впадины (№ 8 на рис. 7 и в табл. 1). В следующие два периода оно уже не выделялось, оно было поглощено сообществом с доминированием голотурий рода *Molpadia* Cuvier, 1817. Отчасти это может быть обусловлено выеданием асцидии растущей популяцией краба-стригуна опилио. Большой размер, мягкое цилиндрическое тело без защитной оболочки, прикрепленный образ жизни — всё это, скорее всего, сделало асцидий уязвимыми для вселенца-хищника при его массовом появлении, в отличие от закапывающихся в грунт мольпадий.

Безусловно, при похолодании частота встречаемости и ареал краба-стригуна опилио будут увеличиваться [Баканев, 2017], однако рост численности вселенца в уже освоенных акваториях маловероятен, поскольку основным лимитирующим фактором в этом случае выступает не температура окружающей среды, а кормовая база. По всей видимости, после заселения определённых районов будут происходить перераспределение скоплений в подходящие для вида смежные сообщества и, возможно, дальнейшее уменьшение численности вселенца до определённого, оптимального уровня. На данный момент похожая картина наблюдается в Гусиной банке и в некоторой мере в южной части Новоземельского мелководья, где рост численности вселенца снижается или уже прекратился. Скорее всего, новые урожайные поколения будут возникать локально во впервые осваиваемых вселенцем акваториях, например в районах архипелагов Шпицберген и Земля Франца-Иосифа, а также возвышенностей северо-центральной части моря.

Как и камчатский краб, краб-стригун опилио вытесняет или замещает аборигенные виды путём их поедания или конкуренции за пищу. Однако из-за своих меньших размеров краб-стригун опилио, скорее всего, не способен поедать крупных особей мегабентоса; он оказывает влияние через выедание их молоди. Отчасти пресс вселенца на мегабентос может снижаться за счёт потребления крабом макрозообентоса.

В последние годы доля краба-стригуна опилио в уловах в давно освоенной им акватории держится на уровне около $\frac{1}{5}$ общей биомассы тралового мегабентоса. Можно предположить, что в условиях Баренцева моря такое соотношение является оптимальным и в перспективе будет сохраняться в пределах всей акватории, освоенной этим видом.

Очевидно, что появление краба-стригуна опилио и камчатского краба в экосистеме Баренцева моря не ведёт к увеличению общей биопродуктивности водоёма, так как последняя полностью определяется уровнем доступных для донного населения пищевых ресурсов [Зенкевич, 1970], то есть первичной продукции. В случае рассматриваемых вселенцев речь идёт только о перераспределении энергетических потоков и о наращивании их биомассы за счёт нативных видов. Будучи исключительно плотоядными животными, эти два вида не привносят в пищевую пирамиду новые или невовлечённые источники биогенных элементов (например, невостребованный детрит или планктон), а лишь эксплуатируют и трансформируют существующие донные сообщества [Биологические инвазии, 2004; Шадрин, Ануфриева, 2019].

Очевидно, что в текущих условиях оба краба продолжают расширять свой ареал в рамках комфортного диапазона условий и наличия достаточной кормовой базы. Камчатский краб будет и дальше встраиваться в сообщества Печорского моря и прилегающих к нему акваторий. Однако продвижение его на север, скорее всего, ограничится Гусиной банкой и плато Моллера, а на восток — мелководьями, подверженными зимнему выхолаживанию. Ареал краба-стригуна опилио

охватит всю северную и восточную часть моря, за исключением районов, находящихся под влиянием тёплых атлантических вод. Его распределение будет неравномерным, однако площадь сообществ мегабентосных организмов с его доминированием увеличится. Взаимная конкуренция между вселенцами окажется, скорее всего, минимальной и будет наблюдаться лишь на стыке ареалов. При климатических флуктуациях ареалы крабов будут изменяться в противофазе: при потеплении ареал камчатского краба станет расширяться, а краба-стригуна — уменьшаться, и наоборот.

Таким образом, в настоящее время донные сообщества Баренцева моря находятся в состоянии трансформации, вызванном длительным периодом потепления и появлением новых инвазивных видов. Представленные результаты позволяют предположить, что в процессе освоения рассматриваемыми крабами всей доступной для них акватории донное население Баренцева моря претерпит значительные структурные изменения в пределах всей области их распространения.

Материал для данной работы был собран в рамках государственного задания Полярного филиала ФГБНУ «ВНИРО» и Института морских исследований в Бергене. Публикация подготовлена в рамках государственного задания ЗИН РАН № 122031100275-4.

Благодарность. Мы признательны всем коллегам и сотрудникам на кораблях, в лабораториях и в офисах за работу в совместной российско-норвежской экосистемной съёмке Баренцева моря. Мы крайне благодарны рецензентам за их замечания и положительную итоговую оценку нашей работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Алимов А. Ф., Орлова М. И., Панов В. Е. Последствия интродукций чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по их предотвращению // *Виды-вселенцы в европейских морях России* : сборник научных трудов. Апатиты : Изд-во Колыского научного центра РАН, 2000. С. 12–23. [Alimov A. F., Orlova M. I., Panov V. E. Posledstviya introduktsii chuzherodnykh vidov dlya vodnykh ekosistem i neobkhodimost' meropriyatiy po ikh predotvrashcheniyu. In: *Vidy-vseleentsy v evropeiskikh moryakh Rossii* : sbornik nauchnykh trudov. Apatity : Izd-vo Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN, 2000, pp. 12–23. (in Russ.)]
2. *Атлас мегабентосных организмов Баренцева моря и сопредельных акваторий*. Мурманск : Изд-во ПИНРО, 2018. 534 с. [*Atlas of the Megabenthic Organisms of the Barents Sea and Adjacent Waters*. Murmansk : PINRO, 2018, 534 p. (in Russ.)]
3. Баканев С. В. Перспективы промысла краба-стригуна *Chionoecetes opilio* в Баренцевом море // *Вопросы рыболовства*. 2017. Т. 18, № 3. С. 286–303. [Bakanev S. V. Prospects of snow crab *Chionoecetes opilio* fishery in the Barents Sea. *Voprosy rybolovstva*, 2017, vol. 18, no. 3, pp. 286–303. (in Russ.)]
4. Беренбойм Б. И. Сезонные миграции камчатского краба в Баренцевом море // *Камчатский краб в Баренцевом море*. Мурманск : ПИНРО, 2003. С. 70–78. [Berenboim B. I. Seasonnye migratsii kamchatskogo kraba v Barentsevom more. In: *Kamchatskii krab v Barentsevom more*. Murmansk : PINRO, 2003, pp. 70–78. (in Russ.)]
5. *Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах* / под ред. А. Ф. Алимова, Н. Г. Богущкой. Москва ; Санкт-Петербург : Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с. [*Biological Invasions in Aquatic and Terrestrial Ecosystems* / A. F. Alimov, N. G. Bogutskaya (Eds). Moscow ; Saint Petersburg : KMK Scientific Press Ltd., 2004, 436 p. (in Russ.)]
6. Денисенко С. Г. Многолетние изменения донной фауны Баренцева моря и гидрологические флуктуации вдоль разреза «Кольский меридиан» // *Материалы симпозиума, посвящённого 100-летию океанографических наблюдений на разрезе «Кольский меридиан» (Мурманск, 1999)*. Мурманск : Изд-во ПИНРО, 2003. С. 65–76. [Denisenko S. G. Mnogoletnie izmeneniya donnoi fauny Barentseva morya i gidrologicheskie flyuktuatsii vdol' razreza "Kol'skii meridian". In: *Materialy simpoziuma*,

- posvyashchennogo 100-letiyu okeanograficheskikh nablyudenii na razreze "Kol'skii meridian" (Murmansk, 1999). Murmansk : Izd-vo PINRO, 2003, pp. 65–76. (in Russ.)]*
7. Денисенко С. Г. Зообентос Баренцева моря в условиях изменяющегося климата и антропогенного воздействия // *Динамика морских экосистем и современные проблемы сохранения биологического потенциала морей России*. Владивосток : Дальнаука, 2007. С. 418–511. [Denisenko S. G. Zoobentos Barentseva morya v usloviyakh izmenyayushchegosya klimata i antropogennogo vozdeistviya. In: *Dinamika morskikh ekosistem i sovremennye problemy sokhraneniya biologicheskogo potentsiala morei Rossii*. Vladivostok : Dal'nauka, 2007, pp. 418–511. (in Russ.)]
 8. Денисенко С. Г. Биоразнообразие и биоресурсы макрзообентоса Баренцева моря: структура и многолетние изменения. Санкт-Петербург : Наука, 2013. 284 с. [Denisenko S. G. *Biodiversity and Bioresources of Macrozoobenthos in the Barents Sea: Structure and Long-Term Changes*. Saint Petersburg : Nauka, 2013, 284 p. (in Russ.)]
 9. Долгов А. В., Бензик А. Н. Камчатский краб как объект питания донных рыб // *Камчатский краб в Баренцевом море* : издание 3-е, перераб. и доп. Москва : ВНИРО, 2021. С. 347–359. [Dolgov A. V., Benzik A. N. Kamchatskii krab kak ob"ekt pitaniya donnykh ryb. In: *The Red King Crab in the Barents Sea* : 3rd edition, revised and expanded. Moscow : VNIRO, 2021, pp. 347–359. (in Russ.)]
 10. Захаров Д. В. *Распределение, экология и промысловое значение моллюсков семейства Buccinidae в Баренцевом море и сопредельных водах* : дис. ... канд. биол. наук : 25.00.28. Мурманск, 2013. 162 с. [Zakharov D. V. *Raspredelenie, ekologiya i promyslovoe znachenie mollyuskov semeistva Buccinidae v Barentsevom more i sopredel'nykh vodakh*. (dissertation). Murmansk, 2013, 162 p. (in Russ.)]
 11. Захаров Д. В., Любин П. А. Фауна, экология и распределение моллюсков семейства Buccinidae (Mollusca, Gastropoda) в Баренцевом море и сопредельных акваториях // *Вестник Мурманского государственного технического университета*. 2012. Т. 15, № 4. С. 749–757. [Zakharov D. V., Luybin P. A. Fauna, ecology and distribution of molluscs Buccinidae (Mollusca, Gastropoda) in the Barents Sea and adjacent waters. *Vestnik Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2012, vol. 15, no. 4, pp. 749–757. (in Russ.)]
 12. Захаров Д. В., Манушин И. Е., Стрелкова Н. А. Сравнительный анализ бентосных материалов, собранных разными орудиями лова в восточной части Баренцева моря // *Чтения памяти К. М. Дерюгина* : материалы XXII юбилейного научного семинара «Кафедре ихтиологии и гидробиологии 90 лет». Санкт-Петербург : Санкт-Петербургский государственный университет, 2021а. С. 52–68. [Zakharov D. V., Manushin I. E., Strelkova N. A. Sravnitel'nyi analiz bentosnykh materialov, sobrannykh raznymi orudiyami lova v vostochnoi chasti Barentseva morya. In: *Chteniya pamyati K. M. Deryugina* : materialy XXII yubileinogo nauchnogo seminar "Kafedre ikhtiologii i gidrobiologii 90 let". Saint Petersburg : St Petersburg University, 2021a, pp. 52–68. (in Russ.)]
 13. Захаров Д. В., Стрелкова Н. А., Манушин И. Е., Зимина О. Л., Хачетурова К. С., Блинова Д. Ю., Йоргенсен Л. Л. Методические рекомендации по оценке прилова мегабентосных организмов в донных тралах и опыт их использования в Баренцевом море // *Вопросы рыболовства*. 2022а. Т. 23, № 3. С. 179–191. [Zakharov D. V., Manushin I. E., Strelkova N. A., Zimina O. L., Khacheturova K. S., Blinova D. J., Jørgensen L. L. Guidance for the assessment of the megabenthos bycatch in the bottom trawl in the course of research surveys. *Voprosy rybolovstva*, 2022a, vol. 23, no. 3, pp. 179–192. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.36038/0234-2774-2022-23-3-179-192>
 14. Захаров Д. В., Стрелкова Н. А., Манушин И. Е., Хачетурова К. С., Блинова Д. Ю., Кудряшова А. С. Изменения бентосных сообществ в губах Кольского полуострова в 21-м веке // *Морские исследования и образование (MARESEDU-2022)* : труды XI Международной научно-практической конференции. Тверь : ПолиПРЕСС, 2022б. Т. 3 (4). С. 102–105. [Zakharov D. V., Strelkova N. A., Manushin I. E., Khacheturova K. S., Blinova D. Yu., Kudryashova A. S. Changes in benthic communities in the Kola Peninsula bays in the 21st century. In: *Marine Research and Education (MARESEDU-2022)* :

- proceedings of the XI International Conference. Tver : PoliPRESS, 2022b, vol. 3 (4), pp. 102–105. (in Russ.)]
15. Зенкевич Л. А. Донная фауна океана // *Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды. Биогеоценозы морей и океанов*. Москва : Наука, 1970. С. 213–227. [Zenkevich L. A. Donnaya fauna okeana. In: *Programma i metodika izucheniya biogeotsenozov vodnoi sredy. Biogeotsenozu morei i okeanov*. Moscow : Nauka, 1970, pp. 213–227. (in Russ.)]
 16. Зинченко А. Г. Геоморфологическая основа комплексных ландшафтно-геоэкологических исследований Баренцева моря // *Опыт системных океанологических исследований в Арктике*. Москва : Научный мир, 2001. С. 476–481. [Zinchenko A. G. Geomorfologicheskaya osnova kompleksnykh landshaftno-geoeologicheskikh issledovaniy Barentseva morya. In: *Opyt sistemnykh okeanologicheskikh issledovaniy v Arktike*. Moscow : Nauchnyi mir, 2001, pp. 476–481. (in Russ.)]
 17. Золотарев П. Н. *Биология и промысел исландского гребешка Chlamys islandica в Баренцевом и Белом морях*. Мурманск : ПИНРО, 2016. 289 с. [Zolotarev P. N. *Biology and Fishery of the Icelandic Scallop Chlamys islandica in the Barents and White Seas*. Murmansk : PINRO, 2016, 289 p. (in Russ.)]
 18. *Камчатский краб в Баренцевом море : 3-е издание, переработанное и дополненное*. Москва : ВНИРО, 2021. 712 с. [*The Red King Crab in the Barents Sea : 3rd edition, revised & expanded*. Moscow : VNIRO, 2021, 712 p. (in Russ.)]
 19. Колпаков Н. В., Корнейчук И. А., Надточий В. А. Современные данные по составу и распределению тралового макрозообентоса в российских водах Японского моря // *Известия ТИНРО*. 2018. Т. 193. С. 33–49. [Kolpakov N. V., Korneichuk I. A., Nadtochy V. A. Current data on composition and distribution of trawl macrozoobenthos in the Russian waters of the Japan Sea. *Izvestiya TINRO*, 2018, vol. 193, pp. 33–49. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-193-33-49>
 20. *Краб-стригун опилио Chionoecetes opilio в Баренцевом и Карском морях*. Мурманск : ПИНРО, 2016. 242 с. [*Snow Crab Chionoecetes opilio in the Barents and Kara Seas*. Murmansk : PINRO, 2016, 242 p. (in Russ.)]
 21. Любин П. А., Анисимова Н. А., Йоргенсен Л. Л., Манушин И. Е., Прохорова Т. А., Захаров Д. В., Журавлева Н. Е., Голиков А. В., Моров А. В. Мегабентос Баренцева моря // *Природа шельфа и архипелагов Европейской Арктики. Комплексные исследования природы Шпицбергена : материалы международной научной конференции, Мурманск, 27–30 октября 2010 г. Москва : ГЕОС, 2010а. Вып. 10. С. 192–199. [Lyubin P. A., Anisimova N. A., Jørgensen L. L., Manushin I. E., Prokhorova T. A., Zakharov D. V., Zhuravleva N. E., Golikov A. V., Morov A. V. Megabentos Barentseva morya. In: *Nature of the Shelf and Archipelagos of the European Arctic. Complex Investigations of the Svalbard Archipelago Nature : proceedings of the International Scientific Conference, Murmansk, 27–30 October, 2010. Moscow : GEOS, 2010a, iss. 10, pp. 192–199. (in Russ.)]**
 22. Любин П. А., Анисимова Н. А., Манушин И. Е., Журавлёва Н. Е. Приловы макрозообентоса в ихтиологических донных тралениях как показатель интенсивности тралового промысла // *Вестник Мурманского государственного технического университета*. 2010b. Т. 13, № 4 (спец. вып.). С. 641–646. [Lyubin P. A., Anisimova N. A., Manushin I. E., Zhuravliova N. E. Additional catch of macrozoobenthos in the ichthyological over-trawling as a mark of trawling intensity. *Vestnik Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2010b, vol. 13, no. 4 (spec. iss.), pp. 641–646. (in Russ.)]
 23. Любина О. С., Стрелкова (Анисимова) Н. А., Любин П. А., Фролова Е. А., Дикаева Д. Р., Зимина О. Л., Ахметчина О. Ю., Манушин И. Е., Нехаев И. О., Фролов А. А., Захаров Д. В., Гарбуль Е. А., Вязникова В. С. Современное количественное распределение зообентоса на разрезе «Кольский меридиан» // *Труды Кольского научного центра РАН*. 2016. № 2 (36). С. 64–91. [Lyubina O. S., Strelkova (Anisimova) N. A., Lyubin P. A., Frolova E. A., Dikaeva D. R., Zimina O. L., Akhmetchina O. Yu., Manushin I. E., Nekhaev I. O., Frolov A. A., Zakharov D. V., Garbul E. A., Vyaznikova V. S. Modern quantitative distribution of zoobenthos along on the transect “Kola Section”. *Trudy Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN*, 2016, no. 2 (36), pp. 64–91. (in Russ.)]
 24. Манушин И. Е., Захаров Д. В., Стрелкова Н. А., Любин П. А., Журавлёва Н. Е.,

- Вязникова В. С., Носова Т. Б., Блинова Д. Ю., Хачетурова К. С. Оценка воздействия камчатского краба на бентос районов Восточного Мурмана // *Камчатский краб в Баренцевом море*. Москва : ВНИРО, 2021. С. 651–660. [Manushin I. E., Zakharov D. V., Strelkova N. A., Lyubin P. A., Zhuravleva N. E., Vyaznikova V. S., Nosova T. B., Blinova D. Yu., Khacheturova K. S. Otsenka vozddeistviya kamchatskogo kraba na bentos raionov Vostochnogo Murmana. In: *The Red King Crab in the Barents Sea*. Moscow : VNIRO, 2021, pp. 651–660. (in Russ.)]
25. Манушин И. Е. Питание камчатского краба в южной части Баренцева моря // *Камчатский краб в Баренцевом море*. Москва : ВНИРО, 2021а. С. 283–337. [Manushin I. E. Pitanie kamchatskogo kraba v yuzhnoi chasti Barentseva morya. In: *The Red King Crab in the Barents Sea*. Moscow : VNIRO, 2021a, pp. 283–337. (in Russ.)]
26. Манушин И. Е. Потребление пищи камчатским крабом // *Камчатский краб в Баренцевом море*. Москва : ВНИРО, 2021b. С. 337–342. [Manushin I. E. Potreblenie pishchi kamchatskim krabom. In: *The Red King Crab in the Barents Sea*. Moscow : VNIRO, 2021b, pp. 337–342. (in Russ.)]
27. Носова Т. Б., Манушин И. Е., Захаров Д. В. Структура и многолетняя динамика сообществ зообентоса в районах поселений исландского гребешка у Кольского полуострова. *Известия ТИНРО*. 2018. Т. 194. С. 27–41. [Nosova T. B., Manushin I. E., Zakharov D. V. Structure and long-term dynamics of zoobenthos communities in the areas of scallop *Chlamys islandica* beds at Kola Peninsula. *Izvestiya TINRO*, 2018, vol. 194, pp. 27–41. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-194-27-41>
28. Стрелкова Н. А., Манушин И. Е., Захаров Д. В., Вязникова В. С. Оценка воздействия камчатского краба на бентос районов Западного Мурмана // *Камчатский краб в Баренцевом море*. Москва : ВНИРО, 2021. С. 600–650. [Strelkova N. A., Manushin I. E., Zakharov D. V., Vyaznikova V. S. Otsenka vozddeistviya kamchatskogo kraba na bentos raionov Zapadnogo Murmana. In: *The Red King Crab in the Barents Sea*. Moscow : VNIRO, 2021, pp. 600–650. (in Russ.)]
29. Трофимов А. Г., Карсаков А. Л., Ившин В. А. Изменения климата в Баренцевом море на протяжении последнего полувека // *Труды ВНИРО*. 2018. Т. 173. С. 79–91. [Trofimov A. G., Karsakov A. L., Ivshin V. A. Climate changes in the Barents Sea over the last half century. *Trudy VNIRO*, 2018, vol. 173, pp. 79–91. (in Russ.)]
30. Шадрин Н. В., Ануфриева Е. В. Озёрные экосистемы и виды-вселенцы: не всё так просто // *Озёра Евразии: проблемы и пути их решения* : материалы II Международной конференции, 19–24 мая 2019 г. Казань : Изд-во Академии наук Республики Татарстан, 2019. Ч. 2. С. 355–359. [Shadrin N. V., Anufrieva E. V. Lake ecosystems and invasive species: All are not so simple. In: *Lakes of Eurasia: Problems and Solutions* : proceedings of the II International Conference, 19–24 May, 2019. Kazan : Izd-vo Akademii nauk Respubliki Tatarstan, 2019, pt 2, pp. 355–359. (in Russ.)]
31. Шунтов В. П., Волвенко И. В. Генерализованные оценки состава, количественного распределения и биомассы макрофауны бентали на шельфе и свале глубин северо-западной Пацифики // *Известия ТИНРО*. 2015. Т. 182, № 3. С. 3–22. [Shuntov V. P., Volvenko I. V. Generalized assessments of composition, quantitative distribution and biomass of benthic macrofauna on the shelf and slope in the North-West Pacific. *Izvestiya TINRO*, 2015, vol. 182, no. 3, pp. 3–22. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2015-182-3-22>
32. Boitsov V. D., Karsakov A. L., Trofimov A. G. Atlantic water temperature and climate in the Barents Sea, 2000–2009. *ICES Journal of Marine Science*, 2012, vol. 69, iss. 5, pp. 833–840. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss075>
33. Eriksen E., Benzik A. N., Dolgov A. V., Skjoldal H. R., Vihtakari M., Johannesen E., Prokhorova T. A., Keulder-Stenevik F., Prokopchuk I., Strand E. Diet and trophic structure of fishes in the Barents Sea: The Norwegian–Russian program “Year of stomachs” 2015 – establishing a baseline. *Progress in Oceanography*, 2020, vol. 183, art. no. 102262 (17 p.). <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102262>
34. Hoffmann F., Rapp H. T., Zöller T., Reitner J. Growth and regeneration in cultivated fragments of the boreal deep-water sponge *Geodia barretti* Bowerbank, 1858 (Geodiidae, Tetractinellida,

- Demospongiae). *Journal of Biotechnology*, 2003, vol. 100, iss. 2, pp. 109–118. [https://doi.org/10.1016/s0168-1656\(02\)00258-4](https://doi.org/10.1016/s0168-1656(02)00258-4)
35. ICES Working Group on the Integrated Assessments of the Barents Sea (WGIBAR). *ICES Scientific Reports*, 2020, vol. 2, iss. 30, 206 p. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.5998>
 36. ICES Working Group on the Integrated Assessments of the Barents Sea (WGIBAR). *ICES Scientific Reports*, 2022, vol. 4, iss. 50, 235 p. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.20051438>
 37. Jørgensen L. L., Logerwell E. A., Strelkova N. A., Zakharov D. V., Roy V., Nozères C., Bluhm B. A., Ólafsdóttir S. H., Burgos J. M., Sørensen J., Zimina O., Rand K. International megabenthic long-term monitoring of a changing arctic ecosystem: Baseline results. *Progress in Oceanography*, 2022, vol. 200, art. no. 102712 (20 p.). <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2021.102712>
 38. Kedra M., Renaud P. E., Andrade H. Epibenthic diversity and productivity on a heavily trawled Barents Sea bank (Tromsøflaket). *Oceanologia*, 2017, vol. 59, iss. 2, pp. 93–101. <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2016.12.001>
 39. Khalaman V. V., Komendantov A. Y. Structure of fouling communities formed by *Hali-chondria panicea* (Porifera: Demospongiae) in the White Sea. *Russian Journal of Ecology*, 2011, vol. 42, no. 6, pp. 493–501. <https://doi.org/10.1134/S1067413611050080>
 40. Kuzmin S. A., Akhtarin S. M., Menis D. T. The first findings of snow crab *Chionoecetes opilio* (Decapoda, Majidae) in the Barents Sea. *Zoologicheskii zhurnal*, 1998, vol. 77, no. 4, pp. 489–491.
 41. Gutt J., Starman A. Structure and biodiversity of megabenthos in the Weddell and Lazarev seas (Antarctica): Ecological role of physical parameters and biological interactions. *Polar Biology*, 1998, vol. 20, iss. 4, pp. 229–247. <https://doi.org/10.1007/s0030000050300>
 42. Lyubin P. A., Anisimova N. A., Manushin I. E. Long-term effects on benthos of the use of bottom fishing gears. In: *The Barents Sea: Ecosystem, Resources, Management. Half a Century of Russian–Norwegian Cooperation* / T. Jakobsen, V. K. Ozhigin (Eds). Trondheim : Tapir Academic Press, 2011, pp. 768–775.
 43. Lyubina O. S., Frolova E. A., Dikaeva D. R. Current zoobenthos monitoring at the Kola Transect in the Barents Sea. In: *Arctic Marine Biology: A Workshop Celebrating Two Decades of Cooperation Between Murmansk Marine Biological Institute and Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research* / G. Hempel, K. Lochte, G. Matishov (Eds). Bremerhaven : Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research, 2012, pp. 177–189. (Berichte zur Polar- und Meeresforschung = Reports on Polar and Marine Research ; no. 640).
 44. Løkkeborg S., Fosså J. H. Impacts of bottom trawling on benthic habitats. In: *The Barents Sea: Ecosystem, Resources, Management. Half a Century of Russian–Norwegian Cooperation* / T. Jakobsen, V. K. Ozhigin (Eds). Trondheim : Tapir Academic Press, 2011, pp. 760–767.
 45. Rybakova E., Kremenetskaia A., Vedenin A., Boetius A., Gebruk A. Deep-sea megabenthos communities of the Eurasian Central Arctic are influenced by ice-cover and sea-ice algal falls. *PLoS One*, 2019, vol. 14, iss. 7, art. no. e0211009 (27 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0211009>
 46. Zakharov D. V., Jørgensen L. L. New species of the gastropods in the Barents Sea and adjacent waters. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2017, vol. 8, iss. 3, pp. 226–231. <https://doi.org/10.1134/S2075111717030146>
 47. Zakharov D. V., Jørgensen L. L., Manushin I. E., Strelkova N. A. Barents Sea megabenthos: Spatial and temporal distribution and production. *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2020, vol. 5, no. 2, pp. 19–37. <https://doi.org/10.21072/mbj.2020.05.2.03>
 48. Zakharov D. V., Manushin I. E., Nosova T. B., Strelkova N. A., Pavlov V. A. Diet of snow crab in the Barents Sea and macrozoobenthic communities in its area of distribution. *ICES Journal of Marine Science*, 2021b, vol. 78, iss. 2, pp. 545–556. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa132>
 49. Zalota A. K., Spiridonov V. A., Vedenin A. A. Development of snow crab *Chionoecetes opilio* (Crustacea: Decapoda: Oregonidae) invasion in the Kara Sea. *Polar Biology*, 2018, vol. 41, iss. 10, pp. 1983–1994. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2337-y>
 50. Zalota A. K., Zimina O. L., Spiridonov V. A. Combining data from different sampling methods to study the development of an alien crab *Chionoecetes opilio* invasion in the remote

- and pristine Arctic Kara Sea. *PeerJ*, 2019, vol. 7, art. no. e7952 (25 p.). <https://doi.org/10.7717/peerj.7952>
51. Zalota A. K., Spiridonov V. A., Galkin S., Pronin A. A. Population structure of alien snow crabs (*Chionoecetes opilio*) in the Kara Sea (trawl and video sampling). *Oceanology*, 2020, vol. 60, iss. 1, pp. 83–88. <https://doi.org/10.1134/S0001437020010257>
52. Zimina O. L. Finding the snow crab *Chionoecetes opilio* (O. Fabricius, 1788) (Decapoda: Majidae) in the Kara Sea. *Russian Journal of Marine Biology*, 2014, vol. 40, iss. 6, pp. 490–492. <https://doi.org/10.1134/S1063074014060224>

IMPACT OF THE RED KING CRAB AND THE SNOW CRAB ON THE BARENTS SEA MEGABENTHIC COMMUNITIES

D. Zakharov¹, I. Manushin², L. Jørgensen³, and N. Strelkova²

¹Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russian Federation

²Polar branch of VNIRO (“PINRO” named after N. M. Knipovich), Murmansk, Russian Federation

³Institute of Marine Research, Bergen, Norway

E-mail: zakharden@yandex.ru

The work is devoted to problems of mutual adaptation of two invasive commercial crab species, the red king crab *Paralithodes camtschaticus* and the snow crab *Chionoecetes opilio*, and the recipient ecosystem of the Barents Sea. Data on the distribution of megabenthic communities obtained for 2006–2020 are provided. The dynamics of invasive crab populations is analyzed, and related changes that occurred in the Barents Sea bottom communities during this period are studied. Mechanisms of the impact of crab species on bottom communities and prospects for their colonization of the Barents Sea are discussed. The research is based on the results of quantitative and taxonomic analysis of bycatch in 6,010 by-catches with a Campelen 1800 trawl performed in the Barents Sea in 2006–2020 during the joint Russian–Norwegian ecosystem survey on RV of the Polar branch of VNIRO and the Institute of Marine Research. The expansion of the range and increase in abundance of the red king crab since the early 1990s led to its colonization of the vast water area of the southern Barents Sea. In 2006–2010, this species dominated in megabenthic communities around the Murmansk Rise and Kaninskaya Bank. In 2016–2020, the red king crab spread north and east – up to the Kolguev Island and the southern slope of the Goose Bank. An increase in abundance of the snow crab resulted in its colonization of a huge area in the Barents Sea: from the Pechora Sea to the Franz Josef Land archipelago and from the Novaya Zemlya archipelago to the Spitsbergen archipelago. In 2006–2010, the snow crab abundance started to increase in the Novaya Zemlya archipelago area; there, it was a subdominant species in communities of soft sediments of the Goose Bank. In 2011–2015, the snow crab began to dominate in communities of the Goose and Novaya Zemlya banks and the northern Central Bank. At the same time, it continued to increase its role as a subdominant species in almost all megabenthic communities near the Novaya Zemlya archipelago. Later, in 2016–2020, this species dominated in benthic communities on the boundary with the Kara Sea between the Novaya Zemlya and Franz Josef Land archipelagos, on the slopes of the Novaya Zemlya Bank, near the Central Bank, and in the Southern Novaya Zemlya Trench. Its range increased and covered the area from the Franz Josef Land and Novaya Zemlya archipelagos to the Perseus Bank in the west and to the Pechora Sea in the south. As shown, under current climatic conditions, the red king crab will remain part of megabenthic communities in the southeastern Barents Sea. The snow crab will continue to migrate from the east to the western Barents Sea, up to the Spitsbergen archipelago, where similar benthic communities exist; in case of colder weather, its migration will occur faster. A scenario is possible in which shallow waters of the Spitsbergen archipelago will be a new reproductive center of the snow crab population in the Barents Sea, along with the current center near the Novaya Zemlya archipelago.

Keywords: Barents Sea, megabenthos, bottom communities, red king crab, *Paralithodes camtschaticus*, snow crab, *Chionoecetes opilio*

УДК 581.526.325(268.45.02)

ЛОКАЛИЗАЦИЯ ЦЕНТРОВ РАННЕВЕСЕННОГО ЦВЕТЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА В ПЕЛАГИАЛИ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2024 г. П. Р. Макаревич, В. В. Водопьянова, А. С. Булавина, П. С. Ващенко,
А. А. Намятов, И. А. Пастухов

Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск, Российская Федерация

E-mail: makarevich@mmbi.info

Поступила в редакцию 01.04.2022; после доработки 26.07.2022;
принята к публикации 09.10.2023; опубликована онлайн 22.03.2024.

«Атлантификация» Баренцева моря приводит к уменьшению площади ледяного покрова и увеличению периода открытой воды. Этот процесс влияет на всю пелагическую экосистему Баренцева моря, где основная часть годовой первичной продукции фитопланктона формируется во время весеннего цветения. Концентрация хлорофилла *a* отражает изменения биомассы фитопланктона и может служить показателем его продукционных характеристик. Весной 2021 г. на свободной ото льда акватории Баренцева моря были исследованы гидрологические характеристики водных масс и особенности распределения концентрации хлорофилла *a* и биогенных элементов. Этот год характеризовался отрицательными аномалиями ледовитости. Расположение и протяжённость зон повышенных (или пониженных) концентраций хлорофилла *a* согласовались с чередованием водных масс. Были выявлены разобщённые центры ранневесеннего цветения — в прибрежных водах на юго-востоке и юго-западе Баренцева моря. В конце марта — начале апреля максимальные концентрации хлорофилла *a* в прибрежных водах достигали значений около $1 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$. В это же время в баренцевоморских и арктических водах максимум концентраций не превышал $0,20 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$. Распределение биогенных элементов соответствовало таковому в зимний период, когда вертикальные градиенты этих параметров ещё не сформировались. Величины насыщения вод кислородом выше уровня 100 % (в разной степени на всей исследованной акватории) характеризовали активизацию процесса фотосинтеза в фитопланктонном сообществе. Анализ многолетних данных свидетельствует, что последующее активное весеннее цветение фитопланктона в годы с отрицательными аномалиями ледовитости наступало уже во второй-третьей декаде апреля в различных типах водных масс Баренцева моря — в арктических, атлантических и прибрежных водах (максимум концентраций хлорофилла *a* достигал $5,69 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ в арктических водах). В мае процесс весеннего цветения охватывал уже всю акваторию Баренцева моря и все типы водных масс (максимум концентраций хлорофилла *a* — $5,08\text{--}5,77 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$). В аномально холодные годы низкое положение ледовой кромки в марте — апреле ограничивало возможную область развития фитопланктона, а активная фаза его цветения (согласно спутниковым данным) наступала гораздо позже, в мае. «Атлантификация» Баренцева моря способствует распространению весеннего цветения фитопланктона на большей акватории, что может влиять на годовые продукционные показатели всей пелагиали.

Ключевые слова: хлорофилл *a*, весеннее цветение, водные массы, «атлантификация», Баренцево море

Изменение климата оказывает и, по прогнозам, будет продолжать оказывать значительное воздействие на морские экосистемы Арктики с последствиями на различных уровнях: пелагическом, бентическом и симпагическом. Наблюдаемое резкое потепление в арктическом бассейне,

которое началось в 1980-х гг. под влиянием глобальных климатических аномалий [Barber et al., 2008; Comiso, Hall, 2014], привело к изменениям климатических и гидрологических параметров Баренцева моря. В последнее время фиксируются увеличение объёма и повышение температуры атлантических вод, поступающих в Баренцево море, а также связанные с этим беспрецедентное сокращение морского льда и увеличение периода открытой воды [Алексеев, 2015; Boitsov et al., 2012; Zhichkin, 2015].

Термин «атлантификация» впервые был использован, чтобы охарактеризовать периодическую смену вертикальной структуры вод в центральной части Баренцева моря [Reigstad et al., 2002]. В дальнейшем это понятие было расширено на всё Баренцево море и определено как возрастание притока атлантических вод, приводящее к сокращению морского льда в море. В настоящее время термин применим уже ко всему бассейну Нансена. Усиление «атлантификации» Северного Ледовитого океана заключается в расширении зоны влияния атлантических вод на его гидрологический и ледовый режим [Аксенов, Иванов, 2018]. Баренцево море, являясь своеобразным теплообменником Северного Ледовитого океана, выделяет большую часть поступающего океанского тепла из Северной Атлантики. Связанный с этим теплообмен между воздухом и морем играет решающую роль как в регулировании климата, так и в определении глубинной циркуляции в Северном Ледовитом океане и за его пределами. Согласно прогнозам климатической модели, весьма вероятно, что охлаждающая роль Баренцева моря будет продолжать расширяться до Карского моря, а затем до Арктического бассейна в условиях потепления климата. В результате арктическая «атлантификация» в будущем станет усиливаться и смещаться к полюсу [Shu et al., 2021].

В настоящее время уровень знаний о том, как климат влияет на сроки начала весеннего цветения фитопланктона, его продолжительность и уровни количественного развития первичных продуцентов арктических вод, остаётся ограниченным. Предполагается, что сокращение площади морского льда в Северном Ледовитом океане приведёт к увеличению первичной продукции фитопланктона [Kahru et al., 2011; Wassmann, 2011]. Этому будут способствовать увеличение площади открытой воды, более продолжительный вегетационный период и дополнительный экспорт углерода в пелагиаль из атмосферы [Lewis et al., 2020]. Все эти факторы могут повлиять на фенологию цветения фитопланктона в Баренцевом море [Dong et al., 2020; Oziel et al., 2017]. Изменение сезонных границ морского льда, связанное с уменьшением ледяного покрова, в Баренцевом море уже привело к смещению весеннего и летнего цветения фитопланктона в северном и восточном направлениях [Oziel et al., 2017].

В арктической и субарктической зоне Мирового океана основная часть годовой первичной продукции формируется во время весеннего цветения фитопланктона; всё дальнейшее развитие экосистемы арктических морей в течение года определяется уровнем весеннего цветения. Под цветением фитопланктона понимают ежегодно повторяющееся повышение его общей биомассы. В северной части Баренцева моря начало этого процесса традиционно связывают с прикромочной ледовой зоной, в юго-восточной части — с районами мелководий и струями основных атлантических течений [Кузнецов, Шошина, 2003; Планктон морей Западной Арктики, 1997; Biological Atlas, 2022]. Начало цветения определяется совпадением ряда физических факторов: таяния льда, количества поступающего света, стратификации водной толщи, ветрового перемешивания, обеспеченности биогенными элементами и т. д. [Fujiwara et al., 2014; Park et al., 2015; Wang et al., 2018]. Цветение начинается, по данным разных авторов, в марте-апреле [Biological Atlas, 2022; Qu et al., 2006] или апреле-мае [Кузнецов, Шошина, 2003; Планктон морей Западной Арктики, 1997]. Основными, доминирующими видами являются представители арктических диатомовых водорослей неритического происхождения [Makarevich et al., 2012]. Весеннее цветение в Баренцевом море достигает своих максимальных значений в мае на всей свободной ото льда акватории, включая зону дрейфующих льдов, и затухает в летние месяцы, а отмеченные в ряде

случаев вспышки фитопланктона летом в прикромочной ледовой зоне носят вторичный, факкультативный характер [Кузнецов, Шошина, 2003; Biological Atlas, 2022; Wassmann et al., 2006]. Как правило, исследования *in situ* охватывают только небольшие участки моря (меридиональные или широтные разрезы), что не позволяет сделать выводы об остальной части акватории. Более полную картину можно найти в работах на основе спутниковых наблюдений. Однако для высоких широт получение спутниковых данных затруднено ввиду высокой облачности и связано со значительными их искажениями в результате осреднений.

В марте — апреле 2021 г. были проведены экспедиционные исследования на свободной ото льда акватории Баренцева моря. Целью работы являлось выявление центров ранневесеннего цветения фитопланктона. Для этого определяли концентрацию хлорофилла *a*, изменчивость которой в целом может отражать изменчивость биомассы фитопланктона и служить показателем общего обилия и продуктивности фитопланктонного сообщества.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работы были проведены в ходе рейса НИС «Дальние Зеленцы» в период с 10 марта по 12 апреля 2021 г. и охватили обширную часть акватории Баренцева моря, свободную ото льда. Было выполнено 9 разрезов в широтном и меридиональном направлении, включавших 52 гидрологические станции и 34 комплексные станции (рис. 1). Нумерация станций и разрезов — в соответствии с рейсовыми записями.

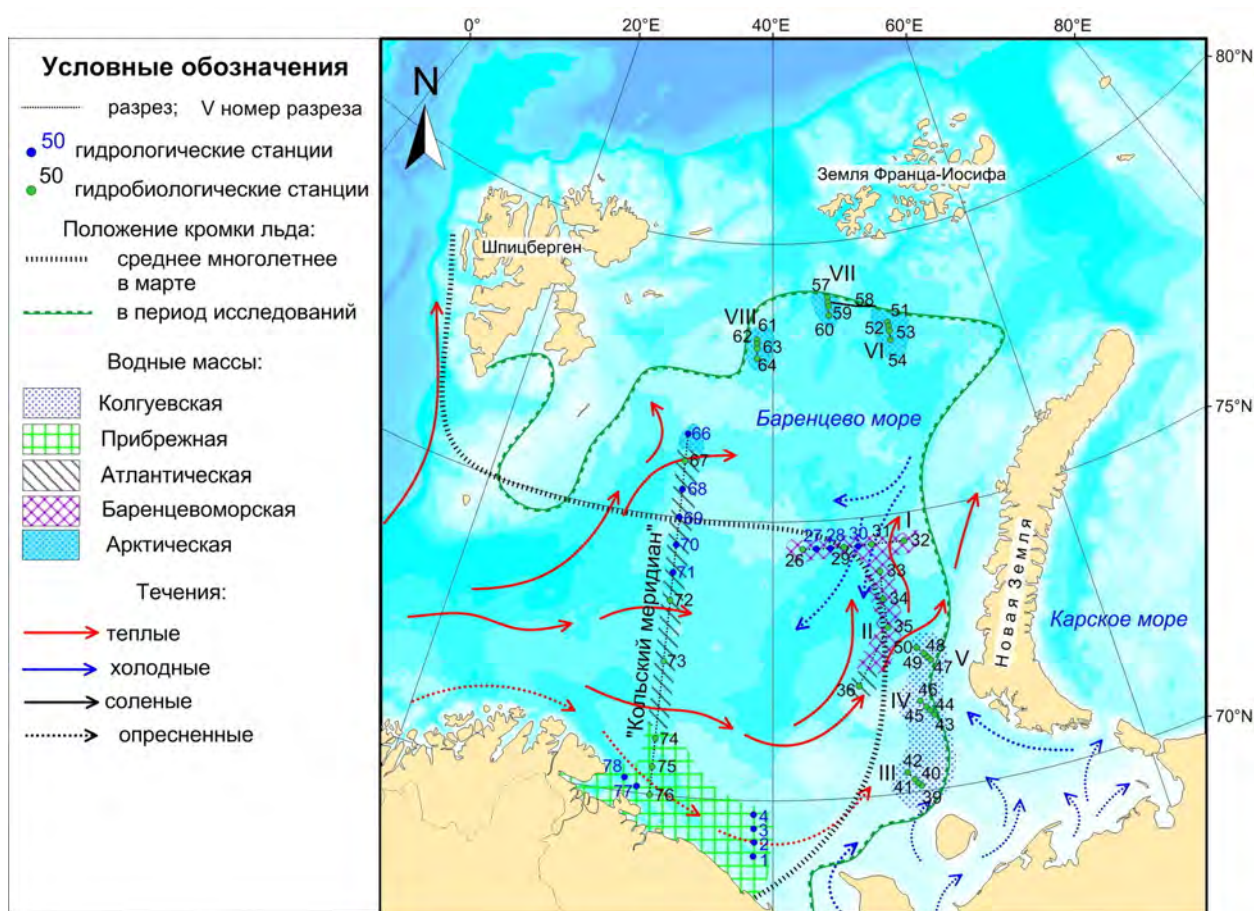


Рис. 1. Расположение станций и ледовые условия, Баренцево море, март — апрель 2021 г. Положение кромки льда по [EOSDIS Worldview, 2022; Johannessen et al., 2007]

Fig. 1. Location of stations and ice conditions, the Barents Sea, March–April 2021. The ice edge location according to [EOSDIS Worldview, 2022; Johannessen et al., 2007]

Для описания гидрологической структуры водных масс в районе исследований были использованы материалы рейсового отчёта [2021]. На 52 станциях был выполнен комплекс гидрологических работ. Температуру и солёность воды определяли с помощью STD-зонда SBE 19plus V2 SeaCAT (Sea-Bird Scientific, США). На основании полученных данных были построены изолинии температуры и солёности вдоль разрезов. Для выделения водных масс использован метод TS-анализа [Мамаев, 1987].

Отбор проб морской воды для последующего определения концентраций хлорофилла *a* (далее — Chl-*a*) ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) осуществляли на горизонтах 0, 25 и 50 м. Использовали батометры Нискина на 5 и 10 л (Hydro-Bios, Германия). Всего отобрано и обработано 114 проб. Мы придерживались методических рекомендаций [Aminot, Ray, 2000], основанных на классическом методе определения концентраций Chl-*a* ЮНЕСКО [Determination of Photosynthetic Pigments, 1966]. Отклонения от методики не допускались. Пробы воды объёмом 5 л для каждого горизонта фильтровали немедленно на вакуумной установке в судовой лаборатории. Использовали мембранные фильтры «Владипор» диаметром 47 мм и размером пор 0,6 мкм. После фильтрации фильтры, сложенные пополам осадком внутрь, хранили в морозильной камере в эксикаторе с силикагелем при температуре -20°C . Дальнейшую обработку образцов проводили в стационарной гидрохимической лаборатории. Осадок экстрагировали 90%-ным ацетоном. После гомогенизации проводили центрифугирование образцов при $8000 \text{ об} \cdot \text{мин}^{-1}$. Концентрацию Chl-*a* в экстракте определяли на спектрофотометре Nicolet Evolution 500 (Spectronic Unicam, Великобритания).

Для анализа пространственного распределения концентраций Chl-*a* по всей акватории моря привлекали данные спутникового дистанционного зондирования. Использовали дешифрованные снимки NASA [Ocean Color NASA, 2022]. К анализу привлекали суточные и осреднённые (за месяц) данные. Использовали Level-3 CHL со спутников SeaWiFS (материал за 1998 г.) и MODIS-Aqua (материал за 2021 г.). Данные с сайта NASA импортировали в ГИС-приложение ArcMAP и формировали растровые изображения пространственного распределения Chl-*a* за определённый период.

Для гидрохимических исследований образцы морской воды были отобраны на горизонтах 0, 10, 25, 50 и 100 м и в придонном слое. Концентрации растворённого кислорода (O_2) ($\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$) определяли с помощью анализатора кислорода МАРК-303 (ВЗОР, Россия). Показатель кислотно-щелочного равновесия (рН) измеряли в нефiltroванных пробах воды на иономере И-500 («Аквилон», Россия) с приведением к значению *in situ*. Неорганический растворённый фосфор (P-PO_4) определяли методом Мёрфи и Райли, растворённый кремний (Si-SiO_3) — методом Королёва, нитриты (N-NO_2) и нитратный азот (N-NO_3) — методом Бендшнайдера и Робинсона [Руководство по химическому анализу, 2003; Chemical Methods, 1983; Methods of Seawater Analysis, 1999]. Показатели измеряли на спектрофотометре ПЭ-5300ВИ («Экротхим», Россия).

При анализе данных использовали значения содержания атлантических (fa, %) и речных (fr, %) вод, а также вод, трансформированных в результате ледообразования/ледотаяния (fi, %). Эти величины получены расчётным путём по представленным в работе А. А. Намятова [2021a] зависимостям.

Эти зависимости получены при анализе 2200 результатов параллельных определений солёности и изотопного параметра $\delta^{18}\text{O}$ в период с 1978 по 2014 г. в Баренцевом море разными авторами, в различные времена года и на различных горизонтах. Обоснование возможности использования данных зависимостей за пределами имеющегося ряда наблюдений солёность — $\delta^{18}\text{O}$ рассмотрено А. А. Намятовым [2021b].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Водные массы на выполненных разрезах. Баренцевоморская водная масса. Разрезы I и II были выполнены 21–26 марта в районе Центральной котловины Баренцева моря. Поверхность воды в этом районе не охлаждается зимой так сильно, как в юго-восточной части моря, благодаря действию тёплых атлантических течений. На станциях разреза I водная толща была хорошо перемешана от поверхности до дна и занята баренцевоморскими водами, которые имели температуру 0...–0,5 °C и солёность 34,72–34,83 PSU (рис. 2).

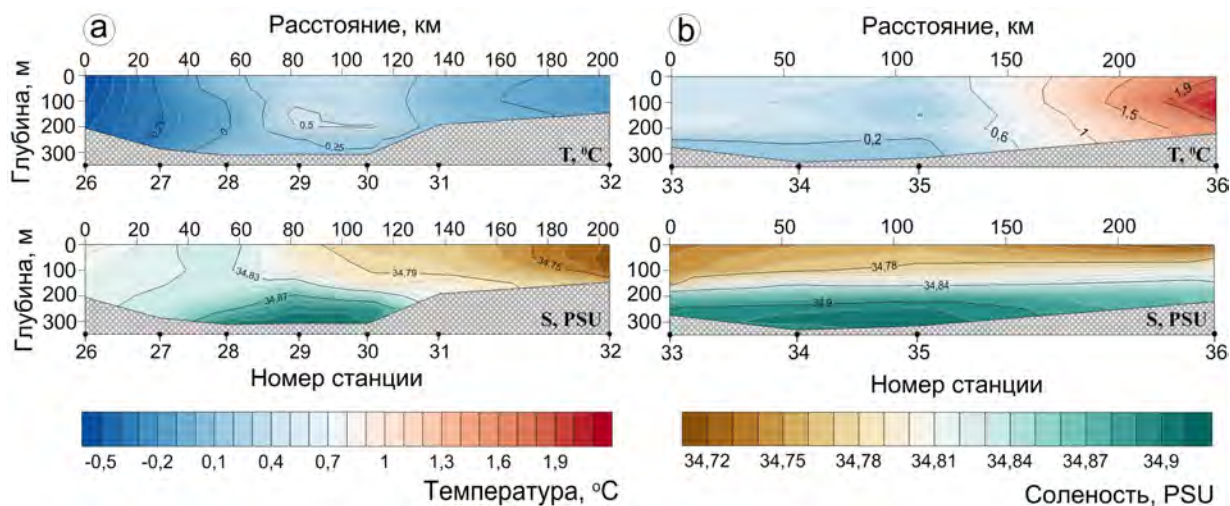


Рис. 2. Температура (T, °C) и солёность (S, PSU) на разрезах: а — разрез I; б — разрез II

Fig. 2. Temperature (T, °C) and salinity (S, PSU) at the transects: a, transect I; b, transect II

В наиболее глубоководной части разреза (ст. 28–30) на глубинах более 150 м ощущалось влияние атлантических течений, выраженное незначительным повышением температуры (до +0,5 °C) и солёности (до 34,91 PSU). На ст. 33–35 разреза II перемешанный слой воды распространялся до глубины 100–150 м. Его характеристики температуры и солёности соответствовали баренцевоморским. Под перемешанным слоем температура несколько снижалась, а солёность возрастала. На ст. 36 на глубине около 100 м обнаруживалась тёплая (+2,2 °C) струя трансформированных атлантических вод Новоземельского течения, сохранивших свою идентичность только в поле температур (не в поле солёностей).

На ст. 32 разреза I, наиболее приближенной к кромке льда, зарегистрировано максимальное значение насыщенности воды растворённым кислородом — 102 %. Величина в более западной части разреза не превышала 100 %.

Колгуевская водная масса. Съёмка с высоким пространственным разрешением (расстояние между станциями от 5 до 10 морских миль) была проведена вблизи кромки льда в северной и юго-восточной частях моря. Разрезы III, IV и V располагались в юго-восточной части Баренцева моря. В эту часть с Беломорским течением поступает вода из Белого моря с солёностью около 33 PSU. Наибольшая солёность в данном районе наблюдается в период с ноября по февраль. Понижение солёности, связанное с поступлением опреснённых вод из Белого моря, начинается уже в марте и затрагивает не только поверхностный слой, но и промежуточный и даже придонный [Ожигин и др., 2016]. В течение зимних месяцев свободная ото льда акватория Баренцева моря интенсивно охлаждается. Под действием конвективного и ветрового перемешивания в этот период образуется относительно однородный по температуре и солёности слой толщиной 100–150 м. В мелководных районах моря перемешивание может достигать дна. Структура водной толщи усложняется весной в связи с началом таяния льда. Работы здесь были

выполнены 27–29 марта, когда весеннее таяние льда ещё не началось. На разрезах III и IV температура и солёность с глубиной монотонно росли. Температура поверхности воды составляла $-1,8 \dots -1$ °C, у дна была близка к 0 °C, а на некоторых станциях достигала положительных значений (рис. 3).

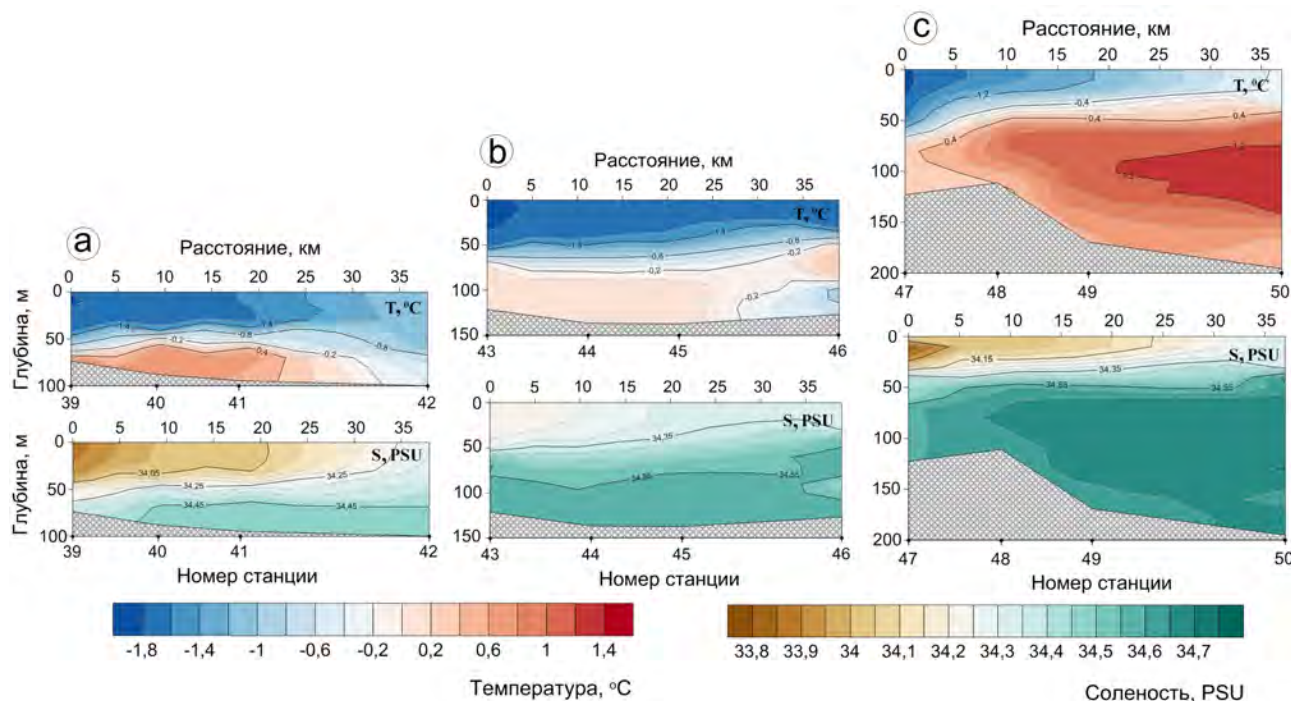


Рис. 3. Температура (T, °C) и солёность (S, PSU) на разрезах: а — разрез III; б — разрез IV; с — разрез V

Fig. 3. Temperature (T, °C) and salinity (S, PSU) at the transects: a, transect III; b, transect IV; c, transect V

Минимальное значение солёности на поверхности составляло 33,9 PSU. Максимальное было зафиксировано у дна — 34,6 PSU. На разрезе V (ст. 49 и 50) на глубине 100 м была обнаружена струя тёплых вод ($+1,4$ °C) с солёностью 34,7 PSU. Эти станции приурочены к Северо-Новоземельскому жёлобу, являющемуся одним из путей распространения трансформированных атлантических вод Новоземельского течения. В общем виде станции разрезов III, IV и V могут быть отнесены к колгуевской структуре водных масс. В районе этих разрезов характеристики и структура водной толщи определяются преимущественно поступлением опреснённых вод из Белого моря, большим объёмом речного стока в юго-восточную часть Баренцева моря и интенсивным перемешиванием вод до дна в осенне-зимний период.

Восточные станции этих разрезов были выполнены в непосредственной близости от кромки льда. На данных станциях величины насыщенности вод растворённым кислородом были ниже 100 %. Однако при удалении от кромки на северо-запад было зарегистрировано превышение пороговой величины в 100 %, что указывает на положение первых весенних очагов активизации процесса фотосинтеза. На более южном разрезе III эта область приурочена к поверхностному слою ст. 42 (101 %), а на более северных разрезах IV и V область с наибольшими значениями данной величины была расположена в слое 40–60 м. Максимумы составляли 101 и 104 % соответственно. Распределение остальных биогенных элементов по разрезам было пятнообразным.

Арктическая водная масса. Разрезы VI, VII и VIII были выполнены 31 марта — 3 апреля в северной части моря вблизи ледовой кромки; талый слой в период исследований отсутствовал. На разрезах VI и VII вся водная толща была занята водой арктического происхождения.

Температура и солёность увеличивались с глубиной, у дна достигали $-0,8^{\circ}\text{C}$ и 34,82 PSU соответственно (рис. 4). На разрезе VIII также преобладали арктические воды, однако на ст. 61 и 64 у дна ощущалось влияние атлантических вод. Температура достигала положительных значений ($+0,5^{\circ}\text{C}$). В этом районе существует сложная система течений, способных приносить как атлантические воды с западной границы Баренцева моря, так и сильно трансформированные атлантические воды, прошедшие через Арктический бассейн.

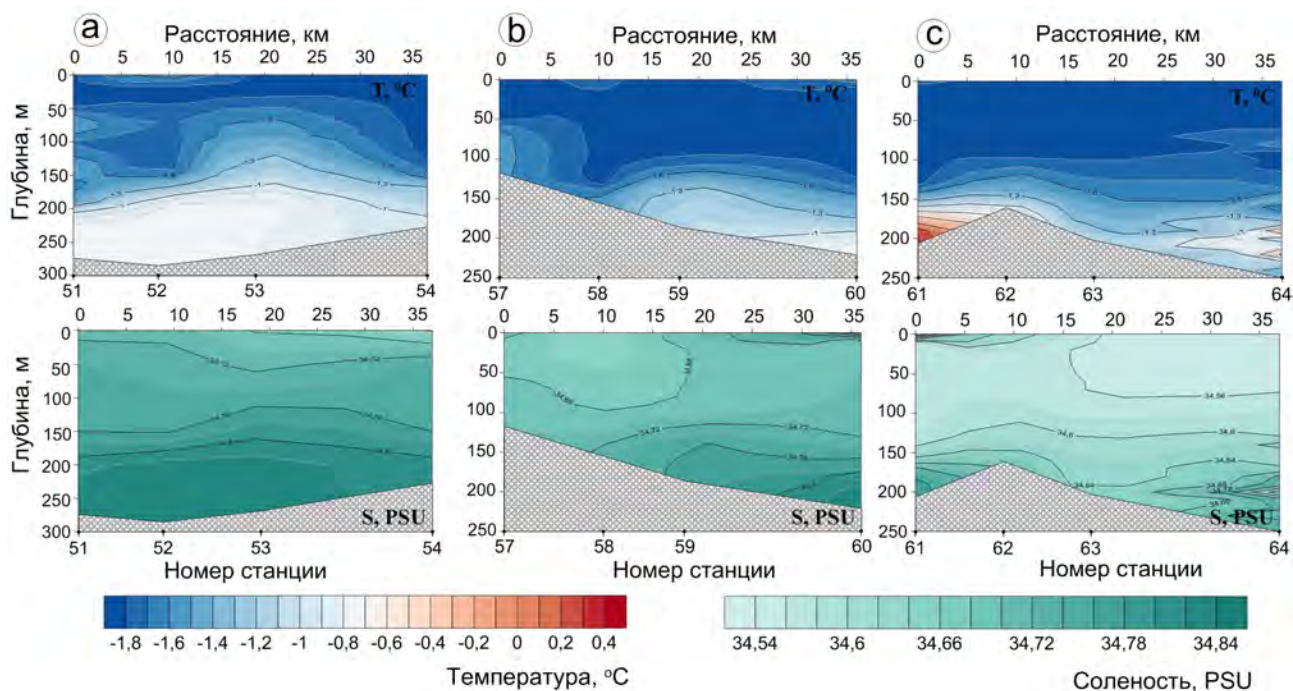


Рис. 4. Температура (T, °C) и солёность (S, PSU) на разрезах: а — разрез VI; б — разрез VII; с — разрез VIII

Fig. 4. Temperature (T, °C) and salinity (S, PSU) at the transects: a, transect VI; b, transect VII; c, transect VIII

Превышение насыщения воды кислородом фиксировали в поверхностном слое на протяжении почти всего разреза VIII, являющегося наиболее западным в этой группе разрезов. В поверхностном слое южной его части величина насыщения кислородом достигала 105 % (ст. 64), а превышение порогового значения в 100 % в поверхностном слое было отмечено фактически на протяжении всего разреза. В поверхностном слое других, более восточных разрезов в этой водной массе величины насыщения кислородом были менее 100 %: значения составляли 98–99 %.

Атлантическая и прибрежная водные массы. Работы на стандартном океанографическом разрезе «Кольский меридиан» были выполнены 8–12 апреля. Разрез располагался на пути распространения тёплых вод Нордкапского течения и опреснённых вод Мурманского прибрежного течения. В южной части разреза (ст. 74–76) понижение солёности (до 34,44–34,65 PSU) обусловлено пресноводным стоком рек Северной Норвегии и Кольского полуострова, переносимым Норвежским и Мурманским течениями (рис. 5). Граница распространения опреснённых прибрежных вод определялась на поверхности моря между ст. 74 и 73. В центральной части разреза (ст. 67–73) определялись атлантические воды высокой солёности (34,95 PSU). На ст. 66 основная водная толща была занята арктическими водами, имеющими отрицательную температуру ($-1,2^{\circ}\text{C}$) и пониженную солёность (34,44 PSU). У дна на ст. 66 определялся слой более тёплой ($+0,8^{\circ}\text{C}$) и более солёной (34,84 PSU) трансформированной атлантической воды.

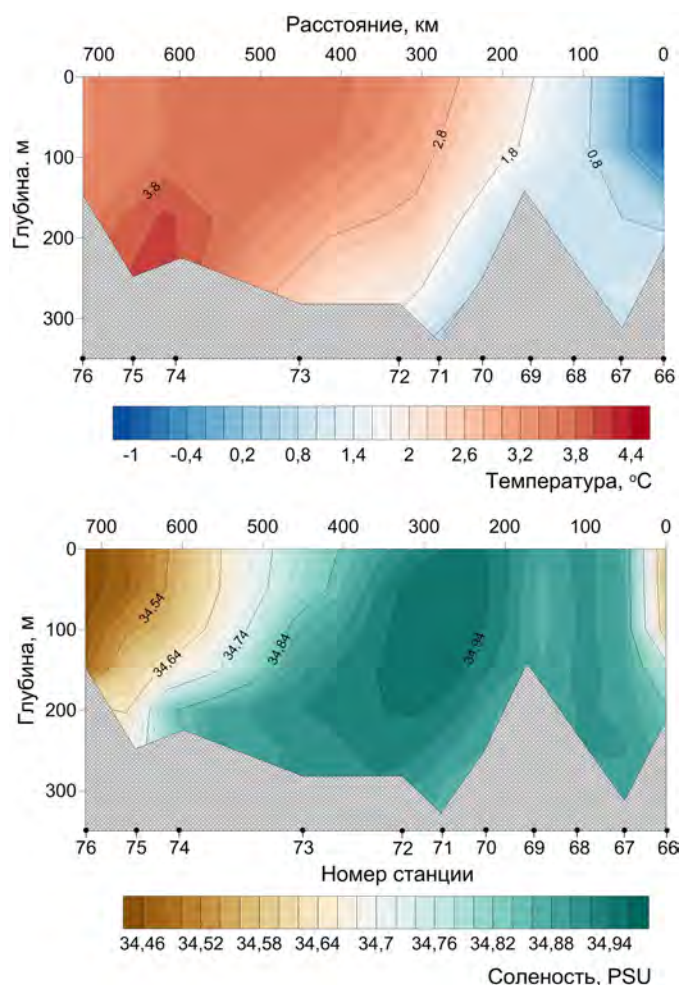


Рис. 5. Температура (T, °C) и солёность (S, PSU) на разрезе «Кольский меридиан»

Fig. 5. Temperature (T, °C) and salinity (S, PSU) at transect “Kola Meridian”

На этом разрезе, в отличие от других, в поверхностном слое от южных до северных станций насыщение вод растворённым кислородом превышало 100 %. В поверхностном слое атлантических вод величина изменялась от 100 до 102 %; значение резко возросло до 108 % в холодных арктических водах в северной части разреза.

Гидрохимические показатели водных масс. Все водные массы Баренцева моря состоят из трёх базовых вод — атлантических, речных и трансформированных в результате ледообразования/ледотаяния [Namyatov, 2021a]. Изменение соотношения этих вод в течение года в результате их адвекции из других акваторий и в результате вертикального перемешивания может значительно влиять на характер годового цикла изменчивости исследуемого элемента. В табл. 1 представлены средние значения и среднеквадратичные отклонения концентраций рассматриваемых биогенных элементов, величин температуры и солёности, а также значения содержания атлантических (fa, %), речных (fr, %) и талых вод (fi, %) в описанных нами водных массах в марте — апреле 2021 г.

Общей чертой распределения биогенных элементов ($P-PO_4$, $N-NO_3$ и $Si-SiO_3$) на всех выполненных разрезах является их соответствие зимнему типу, когда вертикальные градиенты этих параметров ещё не сформировались. Придонные слои характеризовались наименьшими величинами насыщенности воды растворённым кислородом (до 94 %) и повышенными концентрациями минеральных форм фосфора, азота и кремния.

Таблица 1. Средние значения и среднеквадратичные отклонения величин температуры (T, °C) и солёности (S, PSU), концентраций биогенных элементов, а также значения содержания атлантических (fa, %), речных (fr, %) и талых вод (fi, %) в слое 0–10 м, март — апрель 2021 г.

Table 1. Mean values and standard deviations of temperature (T, °C) and salinity (S, PSU), concentrations of nutrients, and the values of the content of Atlantic waters (fa, %), river waters (fr, %), and meltwater (fi, %) in the 0–10-m layer, March–April 2021

Водная масса	Кол		Бар		Арк		Атл	Пр
	a	b	a	b	a	b	b	b
№ ст.	39, 43, 47	40–42, 44, 46, 48–50	32	26, 29, 31	51, 57, 61, 66	52–54, 58–60, 62–64	67–73	74–76
T, °C	–1,82 ± 0,02	–1,40 ± 0,46	–0,19	–0,07 ± 0,42	–1,64 ± 0,31	–1,82 ± 0,06	2,16 ± 1,30	3,54 ± 0,05
S, PSU	34,00 ± 0,18	34,18 ± 0,14	34,72	34,8 ± 0,01	34,67 ± 0,09	34,65 ± 0,08	34,91 ± 0,04	34,49 ± 0,05
fa, %	97,0	97,5	99,1	99,2	98,9	98,8	99,6	98,4
fa, min–max, %	96,4–97,5	97,0–97,9		99,2–99,3	98,6–99,4	98,4–99,5	99,3–99,7	98,2–98,6
fr, %	2,55	2,09	0,69	0,53	0,84	0,90	0,24	1,29
fr, min–max, %	2,04–3,09	1,71–2,54		0,51–0,58	0,41–1,10	0,31–1,67	0,34–3,89	1,13–1,40
fi, %	0,49	0,43	0,23	0,21	0,26	0,29	0,16	0,33
fi, min–max, %	0,43–0,55	0,39–0,49		0,21–0,22	0,19–0,30	0,17–0,31	0,14–0,21	0,30–0,34
O ₂ , мл·л ^{–1}	8,32 ± 0,12	8,42 ± 0,09	8,16	8,02 ± 0,08	8,48 ± 0,32	8,40 ± 0,19	7,84 ± 0,42	7,42 ± 0,04
O ₂ , min–max, %	97,7–100,6	98,3–107,5	99,3–101,9	100,4	97,3–108,1	105,1	98,2–108,9	99,7–101,5
P-PO ₄ , µM	0,36 ± 0,11	0,35 ± 0,09	0,59	0,50 ± 0,10	0,53 ± 0,08	0,47 ± 0,12	0,50 ± 0,10	0,44 ± 0,10
N-NO ₃ , µM	4,61 ± 1,20	5,33 ± 0,87	7,53	8,57 ± 0,33	7,18 ± 1,58	7,14 ± 0,67	10,7 ± 0,74	7,19 ± 0,61
Si-SiO ₃ , µM	2,67 ± 0,52	1,93 ± 0,75	2,40	1,88 ± 0,41	1,95 ± 0,31	1,55 ± 0,54	3,16 ± 0,87	2,14 ± 0,33

Примечание: Кол — колгуевская водная масса; Бар — баренцевоморская водная масса; Арк — арктическая водная масса; Атл — атлантическая водная масса; Пр — прибрежная водная масса; а — станции, ближайшие к кромке льда; b — станции, расположенные на открытой воде.

Note: Кол, Kolguyev water mass; Бар, Barents Sea water mass; Арк, Arctic water mass; Атл, Atlantic water mass; Пр, coastal water mass; a, stations closest to the ice edge; b, stations located in open water.

Концентрация хлорофилла *a* на выполненных разрезах. На разрезах I и II (баренцевоморские воды) концентрации Chl-*a* составили в поверхностном слое ($0,11 \pm 0,05$) и ($0,13 \pm 0,02$) мг·м^{–3} соответственно; на глубине 25 м — ($0,15 \pm 0,04$) и ($0,16 \pm 0,01$) мг·м^{–3} соответственно; на глубине 50 м абсолютные значения были сопоставимы с таковыми поверхностного слоя (рис. 6а, б). Единственная станция разреза II, расположенная в атлантических водах (ст. 36), по концентрациям Chl-*a* не отличалась от остальных станций, выполненных в баренцевоморских водах.

Разрезы III, IV и V (рис. 6d, e, f), выполненные на юго-востоке моря, находились под влиянием колгуевской водной массы. На станциях разреза III вблизи кромки льда (ст. 39 и 40) концентрации Chl-*a* в среднем составили ($0,23 \pm 0,04$) мг·м^{–3} (0 м), ($0,18 \pm 0,09$) мг·м^{–3} (25 м) и ($0,22 \pm 0,03$) мг·м^{–3} (50 м) (рис. 6d). На ст. 41 и 42 содержание Chl-*a* значительно

увеличилось — до $1,14 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (0 м); средние показатели здесь были наиболее высокими для всей колгуевской водной массы — $(0,96 \pm 0,28) \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (0 м), $(0,87 \pm 0,27) \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (25 м) и $(0,60 \pm 0,40) \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (50 м) (рис. 6d). Ст. 41 и 42 характеризовались незначительным увеличением температуры воды на поверхности по сравнению с таковой на ст. 39 и 40. Возможно, ст. 41 и 42 испытывали влияние прибрежных вод Кольского полуострова, переносимых Мурманским течением (см. рис. 1). Таким образом, существует вероятность адвекции фитопланктона прибрежных вод Кольского полуострова в район ст. 41 и 42. Это могло способствовать более раннему началу цветения здесь, чем на остальных станциях в юго-восточной части Баренцева моря. На разрезе IV (рис. 6e) отмечено снижение содержания Chl-*a*; при этом концентрации в слое 0–50 м изменялись незначительно, составляя $(0,36 \pm 0,13) \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (0 м), $(0,32 \pm 0,10) \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (25 м) и $(0,26 \pm 0,11) \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (50 м). На разрезе V (рис. 6f) более высокие концентрации Chl-*a* были сосредоточены в поверхностном слое, $(0,52 \pm 0,05) \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, и на 25-метровой глубине, $(0,54 \pm 0,10) \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$; на глубине 50 м значение снижалось до $(0,19 \pm 0,03) \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$.

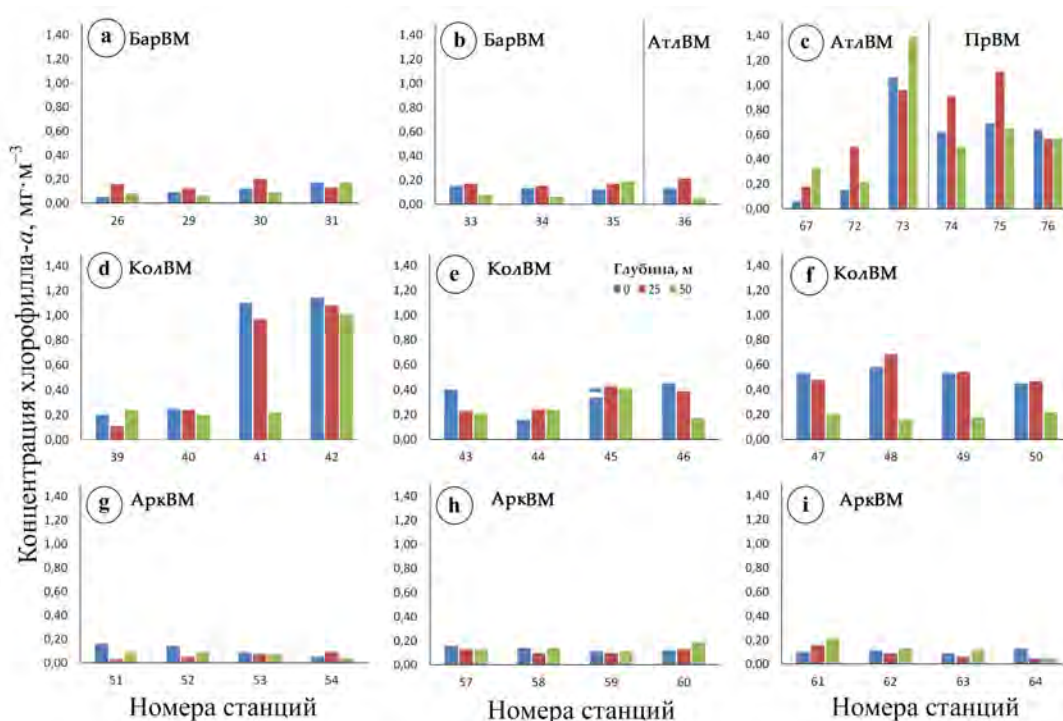


Рис. 6. Концентрация хлорофилла *a* ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) на разрезах: а — разрез I; б — разрез II; в — разрез «Кольский меридиан»; д — разрез III; е — разрез IV; ф — разрез V; г — разрез VI; h — разрез VII; i — разрез VIII (БарВМ — баренцевоморские воды; КолВМ — колгуевские воды; АтлВМ — атлантические воды; АркВМ — арктические воды; ПрВМ — прибрежные воды)

Fig. 6. Chlorophyll *a* concentrations ($\text{mg} \cdot \text{м}^{-3}$) at the transects: a, transect I; b, transect II; c, transect «Kola Meridian»; d, transect III; e, transect IV; f, transect V; g, transect VI; h, transect VII; i, transect VIII (БарВМ, Barents Sea waters; КолВМ, Kolguev waters; АтлВМ, Atlantic waters; АркВМ, Arctic waters; ПрВМ, coastal waters)

Прикромочные разрезы VI, VII и VIII были выполнены на севере акватории, в арктической водной массе. Низкие концентрации Chl-*a*, не более $(0,13 \pm 0,02) \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, были распределены относительно равномерно как в толще воды, так и между станциями всех трёх разрезов (рис. 6g, h, i).

Наиболее протяжённый разрез — «Кольский меридиан» (рис. 6c) — включал станции, выполненные в различных водных массах. Ст. 74–76 находились в прибрежных водах. Средние значения концентрации Chl-*a* были достаточно высокими во всём слое 0–50 м — $(0,65 \pm 0,04) \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (0 м), $(0,86 \pm 0,28) \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (25 м) и $(0,57 \pm 0,08) \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (50 м). Максимальное

содержание Chl-*a* отмечено на горизонте 25 м для ст. 74 и 75: значения составили 0,91 и 1,11 мг·м⁻³ соответственно. Ст. 67, 72 и 73 были выполнены в атлантических водах. При этом на ст. 73 концентрации Chl-*a* были высокими — максимум 1,39 мг·м⁻³ (50 м). Обращает на себя внимание близость данной станции к области распространения прибрежных вод. Термохалинные характеристики водной толщи здесь больше соответствовали таковым атлантической воды, чем прибрежной. Однако солёностный фронт на поверхности моря проходил между ст. 74 и 73, а температурный — между ст. 73 и 72. Таким образом, ст. 73 оказалась в области интенсивного взаимодействия двух типов вод. В атлантических водах мы не обнаружили высоких концентраций Chl-*a*. Это позволяет предполагать, что причина его более высоких концентраций на ст. 73 кроется в развитии фитопланктона, поступающего из прибрежных вод. На ст. 67 и 72, расположенных в атлантических водах за пределами фронтальной зоны, средние значения концентрации Chl-*a* были низкими — не более (0,34 ± 0,23) мг·м⁻³ (25 м).

По данным нашего исследования, в конце марта — начале апреля 2021 г. пространственное распределение концентраций Chl-*a*, их абсолютные и средние значения существенно различались в разных по происхождению водах Баренцева моря (рис. 7). Как и в предыдущих исследованиях [Makarevich et al., 2021, 2022], линейной зависимости между изменениями концентраций Chl-*a* и температурными или солёностными характеристиками воды не наблюдалось. Динамика концентрации Chl-*a*, по-видимому, связана не с термохалинными характеристиками водных масс, а с их происхождением и путями миграции. Концентрации Chl-*a*, осреднённые для слоя 0–50 м, распределялись в пределах каждой из выделенных водных масс достаточно равномерно, за исключением таковых на ст. 41, 42 и 73 (рис. 7). Вероятнее всего, ст. 41 и 42 (колгуевские воды) испытывали влияние мурманских прибрежных вод.

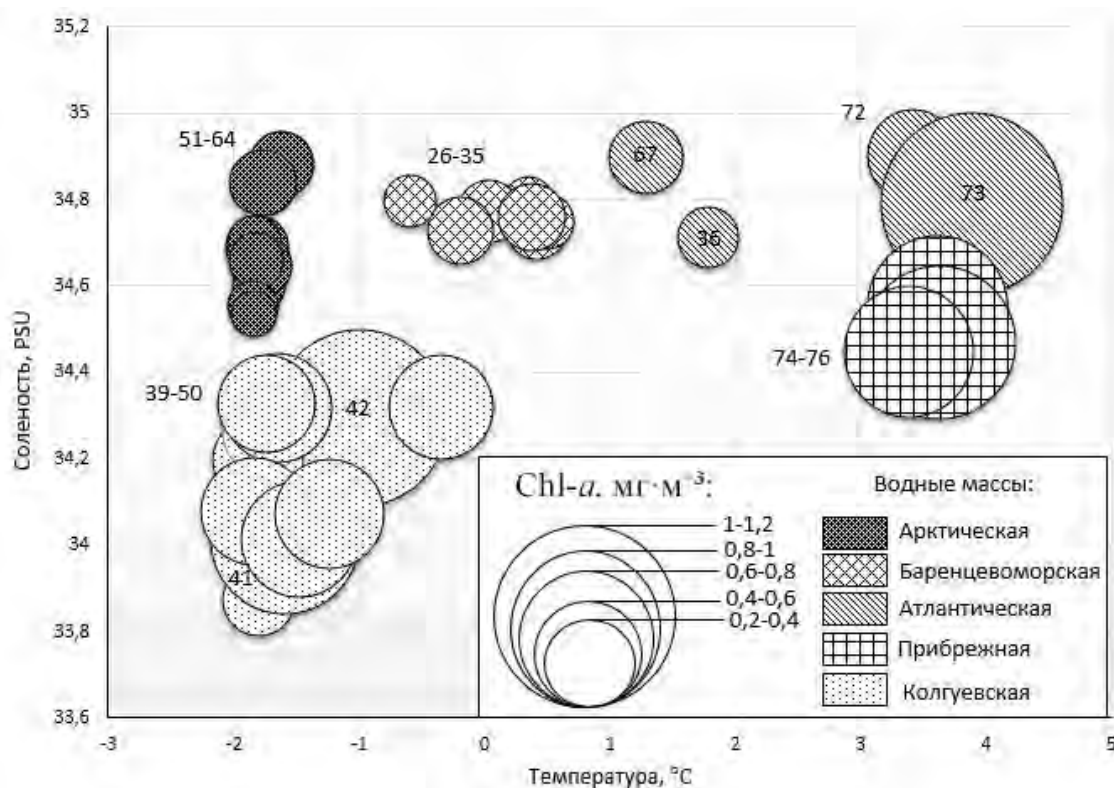


Рис. 7. Концентрации хлорофилла *a* (Chl-*a*, мг·м⁻³), осреднённые для горизонта 0–50 м, в области TS-диаграммы

Fig. 7. Concentrations of chlorophyll *a* (Chl-*a*, mg·m⁻³) averaged for a seawater horizon of 0–50 m on a TS diagram

ОБСУЖДЕНИЕ

Начало весенней вегетации фитопланктона в незамерзающих частях Баренцева моря приходится на конец марта — начало апреля и приурочено в первую очередь к мелководным районам юго-восточной части баренцевоморской акватории и к водам вблизи кромки льда [Biological Atlas, 2022]. Весенний максимум развития фитопланктона формируется в основном за счёт ранневесенних аркто-бореальных неритических диатомовых водорослей [Makarevich et al., 2012].

Цветение фитопланктона в Баренцевом море очень чувствительно к сезонным и межгодовым изменениям площади морского льда, к распределению водных масс и океанических фронтов [Oziel et al., 2017]. Основными экологическими факторами, контролирующими баренцевоморское весеннее цветение фитопланктона, являются быстро увеличивающаяся суточная суммарная освещённость, наличие максимальных концентраций питательных веществ в пелагиали, вертикальное перемешивание, положение полярного фронта и границы ледяного покрова [Kogeler, Rey, 1999; Signorini, McClain, 2009]. Дополнительный механизм, запускающий весеннее цветение на акваториях в районах таяния морского льда вдоль ледовой кромки Баренцева моря, — талые воды [Dong et al., 2020; Oziel et al., 2017]. В мелководных районах Баренцева моря важным регулирующим фактором начала весеннего цветения является вынос спор и клеток фитопланктона из донных отложений, а наличие процессов вертикального перемешивания толщи воды может способствовать цветению микроводорослей в фотическом слое пелагиали [Eilertsen et al., 1993]. Весеннее цветение — это ежегодное и кратковременное повышение биомассы фитопланктона и его численности. В открытой части Баренцева моря регистрируют один весенний максимум развития фитопланктона. В начале весеннего цветения концентрации Chl-*a* в Баренцевом море сперва достигают значений порядка $0,5 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, а затем резко повышаются. Они могут составлять $6\text{--}14 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ [Makarevich et al., 2022; Reigstad et al., 2002]. Максимум цветения непродолжителен, и после него происходит быстрое снижение показателей продуктивности сообществ пелагических микроводорослей. Мощное (стремительное) цветение микроводорослей приводит к быстрому падению запасов питательных веществ в верхних слоях пелагиали, а наличие резкой стратификации препятствует пополнению этого запаса из нижележащих слоёв [Кузнецов, Шошина, 2003].

По данным многолетних наблюдений, самый ледовитый месяц для Баренцева моря — март. Обычно в марте льдом покрыта вся восточная часть моря. В западной его части льды распространяются на юг вплоть до 75° с. ш. До середины апреля продолжается увеличение площади льда, затем начинается постепенное отступление кромки льда на север и восток. В мае ото льда освобождается вся центральная часть моря, а в конце июня и начале июля — Печорское море и побережье архипелага Новая Земля [Johannessen et al., 2007]. Сезонное положение кромки льда в разные годы может существенно отличаться от среднего многолетнего. В аномально холодные годы, последним из которых был 1998 г., в период своего максимального развития лёд занимал значительно бóльшую площадь и дольше задерживался на акватории моря. В такие годы его юго-восточная часть была полностью или частично покрыта льдом вплоть до середины июля. Согласно данным дистанционного спутникового мониторинга, низкие концентрации Chl-*a* в марте — апреле аномально холодного 1998 г. исключали стадию весеннего цветения в сукцессионном цикле фитопланктона. Только в мае были зарегистрированы максимальные концентрации Chl-*a* и активное развитие фитопланктона на всей акватории Баренцева моря, свободной ото льда (рис. 8). В аномально тёплые годы уже в конце мая побережье Новой Земли и Печорское море могут быть полностью свободны ото льда. Как в тёплые годы, так и в холодные на протяжении всего года свободна ото льда юго-западная часть Баренцева моря. В 2021 г. были отмечены отрицательные аномалии ледовитости Баренцева моря. В мае 2021 г. начало освобождаться ото льда

Печорское море, а прибрежные воды Новой Земли к середине мая были уже полностью свободны ото льда. Данные дистанционного спутникового мониторинга концентраций Chl-*a* за 2021 г. указывают на то, что в этом году, в отличие от аномально холодного года, уже в апреле было зафиксировано активное развитие фитопланктона в юго-восточной части Баренцева моря и на отдельных участках остальной акватории. В мае процесс развития фитопланктона распространился в центральном и северном направлениях, охватив практически всю акваторию моря (рис. 8).

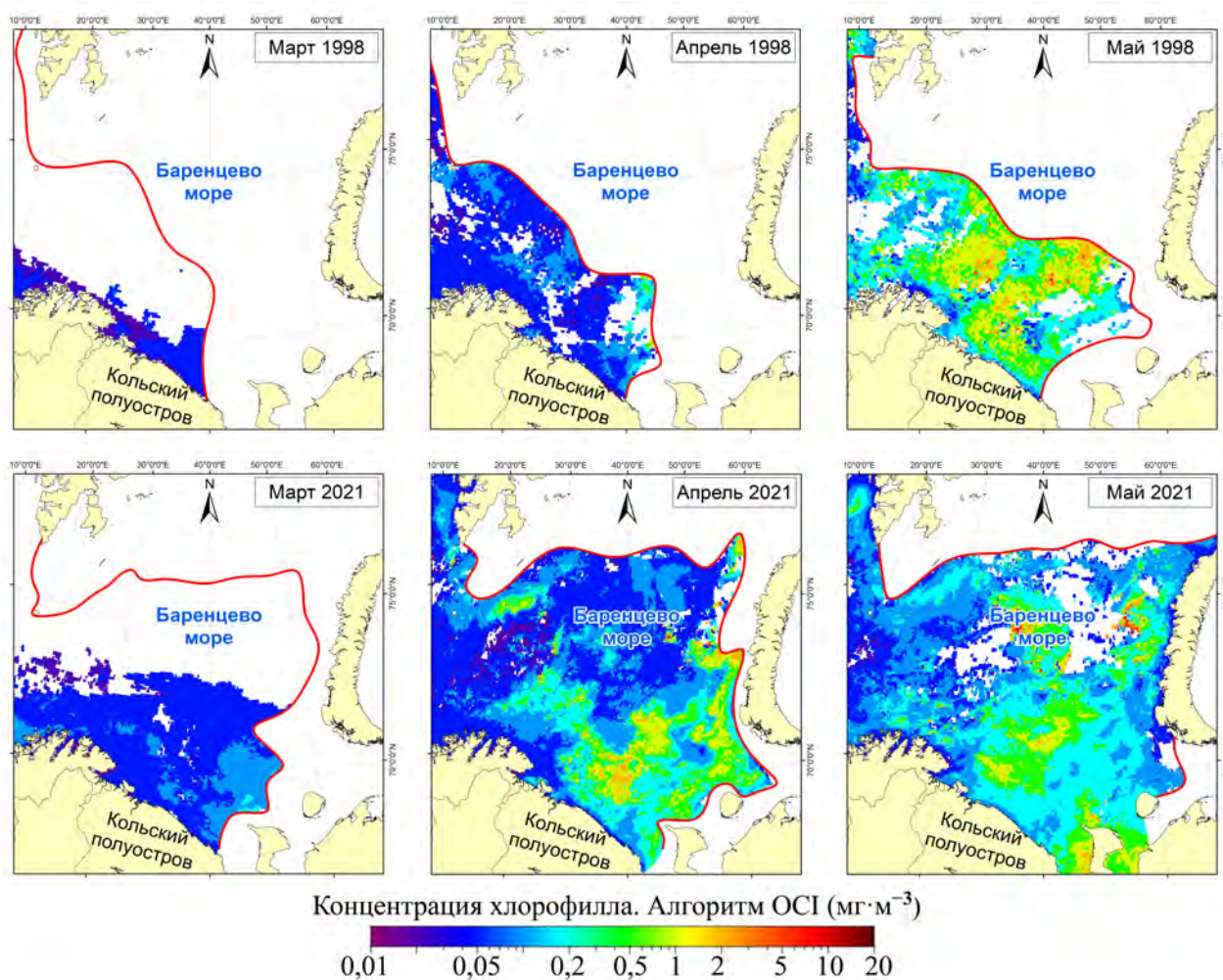


Рис. 8. Осреднённые за месяц концентрации хлорофилла *a* ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$), рассчитанные по спутниковым данным [Ocean Color NASA, 2022]. Красная линия — среднее положение кромки льда за месяц по данным [EOSDIS Worldview, 2022; Johannessen et al., 2007]

Fig. 8. Monthly averaged chlorophyll *a* concentrations ($\text{mg} \cdot \text{м}^{-3}$) according to satellite data [Ocean Color NASA, 2022]. The red line is the average position of the ice edge for the month according to [EOSDIS Worldview, 2022; Johannessen et al., 2007]

Многолетние наблюдения *in situ* за особенностями распределения концентраций Chl-*a* в различных по происхождению типах вод Баренцева моря позволяют систематизировать эти данные для тёплых лет. На рис. 9 представлены осреднённые данные концентраций Chl-*a* в различных водных массах (слой 0–50 м) Баренцева моря в весенний период — в марте 2021 г., апреле 2016, 2018, 2019 [Makarevich et al., 2022] и 2021 гг., мае 2016 и 2018 гг. [Makarevich et al., 2021, 2022] и июле 2017 г. [Vodopianova et al., 2019]. Отметим, что 2016, 2017, 2018 и 2019 гг. характеризовались отрицательными аномалиями ледовитости и сопоставимы с 2021 г.

По нашим данным, в годы с отрицательными аномалиями ледовитости уже в третьей декаде марта — первой декаде апреля можно наблюдать начало весеннего цветения. Обширная акватория, свободная ото льда, способствует развитию этого процесса в нескольких разобъённых районах — на юго-западе и юго-востоке моря. Места локализации повышенных концентраций Chl-*a* отмечены в прибрежных, атлантических и колгуевских водах.

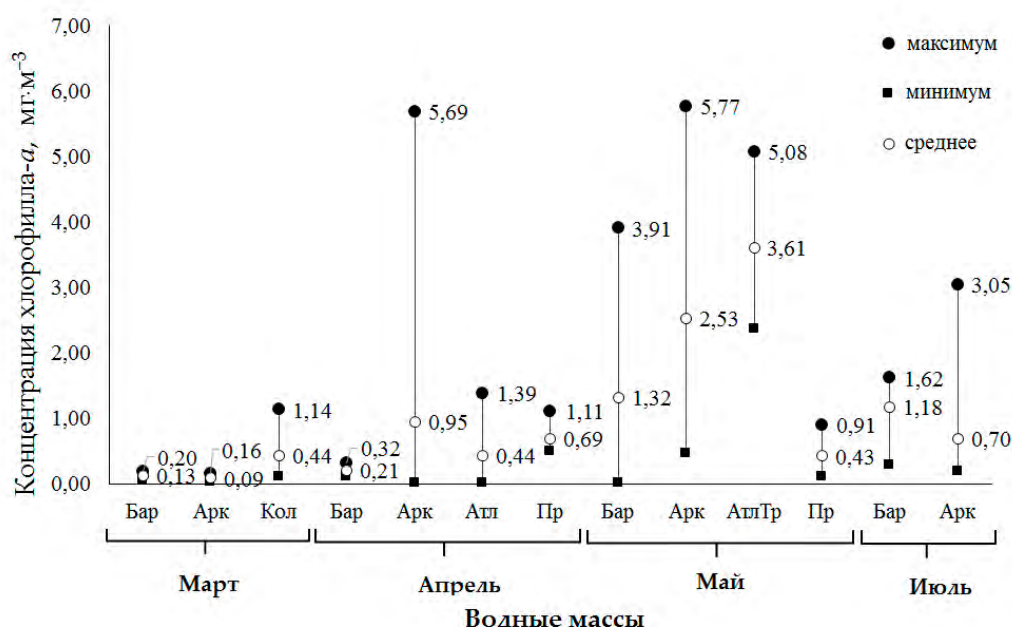


Рис. 9. Концентрации хлорофилла *a* (мг·м⁻³), осреднённые для слоя 0–50 м и водных масс Баренцева моря: март 2021 г.; апрель 2016, 2018, 2019 [Makarevich et al., 2022] и 2021 гг.; май 2016 и 2018 гг. [Makarevich et al., 2021, 2022]; июль 2017 г. [Vodopianova et al., 2019] (Бар — баренцевоморские воды; Кол — колгуевские воды; Атл — атлантические воды; АтлТр — трансформированные атлантические воды; Арк — арктические воды; Пр — прибрежные воды)

Fig. 9. Chlorophyll *a* concentrations (mg·m⁻³) averaged for 0–50-m layer and water masses in the Barents Sea: March 2021; April 2016, 2018, 2019 [Makarevich et al., 2022], and 2021; May 2016 and 2018 [Makarevich et al., 2021, 2022]; July 2017 [Vodopianova et al., 2019] (Bar, Barents Sea waters; Кол, Kolguyev waters; Атл, Atlantic waters; АтлТр, transformed Atlantic waters; Арк, Arctic waters; Пр, coastal waters)

Согласно литературным сведениям, прибрежные воды Баренцева моря характеризуются наличием нескольких вспышек развития фитопланктона (3–4) в течение вегетационного периода, однако среднее содержание Chl-*a* во время активного развития в прибрежной зоне на юго-западе Баренцева моря невысоко и составляет порядка 1 мг·м⁻³ [Кузнецов, Шошина, 2003]. По нашим данным, в марте средние показатели содержания Chl-*a* в колгуевских водах, которые являются прибрежными по своему происхождению, были выше, чем в других водных массах (среднее 0,44 мг·м⁻³). В апреле концентрация Chl-*a* в прибрежных водах на юго-западе составила в среднем 0,64 мг·м⁻³, а в мае значение снизилось до 0,43 мг·м⁻³ (рис. 9).

В арктических и баренцевоморских водах в марте содержание Chl-*a* было очень низким. В баренцевоморских водах показатель в среднем составил 0,13 мг·м⁻³. Столь же низкие концентрации Chl-*a* в баренцевоморских водах были зарегистрированы в апреле (среднее 0,21 мг·м⁻³), и лишь в мае значения достигли существенных величин (среднее 1,32 мг·м⁻³) (рис. 9). Арктические воды в марте также характеризовались крайне низкими концентрациями Chl-*a* (среднее 0,11 мг·м⁻³), однако уже в апреле было отмечено резкое увеличение его содержания (среднее 1,32 мг·м⁻³), и в мае в этих водах концентрации Chl-*a* продолжали расти (среднее 2,53 мг·м⁻³). Максимальные значения в арктических водах в апреле и мае составили

5,69 и 5,77 мг·м⁻³ соответственно. К июлю мы наблюдали снижение концентраций этого пигмента в арктических и баренцевоморских водах, однако они всё ещё оставались значительными — в среднем 0,70 мг·м⁻³ (арктические) и 1,18 мг·м⁻³ (баренцевоморские).

В атлантических водах в апреле концентрация Chl-*a* в среднем составляла 0,44 мг·м⁻³ (максимум 1,39 мг·м⁻³). В мае в трансформированных атлантических водах содержание пигмента было уже существенно выше (максимально 5 мг·м⁻³). В этом месяце установился общий высокий фон концентраций во всех типах вод (рис. 9).

По нашим данным, в марте — апреле 2021 г. вертикальные градиенты изменения минеральных форм фосфора, азота и кремния, характерные для периода активно протекающего процесса фотосинтеза, ещё не сформировались. Изменение концентраций биогенных элементов не всегда находится в прямой зависимости от изменений биомассы фитопланктона или содержания Chl-*a*. Конкретная величина концентрации биогенного элемента зависит от соотношения базовых вод, физических факторов (температуры и солёности морской воды), положения кромки льда и интенсивности процесса фотосинтеза (см. табл. 1). В арктическом районе в тёплый период года величины насыщенности воды растворённым кислородом, превышающие значение в 100 %, традиционно связывают с развитием фитопланктона [Химия океана, 1979]. Изменчивость этого показателя на исследуемой акватории и величины выше 100 % уровня насыщения вод кислородом свидетельствовали о весенней активизации процесса фотосинтеза в фитопланктонном сообществе.

Заключение. Пространственные неоднородности распределения хлорофилла *a*, наблюдаемые нами в весенний период 2021 г., были обусловлены разобщённостью центров цветения фитопланктона во времени и пространстве. Расположение и протяжённость зон повышенных (или пониженных) концентраций хлорофилла согласовались с чередованием водных масс. Его локальные максимумы были зарегистрированы в прибрежной зоне центрального Мурмана и в водах Колгуевского мелководья. На акваториях северной части Баренцева моря, примыкающих к кромке льдов, значения хлорофилла значительно уступали таковым для южной её части. Воды центральной части моря характеризовались промежуточными (средними) значениями концентраций хлорофилла.

Распределение в марте — апреле 2021 г. в различных водных массах Баренцева моря минеральных форм фосфора, азота и кремния в большей степени соответствовало зимнему типу, когда вертикальные градиенты их изменения ещё не сформировались. Величина насыщенности вод растворённым кислородом выше 100 % была зафиксирована в разных частях акватории и являлась косвенным показателем начального этапа весенней активизации процесса фотосинтеза в фитопланктонном сообществе.

Существует зависимость локализации центров ранневесеннего развития фитопланктона от площади ледяного покрова. В холодные годы (периоды с положительными аномалиями ледовитости) активное весеннее цветение наступало поздно — в мае. В годы с отрицательными аномалиями ледовитости вспышка весеннего цветения начиналась в апреле-мае в прибрежных водах Баренцева моря, однако начало этого процесса можно было наблюдать уже в третьей декаде марта. При отрицательных аномалиях ледовитости мы выявили несколько эпицентров начала весеннего развития: в прибрежных водах вдоль мурманского побережья; на юго-востоке моря в колгуевских водах, являющихся прибрежными по происхождению; частично в атлантических водах, на тех участках, где существовало влияние прибрежной водной массы. При этом общая продуктивность и абсолютные значения концентраций хлорофилла в прибрежных водах были ниже, чем при последующих вспышках развития фитопланктона в водах иного генезиса.

Мониторинг весенних уровней концентраций хлорофилла в Баренцевом море свидетельствует о влиянии на весенний сукцессионный цикл фитопланктона возрастающей «атлантификации» Баренцева моря. Именно в весенний период формируется основная часть годовой биомассы

фитопланктона и определяется вектор дальнейшего годового развития. Наблюдающееся с 1998 г. увеличение свободной ото льда площади моря позволяет реализовать несколько сценариев развития фитопланктона на акватории Баренцева моря и максимально охватить участки, благоприятные для формирования центров ранневесеннего цветения. В свою очередь, уровень продукции фитопланктона, заложенный в весенний период, может оказывать влияние на продуктивность всех остальных звеньев пелагической экосистемы Баренцева моря.

Работа выполнена в рамках государственного задания ММБИ по теме «Структурно-динамические трансформации пелагических экосистем морских арктических бассейнов в условиях техногенных и естественных изменений среды».

Благодарность. Благодарим сотрудников Мурманского морского биологического института РАН за сбор данных и отбор проб в экспедиционных условиях. Выражаем глубокую признательность рецензентам за ценные замечания и пожелания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Аксенов П. В., Иванов В. В. «Атлантификация» как вероятная причина сокращения площади морского льда в бассейне Нансена в зимний сезон // *Проблемы Арктики и Антарктики*. 2018. Т. 64, № 1. С. 42–54. [Aksenov P. V., Ivanov V. V. "Atlantification" as a possible cause for reducing of the sea-ice cover in the Nansen Basin in winter. *Problemy Arktiki i Antarktiki*, 2018, vol. 64, no. 1, pp. 42–54. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.30758/0555-2648-2018-64-1-42-54>
2. Алексеев Г. В. Проявление и усиление глобального потепления в Арктике // *Фундаментальная и прикладная климатология*. 2015. Т. 1. С. 11–26. [Alekseev G. V. Development and amplification of global warming in the Arctic. *Fundamental'naya i prikladnaya klimatologiya*, 2015, vol. 1, pp. 11–26. (in Russ.)]
3. Кузнецов Л. Л., Шошина Е. В. *Фитоценозы Баренцева моря (физиологические и структурные характеристики)*. Апатиты : Изд-во КНЦ РАН, 2003. 308 с. [Kuznetsov L. L., Shoshina E. V. *Phytocenoses of the Barents Sea (Physiological and Structural Characteristics)*. Apatity : Izd-vo KNTs RAN, 2003, 308 p. (in Russ.)]
4. Мамаев О. И. *Термохалинный анализ вод Мирового океана*. Ленинград : Гидрометеоздат, 1987. 296 с. [Mamaev O. I. *Termokhalinnyi analiz vod Mirovogo okeana*. Leningrad : Gidrometeoizdat, 1987, 296 p. (in Russ.)]
5. Ожигин В. К., Ившин В. А., Трофимов А. Г., Карсаков А. Л., Анциферов М. Ю. *Воды Баренцева моря: структура, циркуляция, изменчивость*. Мурманск : ПИНРО, 2016. 260 с. [Ozhigin V. K., Ivshin V. A., Trofimov A. G., Karsakov A. L., Antsiferov M. Yu. *The Barents Sea Water: Structure, Circulation, Variability*. Murmansk : PINRO, 2016, 260 p. (in Russ.)]
6. *Планктон морей Западной Арктики* / отв. ред. Г. Г. Матишов. Апатиты : Мурманский морской биологический институт, 1997. 352 с. [Plankton morei Zapadnoi Arktiki / G. G. Matishov (Ed.). Apatity : Murmanskii morskoi biologicheskii institut, 1997, 352 p. (in Russ.)]
7. *Рейсовый отчёт комплексной экспедиции на НИС «Дальние Зеленцы» в Баренцево море (10.03–14.04.2021)* / под ред. П. Р. Макаревича. Мурманск : ММБИ, 2021. 99 с. [Reisovyi otchet kompleksnoi ekspeditsii na NIS "Dal'nie Zelentsy" v Barentsevo more (10.03–14.04.2021) / P. R. Makarevich (Ed.). Murmansk : MMBI, 2021, 99 p. (in Russ.)]
8. *Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоёмов и перспективных для промысла районов Мирового океана*. Москва : ВНИРО, 2003. 202 с. [Rukovodstvo po khimicheskomy analizu morskikh i presnykh vod pri ekologicheskom monitoringe rybokhozyaistvennykh vodoemov i perspektivnykh dlya promysla raionov Mirovogo okeana. Moscow : VNIRO, 2003, 202 p. (in Russ.)]
9. *Химия океана* : [в 2 т.]. Т. 1: *Химия вод океана*. Москва : Наука, 1979. 518 с. (Океанология). [Khimiya okeana : [in 2 vols]. Vol. 1: *Khimiya vod okeana*. Moscow : Nauka, 1979, 518 p. (Okeanologiya). (in Russ.)]
10. 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).
11. Barber D. G., Lukovich J. V., Keogak J., Baryluk S., Fortier L., Henry G. H. R. The changing climate of the Arctic. *Arctic*, 2008, vol. 61, no. 5, suppl. 1, pp. 7–26. <https://doi.org/10.14430/arctic98>
 12. *Biological Atlas of the Arctic Seas 2000: Plankton of the Barents and Kara Seas* / Murmansk Marine Biological Institute, Russia ; Ocean Climate Laboratory, NODC/NOAA, USA. URL: <https://www.nodc.noaa.gov/OC5/BARPLANK/start.html> [accessed: 20.03.2022].
 13. Boitsov V. D., Karsakov A. L., Trofimov A. G. Atlantic water temperature and climate in the Barents Sea, 2000–2009. *ICES Journal of Marine Science*, 2012, vol. 69, iss. 5, pp. 833–840. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss075>
 14. *Chemical Methods for Use in Marine Environment Monitoring*. Paris : UNESCO, 1983, 53 p. (Intergovernmental Oceanographic Commission Manuals and Guides ; 12). <https://doi.org/10.25607/OBP-1419>
 15. Comiso J. C., Hall D. K. Climate trends in the Arctic as observed from space. *Climate Change*, 2014, vol. 5, iss. 3, pp. 389–409. <https://doi.org/10.1002/wcc.277>
 16. *Determination of Photosynthetic Pigments in Sea-Water*. Paris : UNESCO, 1966, 69 p. (Monographs on Oceanographic Methodology ; vol. 1).
 17. Dong K., Kvile Ø. K., Stenseth N. C., Stige L. C. Associations among temperature, sea ice and phytoplankton bloom dynamics in the Barents Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 2020, vol. 635, pp. 25–36. <https://doi.org/10.3354/meps13218>
 18. Eilertsen H.-C., Hansen G. A., Svendsen H., Hegseth E. N. Onset of the spring phytoplankton bloom in the Barents Sea: Influence of changing light regime and other environmental factors. *Proceedings of SPIE : Underwater Light Measurements*, 1993, vol. 2048, pp. 20–32. <https://doi.org/10.1117/12.165507>
 19. *EOSDIS Worldview* : [site]. URL: <https://worldview.earthdata.nasa.gov/> [accessed: 25.03.2022].
 20. Fujiwara A., Hirawake T., Suzuki K., Imai I., Saitoh S.-I. Timing of sea ice retreat can alter phytoplankton community structure in the western Arctic Ocean. *Biogeosciences*, 2014, vol. 11, iss. 7, pp. 1705–1716. <https://doi.org/10.5194/bg-11-1705-2014>
 21. Johannessen O. M., Alexandrov V. Yu., Frolov I. Ye., Sandven S., Pettersson L. H., Bobylev L. P., Kloster K., Smirnov V. G., Mironov Ye. U., Babich N. G. *Remote Sensing of Sea Ice in the Northern Sea Route. Studies and Applications*. Chichester, UK : Praxis Publishing, 2007, 472 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-48840-8>
 22. Kahru M., Brotas V., Manzano-Sarabia M., Mitchell B. G. Are phytoplankton blooms occurring earlier in the Arctic? *Global Change Biology*, 2011, vol. 17, iss. 4, pp. 1733–1739. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02312.x>
 23. Kogeler J., Rey F. Ocean colour and the spatial and seasonal distribution of phytoplankton in the Barents Sea. *International Journal of Remote Sensing*, 1999, vol. 20, iss. 7, pp. 1303–1318. <https://doi.org/10.1080/014311699212740>
 24. Lewis K. M., van Dijken G. L., Arrigo K. R. Changes in phytoplankton concentration now drive increased Arctic Ocean primary production. *Science*, 2020, vol. 369, no. 6500, pp. 198–202. <https://doi.org/10.1126/science.aay8380>
 25. Makarevich P., Druzhkova E., Larionov V. Primary producers of the Barents Sea. In: *Diversity of Ecosystems* / A. Mahamane (Ed.). London, UK : InTech Open, 2012, pp. 367–393. <https://doi.org/10.5772/37512>
 26. Makarevich P. R., Vodopianova V. V., Bulavina A. S. Dynamics of the spatial chlorophyll-*a* distribution at the Polar Front in the marginal ice zone of the Barents Sea during Spring. *Water*, 2022, vol. 14, iss. 1, art. no. 101 (23 p.). <https://doi.org/10.3390/w14010101>
 27. Makarevich P. R., Vodopianova V. V., Bulavina A. S., Vashchenko P. S., Ishkulova T. G. Features of the distribution of chlorophyll-*a* concentration along the western coast of the Novaya Zemlya archipelago in spring. *Water*, 2021, vol. 13, iss. 24, art. no. 3648 (14 p.). <https://doi.org/10.3390/w13243648>
 28. *Methods of Seawater Analysis* / K. Grasshoff, K. Kremling, M. Ehrhardt (Eds). Weinheim ; New York ; Chichester ; Brisbane ; Toronto : Wiley-VCH, 1999, 600 p. <https://doi.org/10.1002/9783527613984>

29. Namyatov A. A. $\delta^{18}\text{O}$ as a tracer of the main regularities of water mass mixing and transformation in the Barents, Kara, and Laptev seas. *Journal of Hydrology*, 2021a, vol. 593, art. no. 125813 (18 p.). <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2020.125813>
30. Namyatov A. A. The relationship between geophysical processes and changes in the composition of the seawater of the Barents Sea in the course of their climatic variability. *ESS Open Archive*, 2021b, 38 p. <https://doi.org/10.1002/essoar.10507159.1>
31. *Ocean Color NASA* : [site]. URL: <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov/13/> [accessed: 25.03.2022].
32. Oziel L., Neukermans G., Ardyna M., Lancelot C., Tison J.-L., Wassmann P., Sirven J., Ruiz-Pino D., Gascard J.-C. Role for Atlantic inflows and sea ice loss on shifting phytoplankton blooms in the Barents Sea. *Journal of Geophysical Research Oceans*, 2017, vol. 122, iss. 6, pp. 5121–5139. <https://doi.org/10.1002/2016JC012582>
33. Park J., Kug J., Bader J., Rolph R., Kwon M. Amplified Arctic warming by phytoplankton under greenhouse warming. *The Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, vol. 112, no. 19, pp. 5921–5926. <https://doi.org/10.1073/pnas.1416884112>
34. Qu B., Gabric A. J., Matrai P. A. The satellite-derived distribution of chlorophyll-*a* and its relation to ice cover, radiation and sea surface temperature in the Barents Sea. *Polar Biology*, 2006, vol. 29, iss. 3, pp. 196–210. <https://doi.org/10.1007/s00300-005-0040-2>
35. Reigstad M., Wassmann P., Riser C., Øygarden S., Rey F. Variations in hydrography, nutrients and chlorophyll *a* in the marginal ice-zone and the central Barents Sea. *Journal of Marine Systems*, 2002, vol. 38, iss. 1–2, pp. 9–29. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(02\)00167-7](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(02)00167-7)
36. Shu Q., Wang Q., Song Z., Qiao F.-L. The poleward enhanced Arctic Ocean cooling machine in a warming climate. *Nature Communications*, 2021, vol. 12, art. no. 2966 (9 p.). <https://doi.org/10.1038/s41467-021-23321-7>
37. Signorini S. R., McClain C. R. Environmental factors controlling the Barents Sea spring–summer phytoplankton blooms. *Geophysical Research Letters*, 2009, vol. 36, iss. 10, art. no. L10604 (5 p.). <https://doi.org/10.1029/2009GL037695>
38. Vodopianova V. V., Vaschenko P. S., Bulavina A. S. Monitoring of chlorophyll-*a* concentration in the ice edge zone of the Barents Sea in 2017–2018. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2019, vol. 263, art. no. 012005 (8 p.). <https://doi.org/10.1088/1755-1315/263/1/012005>
39. Wang Y., Xiang P., Kang J.-H., Ye Y.-Y., Lin G.-M., Yang Q.-L., Lin M. Microphytoplankton community structure in the western Arctic Ocean: Surface layer variability of geographic and temporal considerations in summer. *Hydrobiologia*, 2018, vol. 811, iss. 1, pp. 295–312. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3500-0>
40. Wassmann P. Arctic marine ecosystems in an era of rapid climate change. *Progress in Oceanography*, 2011, vol. 90, iss. 1–4, pp. 1–17. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.02.002>
41. Wassmann P., Reigstad M., Haug T., Rudels B., Carroll M. L., Hop H., Gabrielsen G. W., Falk-Petersen S., Denisenko S. G., Arashkevich E., Slagstad D., Pavlova O. Food webs and carbon flux in the Barents Sea. *Progress in Oceanography*, 2006, vol. 71, iss. 2–4, pp. 232–287. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.10.003>
42. Zhichkin A. P. Peculiarities of interannual and seasonal variations of the Barents Sea ice coverage anomalies. *Russian Meteorology and Hydrology*, 2015, vol. 40, iss. 5, pp. 319–326. <https://doi.org/10.3103/S1068373915050052>

LOCALIZATION OF PHYTOPLANKTON EARLY SPRING BLOOM SPOTS IN THE PELAGIC ZONE OF THE BARENTS SEA

**P. Makarevich, V. Vodopyanova, A. Bulavina, P. Vashchenko,
A. Namyatov, and I. Pastukhov**

Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russian Federation

E-mail: makarevich@mmbi.info

Atlantification of the Barents Sea leads to a decrease in the area of ice cover and an increase in the ice-free period. This process affects the entire pelagic ecosystem of the Barents Sea, where the main part of the annual primary production of phytoplankton is formed during the spring bloom. Chlorophyll *a* concentration reflects changes in phytoplankton biomass and can serve as an indicator of its production characteristics. In the spring of 2021, hydrological characteristics of water masses, as well as the distribution of concentrations of chlorophyll *a* and nutrients, were studied in the ice-free water area of the Barents Sea. The year of 2021 was characterized by negative ice cover anomalies. The location and length of the areas of increased (or decreased) chlorophyll *a* concentrations were consistent with the alternation of water masses. Separate spots of early spring bloom were identified – in coastal waters in the southeastern and southwestern Barents Sea. In late March and early April 2021, maximum chlorophyll *a* concentrations in coastal waters reached values of about $1 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$. At the same time, in the Barents Sea and Arctic waters, the maximum content did not exceed $0.20 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$. The distribution of nutrients corresponded to that for the winter period when the vertical gradients of these parameters were not formed yet. The values of water saturation with oxygen exceeding 100% (to varying degrees throughout the studied area) characterized the activation of the photosynthesis process in the phytoplankton community. Analysis of long-term data showed that the subsequent active spring phytoplankton bloom in years with negative ice cover anomalies occurred already in the second or third decade of April in the Barents Sea water masses of various types – in Arctic, Atlantic, and coastal waters (maximum chlorophyll *a* concentration reached the value of $5.69 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ in Arctic waters). In May, this process covered various types of water masses throughout the Barents Sea (maximum chlorophyll *a* content was of $5.08\text{--}5.77 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$). In abnormally cold years, the low position of the ice edge in March–April limited the possible area of phytoplankton development, and the active phase of its bloom (according to satellite data) occurred much later, in May. Atlantification of the Barents Sea contributes to the formation of several bloom spots and the distribution of spring bloom over a larger area, which might affect the annual production indicators of the entire pelagic zone.

Keywords: chlorophyll *a*, spring bloom, water masses, Atlantification, Barents Sea

УДК 593.161.42:57.086.83

**ОПЫТ ВЫРАЩИВАНИЯ МИКРОВОДОРОСЛИ
TISOCHRYSIS LUTEA (НАПТОФЫТА)
В УСЛОВИЯХ БИОРЕАКТОРА LABFORS
ДЛЯ ПРОДУЦИРОВАНИЯ КАРОТИНОИДОВ И НЕЙТРАЛЬНЫХ ЛИПИДОВ**

© 2024 г. **Ж. В. Маркина, А. А. Зинов, Т. Ю. Орлова**

Национальный научный центр морской биологии имени А. В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток, Российская Федерация
E-mail: zhannav@mail.ru

Поступила в редакцию 08.07.2022; после доработки 06.09.2022;
принята к публикации 09.10.2023; опубликована онлайн 22.03.2024.

Приведены результаты эксперимента по использованию биореактора панельного типа Labfors 5 Lux LED flat panel (Infors HT, Швейцария) для культивирования *Tisochrysis lutea* (Haptophyta). В ходе трёхнедельного исследования оценивали рост и размерную структуру популяции микроводоросли, содержание хлорофилла *a*, каротиноидов и нейтральных липидов. Максимальная численность клеток, $5,3 \times 10^4$ кл.·мл⁻¹, зафиксирована к концу эксперимента, на 21-е сутки. Увеличение доли клеток размером 4–6 мкм регистрировали на 11-е сутки опыта. Наибольшее накопление каротиноидов происходило на 18-е сутки эксперимента (3,3 мг·л⁻¹), нейтральных липидов (флуоресценция Nile Red составляла $5,3 \times 10^6$) — на 14–21-е сутки. Выявлено, что биореактор панельного типа Labfors 5 может быть успешно использован для культивирования микроводоросли *T. lutea*.

Ключевые слова: *Tisochrysis lutea*, биотехнология, биореактор, каротиноиды, нейтральные липиды

Tisochrysis lutea Bendif & Probert, 2013 (Haptophyta) на протяжении долгого времени занимает одно из ведущих мест в биотехнологии водорослей в качестве кормового объекта для личинок беспозвоночных [Alkhamis, Qin, 2016; Araújo et al., 2020]. Этот вид является самым перспективным продуцентом преобладающего в нём каротиноида фукоксантина — до 98 % от общего содержания каротиноидов [Mohamadnia et al., 2021]. Также *T. lutea* — важнейший продуцент нейтральных липидов. Разработка условий выращивания культуры в биореакторах является базой для биотехнологических процессов, что особенно актуально для *T. lutea* [Mohamadnia et al., 2021].

Данный вид для целей биотехнологии выращивают, в частности, в колбах [Mohamadnia et al., 2020], однако чаще — в биореакторах [Falinski et al., 2018; Gao et al., 2020; Ippoliti et al., 2016; Leal et al., 2020].

К настоящему времени разработаны разные модификации биореакторов. Одними из наиболее удобных для культивирования микроводорослей являются панельные биореакторы. Их достоинства — хорошее перемешивание суспензии водорослей, большая площадь освещаемой поверхности и низкое накопление кислорода в среде, что обеспечивает более интенсивный рост микроводорослей [Guedes, Malcata, 2011; Tan et al., 2020].

В качестве источника освещения используют не только флуоресцентные лампы, но и светодиоды (light-emitting diodes, LED). Преимущества LED-освещения — низкая энергия потребления, очень низкое выделение тепла при работе, стабильность светового потока, долгий срок службы, неизменность параметров светового потока со временем при регулярных циклах включения-выключения [Posten, 2009].

Цель работы заключалась в изучении динамики роста популяции, содержания каротиноидов и нейтральных липидов у *Tisochrysis lutea*, штамм MBRU_Tiso-08, в панельном биореакторе Labfors 5 Lux LED flat panel (Infors HT, Швейцария), который впервые был использован для выращивания микроводорослей.

Основными определяемыми показателями в исследовании были численность клеток и размерная структура популяции *T. lutea*, а также содержание каротиноидов и нейтральных липидов в биомассе этого вида как веществ, представляющих интерес для биотехнологии. Значения показателей оптической плотности, полученные разными способами, являлись дополнительными индикаторами, предлагаемыми для экспресс-оценки численности *T. lutea*. Хлорофилл *a* в данной работе анализировали для более полного описания физиологических процессов микроводоросли.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования служила культура одноклеточной водоросли *T. lutea* (Haptophyta) — штамм MBRU_Tiso-08 из коллекции микроводорослей ресурсного центра «Морской биобанк» ННЦМБ ДВО РАН (<http://marbank.dvo.ru>). Водоросль была выращена на среде *f* [Guillard, Ryther, 1962], приготовленной на основе фильтрованной и стерилизованной морской воды солёностью 32 ‰ в биореакторе Labfors 5 в режиме накопительной культуры. Температура воды составляла +20 °С, интенсивность света — 50 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ (источником освещения была LED-панель) в диапазоне фотосинтетически активной радиации. Свето-темновой период — 12 ч : 12 ч (свет : темнота), подача воздуха — 0,2 л·мин⁻¹. Объём колбы биореактора — 1,8 л, толщина слоя суспензии в панели — 45 мм. Материалом рабочей колбы биореактора Labfors 5 является карбонатное стекло. Оно обладает самой высокой проницаемостью для света (95 %) среди всех материалов для содержания водорослей и высокой химической устойчивостью, его можно стерилизовать. Оно нерастяжимо, в отличие от полиэтилена и полипропилена, и не пропускает ультрафиолетовое излучение, как поликарбонатное стекло [Guedes, Malcata, 2011].

В качестве инокулята использовали культуру на экспоненциальной стадии роста. Начальная концентрация клеток микроводоросли в опыте составляла $0,75 \times 10^6$ кл·мл⁻¹. Продолжительность эксперимента — 21 сут.

Измерения численности клеток и их диаметра, а также определение содержания нейтральных липидов проведены на проточном цитометре CytoFLEX (Beckman Coulter, США). Для анализа записано 10 000 событий (регистрируемых в пробе частиц) в течение каждого измерения. Выбор клеток водорослей из общего числа событий, регистрируемых цитометром, проводили по флуоресценции хлорофилла *a* [Hyka et al., 2013], определяемой на канале PC5.5. Диаметр клеток устанавливали с помощью калибровочных бусин (Molecular Probes, США) по показателю прямого светорассеяния.

Оптическую плотность (OD₇₅₀) определяли на мультимодальном планшетном ридере Spark 10M (Tecan).

В колбе биореактора Labfors 5 оптическую плотность (optical density, OD) устанавливали с помощью датчика Densytee (Hamilton), который обеспечивает измерения OD клеточной суспензии в реальном времени.

Содержание хлорофилла *a* и суммарное содержание каротиноидов определяли стандартным методом их экстракции в ацетоне с последующим измерением оптической плотности на мульти-модальном планшетном ридере Spark 10M. Расчёт концентраций пигментов проводили по стандартным формулам [Jeffrey, Humphrey, 1975].

Содержание нейтральных липидов устанавливали по флуоресценции флуорохрома Nile Red (N3013-100MG, Sigma-Aldrich) в концентрации 1 мкг·мл⁻¹, окрашивание проводили в течение 15 мин при комнатной температуре в темноте. Длина волны возбуждения — 488 нм, испускания — 580 нм. Установление содержания липидов методом проточной цитометрии имеет преимущества в скорости определения, и его данные соответствуют таковым, полученным с помощью других методов, что подтверждено на разных представителях микроводорослей [Alemán-Nava et al., 2016].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Численность клеток *T. lutea* возрастала с увеличением времени экспозиции до конца эксперимента (рис. 1). Количество клеток коррелировало с данными оптической плотности, полученными разными методами — спектрофотометрическим (OD₇₅₀) и с помощью датчика биореактора по изменению мутности клеточной взвеси (см. рис. 1). В суспензии преобладали клетки размером 4–6 мкм, особенно с 11-х суток. Данный факт необходимо учитывать при составлении рациона кормления личинок беспозвоночных на разных этапах их развития.

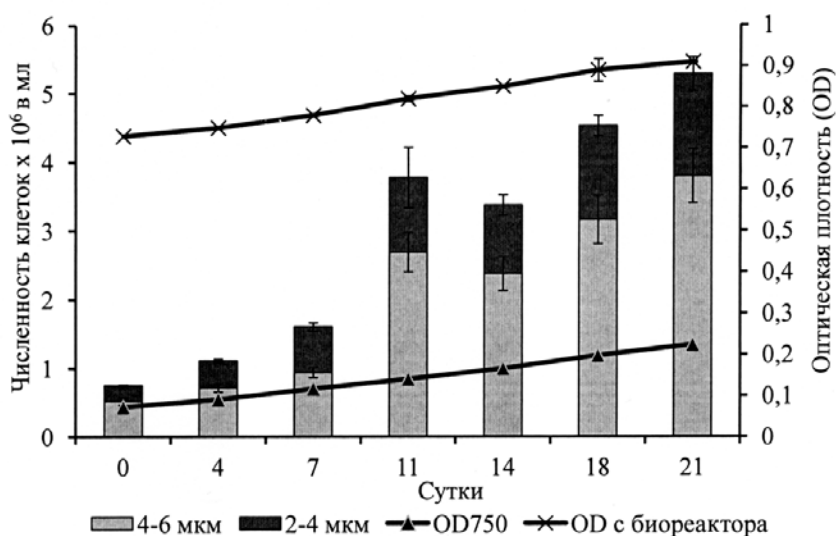


Рис. 1. Численность клеток ($\times 10^6$ кл.·мл⁻¹) и оптическая плотность (OD) культуры *Tisochrysis lutea*

Fig. 1. Cell abundance ($\times 10^6$ cells·mL⁻¹) and optical density (OD) of *Tisochrysis lutea* culture

Сходная динамика роста описана и для *T. lutea* CCAP 927/14: у этого штамма также зафиксировано увеличение размеров клеток. Авторы объясняют данный факт более высокими темпами деления клеток в начале эксперимента [Costa et al., 2017]. В работе [Rasdi, Qin, 2015] отмечен выход культуры (клон *Tisochrysis* не указан) на стационарную фазу роста на 6-е сутки опыта. У *T. lutea* из коллекции Roscoff (Франция) культура на 7-е сутки эксперимента переходила в стационарную фазу роста, а на 21-е — в фазу отмирания [Gnouma et al., 2017].

В цилиндрическом реакторе численность клеток *T. lutea* при исходной концентрации $0,4 \times 10^6$ кл.·мл⁻¹ через 14 сут составляла только $0,45 \times 10^6$ кл.·мл⁻¹ [Falinski et al., 2018]. Максимальная численность клеток в биореакторе объёмом 500 л была достигнута через 12 сут

опыта — $6,92 \times 10^6$ кл.·мл⁻¹ при начальной $0,2 \times 10^6$ кл.·мл⁻¹ [Leal et al., 2020]. Количество клеток *T. lutea*, выращенной в колбах, было выше, чем таковое микроводоросли в реакторах, и составляло $4,3 \times 10^8$ кл.·мл⁻¹ через 4 сут [Mohamadnia et al., 2020] при начальной концентрации $1,2 \times 10^7$ кл.·мл⁻¹. Между тем в нашем эксперименте через 4 сут численность клеток достигала $1,1 \times 10^6$ кл.·мл⁻¹ при начальной $0,75 \times 10^6$ кл.·мл⁻¹. Однако биореакторы позволяют выращивать микроводоросли в большем объёме, что является их важным преимуществом.

Содержание фотосинтетических пигментов *T. lutea* увеличивалось незначительно в течение 14 сут (рис. 2). На 18-е сутки отмечено их резкое возрастание, при этом содержание каротиноидов стало выше, чем концентрация хлорофилла *a*.

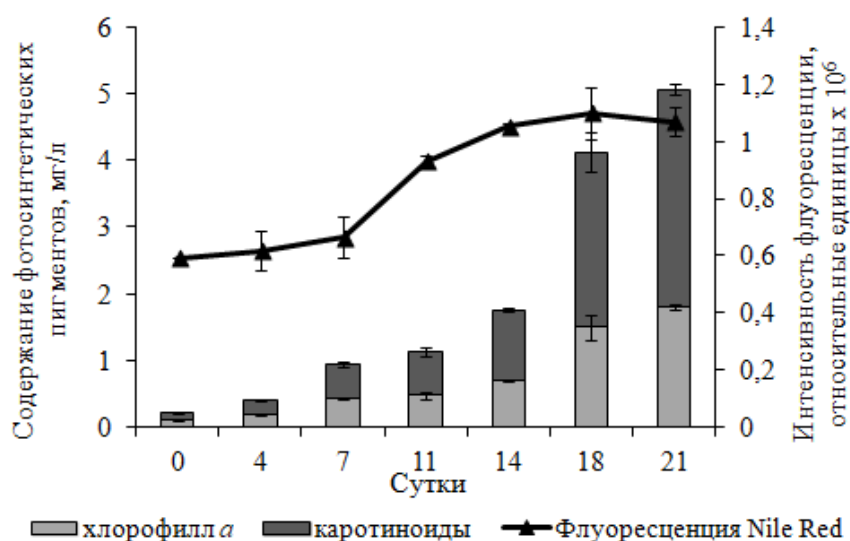


Рис. 2. Содержание фотосинтетических пигментов и нейтральных липидов (по флуоресценции Nile Red) у *Tisochrysis lutea*

Fig. 2. Content of photosynthetic pigments and neutral lipids (Nile Red fluorescence) in *Tisochrysis lutea*

Снижение концентрации хлорофилла *a* связано с уменьшением содержания азота в течение культивирования, в результате чего в клетках водорослей падает количество ферментов, необходимое для синтеза хлорофилла [Costa et al., 2017]. К 21-м суткам содержание пигментов продолжало увеличиваться, но менее интенсивно. Содержание фотосинтетических пигментов зависит от условий выращивания микроводоросли, а также от особенностей её физиологии. Например, у *T. lutea* CCMР 1324 при таких же условиях культивирования, как и в настоящей работе, в миксотрофной культуре зарегистрировано 4500 мкг хлорофилла *a* в расчёте на 1 л на 16-е сутки эксперимента, а в гетеротрофной — 5200 мкг·л⁻¹ [Hu et al., 2018].

Содержание нейтральных липидов до 7-х суток увеличивалось слабо, показатель значимо возрастал с 7-х по 14-е сутки, после чего оставался на одном уровне (см. рис. 2). Увеличение содержания нейтральных липидов с возрастом культуры описано и в других работах [Costa et al., 2017; Huang et al., 2019]. Необходимо отметить, что у большинства водорослей запасными нейтральными липидами являются триацилглицериды, в то время как у *T. lutea*, как и у других представителей семейства Isochrysidaceae, — алкеноны [Costa et al., 2017].

Подбор методов исследования является краеугольным камнем научной работы, а важнейшими критериями выступают точность и обеспечение достоверности получаемых результатов. При оценке состояния культуры микроводоросли в рутинных биотехнологических процессах к перечисленным критериям добавляется скорость выполнения анализа. Полученные нами

данные демонстрируют, что показатели оптической плотности могут быть применены для оценки динамики роста популяции *T. lutea*. Также ранее на *Chlorella vulgaris* Beijerinck, 1890 было выявлено, что на стадиях лаг-фазы и экспоненциальной фазы роста OD₇₅₀ коррелирует с численностью клеток, полученной методом проточной цитометрии и путём их прямого учёта под световым микроскопом в счётной камере, однако световая микроскопия является более точной [Chioccioli et al., 2014].

Полученные данные показали, что биореактор панельного типа Labfors 5 может быть успешно использован для культивирования микроводоросли *Tisochrysis lutea*.

Работа выполнена в рамках государственного задания ННЦМБ ДВО РАН «Динамика морских экосистем, адаптации морских организмов и сообществ к изменениям среды обитания» (№ гос. регистрации 121082600038-3) и при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 21-74-30004.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Alemán-Nava G. S., Cuellar-Bermudez S. P., Cuaresma M., Bosma R., Muylaert K., Ritmann B. E., Parra R. How to use Nile Red, a selective fluorescent stain for microalgal neutral lipids. *Journal of Microbiological Methods*, 2016, vol. 128, pp. 74–79. <https://doi.org/10.1016/j.mimet.2016.07.011>
2. Alkhamis Y., Qin J. G. Comparison of pigment and proximate compositions of *Tisochrysis lutea* in phototrophic and mixotrophic cultures. *Journal of Applied Phycology*, 2016, vol. 28, iss. 1, pp. 35–42. <https://doi.org/10.1007/s10811-015-0599-0>
3. Araújo R., Vázquez Calderón F., Sánchez López J., Azevedo I. C., Bruhn A., Fluch S., Garcia Tasende M., Ghaderiardakani F., Ilmjärv T., Laurans M., Mac Monagail M., Mangini S., Peteiro C., Rebours C., Stefansson T., Ullmann J. Current status of the algae production industry in Europe: An emerging sector of the blue bioeconomy. *Frontiers in Marine Science*, 2020, vol. 7, art no. 626389 (24 p.). <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.626389>
4. Gao F., Teles I., Wijffels R. H., Barbosa M. J. Process optimization of fucoxanthin production with *Tisochrysis lutea*. *Bioresource Technology*, 2020, vol. 315, art. no. 123894 (8 p.). <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2020.123894>
5. Guedes A. C., Malcata F. Bioreactors for microalgae: A review of designs, features and applications. In: *Bioreactors: Design, Properties and Applications* / P. G. Antolli, Z. Liu (Eds). New-York : Nova Scientist Publishers, Inc., 2011, pp. 1–52.
6. Costa F. D., Le Grand F., Quéré C., Bougaran G., Cadoret J. P., Robert R., Soudant P. Effects of growth phase and nitrogen limitation on biochemical composition of two strains of *Tisochrysis lutea*. *Algal Research–Biomass, Biofuels and Bioproducts*, 2017, vol. 27, pp. 177–189. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2017.09.003>
7. Chioccioli M., Hankamer B., Ross I. L. Flow cytometry pulse width data enables rapid and sensitive estimation of biomass dry weight in the microalgae *Chlamydomonas reinhardtii* and *Chlorella vulgaris*. *PLoS One*, 2014, vol. 9, iss. 5, art. no. e97269 (12 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097269>
8. Gnouma A., Sadovskaya I., Souissi A., Sebai K., Medhioub A., Grard T., Souissi S. Changes in fatty acids profile, monosaccharide profile and protein content during batch growth of *Isochrysis galbana* (T.iso). *Aquaculture Research*, 2017, vol. 48, iss. 9, pp. 4982–4990. <https://doi.org/10.1111/are.13316>
9. 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>
10. Falinski K. A., Timmons M. B., Callan C., Laidley C. Response of *Tisochrysis lutea* [Prymnesiophycidae] to aeration conditions in a bench-scale photobioreactor. *Journal of Applied Phycology*, 2018, vol. 30, iss. 4, pp. 2203–2214. <https://doi.org/10.1007/s10811-018-1453-y>
11. Hyka P., Lickova S., Přibyl P., Melzoch K., Kovar K. Flow cytometry for development of biotechnological processes with microalgae. *Biotechnology Advances*, 2013, vol. 31, iss. 1, pp. 2–16. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2012.04.007>
12. Hu H., Ma L. L., Shen X. F., Wang H. F., Zeng R. J.

- Effect of cultivation mode on the production of docosahexaenoic acid by *Tisochrysis lutea*. *AMB Express*, 2018, vol. 8, art. no. 50 (12 p.). <https://doi.org/10.1186/s13568-018-0580-9>
13. Huang B., Marchand J., Thiriet-Rupert S., Carrier G., Saint-Jean B., Lukomska E., Moreau B., Morant-Manceau A., Bougaran G., Mimouni V. Betaine lipid and neutral lipid production under nitrogen or phosphorus limitation in the marine microalga *Tisochrysis lutea* (Haptophyta). *Algal Research–Biomass, Biofuels and Bioproducts*, 2019, vol. 40, art. no. 101506 (15 p.). <https://doi.org/10.1016/j.algal.2019.101506>
 14. Ippoliti D., González A., Martín I., Sevilla J. M. F., Pistocchi R., Acien F. G. Outdoor production of *Tisochrysis lutea* in pilot-scale tubular photobioreactors. *Journal of Applied Phycology*, 2016, vol. 28, iss. 6, pp. 3159–3166. <https://doi.org/10.1007/s10811-016-0856-x>
 15. Jeffrey S. W., Humphrey G. F. New spectrophotometric equations for determining chlorophyll *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochimie und Physiologie der Pflanzen*, 1975, vol. 167, iss. 2, pp. 191–194. [https://doi.org/10.1016/S0015-3796\(17\)30778-3](https://doi.org/10.1016/S0015-3796(17)30778-3)
 16. Leal E., de Beyer L., O'Connor W., Dove M., Ralph P. J., Pernice M. Production optimization of *Tisochrysis lutea* as a live feed for juvenile Sydney rock oysters, *Saccostrea glomerata*, using large-scale photobioreactors. *Aquaculture*, 2020, vol. 533, art. no. 736077 (9 p.). <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.736077>
 17. Mohamadnia S., Tavakoli O., Faramarzi M. A. Enhancing production of fucoxanthin by the optimization of culture media of the microalga *Tisochrysis lutea*. *Aquaculture*, 2021, vol. 533, art. no. 736074 (10 p.). <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2020.736074>
 18. Mohamadnia S., Tavakoli O., Faramarzi M. A., Shamsollahi Z. Production of fucoxanthin by the microalga *Tisochrysis lutea*: A review of recent developments. *Aquaculture*, 2020, vol. 516, art. no. 734637 (10 p.). <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734637>
 19. Posten C. Design principles of photo-bioreactors for cultivation of microalgae. *Engineering in Life Sciences*, 2009, vol. 9, iss. 3, pp. 165–177. <https://doi.org/10.1002/elsc.200900003>
 20. Rasdi N. W., Qin J. G. Effect of N:P ratio on growth and chemical composition of *Nannochloropsis oculata* and *Tisochrysis lutea*. *Journal of Applied Phycology*, 2015, vol. 27, iss. 6, pp. 2221–2230. <https://doi.org/10.1007/s10811-014-0495-z>
 21. Tan J. S., Lee S. Y., Chew K. W., Lam M. K., Lim J. W., Ho S. H., Show P. L. A review on microalgae cultivation and harvesting, and their biomass extraction processing using ionic liquids. *Bioengineered*, 2020, vol. 11, iss. 1, pp. 116–129. <https://doi.org/10.1080/21655979.2020.1711626>

EXPERIENCE OF GROWING THE MICROALGA *TISOCHRYSIS LUTEA* (HAPTOPHYTA) UNDER CONDITIONS OF A LABFORS BIOREACTOR FOR THE PRODUCTION OF CAROTENOIDS AND NEUTRAL LIPIDS

Zh. Markina, A. Zinov, and T. Orlova

A. V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation
E-mail: zhannav@mail.ru

The results of the experiment on the use of a Labfors 5 Lux LED flat panel bioreactor (Infors HT, Switzerland) for *Tisochrysis lutea* (Haptophyta) cultivation are presented. During the three-week study, growth and size structure of the microalga population were assessed, and the content of chlorophyll *a*, carotenoids, and neutral lipids was estimated. The highest cell abundance, 5.3×10^4 cells·mL⁻¹, was recorded at the end of the experiment, on the 21st day. An increase in the proportion of 4–6-μm cells was registered on the 11th day. The maximum accumulation of carotenoids occurred on the 18th day (3.3 mg·L⁻¹), and neutral lipids (Nile Red fluorescence was of 5.3×10^6), on the 14th–21st day. As revealed, Labfors 5 Lux LED flat panel bioreactor can be successfully used for cultivation of the microalga *T. lutea*.

Keywords: *Tisochrysis lutea*, biotechnology, bioreactor, carotenoids, neutral lipids

UDC 595.132(262.5)

**STYLOTHERISTUS PARAMUTILUS SP. NOV. (NEMATODA: XYALIDAE),
A NEW NEMATODE SPECIES FROM THE BLACK SEA**

© 2024 T. Revkova and N. Sergeeva

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: alinka8314@gmail.com

Received by the Editor 17.07.2023; after reviewing 20.09.2023;
accepted for publication 09.10.2023; published online 22.03.2024.

Stylotheristus paramutilus sp. nov. from bottom sediments sampled in shallow-water and deep-sea habitats in the Black Sea is described and illustrated. The new species is characterized by well-developed lip region; 12 setiform cephalic sensilla in female and 16 in male; cervical setae present; spicules 0.6–0.9 anal body diameters long and expanded proximally; gubernaculum plate-like slightly curved; conico-cylindrical tail of 4.5–5.8 anal body diameters (except for one male with it equal to 12.9 anal body diameters); and 3 terminal setae. The present study provides the first *Stylotheristus* species record in the Black Sea. *S. paramutilus* sp. nov. is characterized by a wide spatial and bathymetrical (2–250-m depths) distribution in the Crimea region and the Istanbul Strait's (Bosphorus) outlet area of the Black Sea. However, in future, molecular analysis is required to confirm the identity of these specimens from different Black Sea habitats.

Keywords: Monhysterida, free-living marine nematodes, taxonomy, distribution, deep-sea, shallow-water

Free-living nematodes are among the most numerous and widespread multicellular organisms in the World Ocean. The study of meiobenthos in various areas of the Black Sea provided extensive data on the taxonomic diversity of free-living nematodes. In total, the species richness of the nematode fauna of the entire Black Sea is about 350 species and morphotypes identified only down to a genus or family level. In the region of Turkey alone, the nematode fauna includes 255 species [personal communication of PhD Derya Ürkmez]; for the Crimea region, about 230 species of nematodes are known [Sergeeva, 2003; Revkova, unpublished data].

The family Xyalidae includes 50 genera [Nemys, 2023; Venekey et al., 2014]. Out of them, 7 genera are registered in the Black Sea: *Valvaelaimus* Lorenzen, 1977, *Theristus* Bastian, 1865, *Daptonema* Cobb, 1920, *Steineria* Micoletzky, 1922, *Paramonohystera* Steiner, 1916, *Cobbia* de Man, 1907, and *Amphimonohystera* Allgén, 1929 [Mureşan, 2012, 2014; Revkova, 2015; Sergeeva, 2003; Sergeeva et al., 2021; Shnyukov, Yanko-Hombach, 2020; Vorobyova, Kulakova, 2009; Yanko et al., 2017].

Representatives of the genus *Stylotheristus* (the family Xyalidae) are widely distributed in the World Ocean: in the North and Mediterranean seas, in the Pacific, Atlantic, and Indian oceans [Nemys, 2023; OBIS, 2023], and in the Sea of Japan [our unpublished data]. Most of them were identified only down to a genus level. According to Nemys database [2023], two valid *Stylotheristus* species are known: *S. mutilus* described from the depth of 27–28 m in the North Sea and *S. multipapillatus* described from the depth of 5 m on the coast of Portugal.

In the present study, we provide a taxonomic description, illustrations, and data on distribution of a new *Stylotheristus* species for the Black Sea.

MATERIAL AND METHODS

The material was sampled in different years in the coastal and deep-sea areas of the Black Sea (Fig. 1, Table 1).

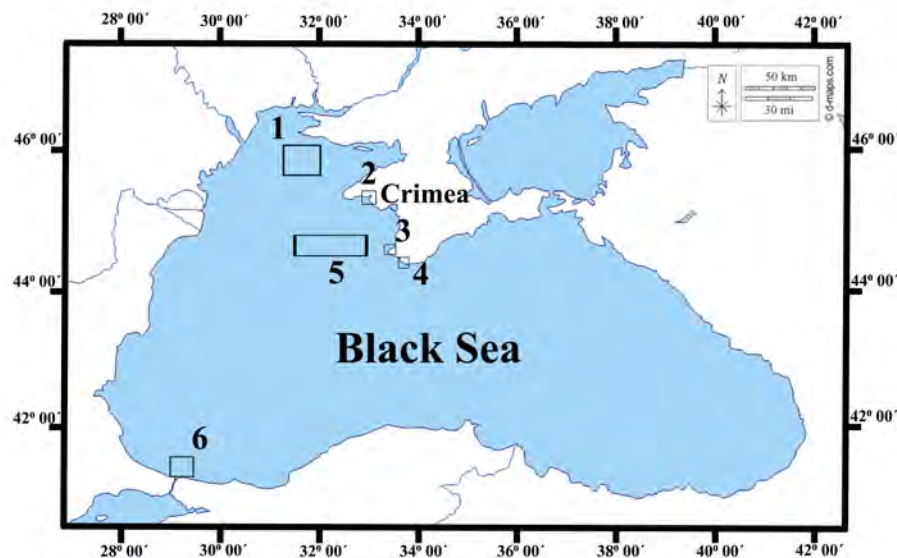


Fig. 1. The study areas where *Stylotheristus paramutilus* sp. nov. nematodes were found: 1, the Northwestern Crimea, the Zernov's *Phyllophora* Field (2010); 2, the Donuzlav Bay (2019); 3, the Kruglaya (Omega) Bay (2010); 4, the Laspi Bay (2017); 5, the Southwestern Crimea (2010); 6, the Istanbul Strait's (Bosphorus) outlet area (the Black Sea) (2009 and 2010)

Рис. 1. Районы исследования, где были обнаружены нематоды *Stylotheristus paramutilus* sp. nov.: 1 — Северо-Западный Крым, филлофорное поле Зернова (2010 г.); 2 — бухта Донузлав (2019 г.); 3 — бухта Круглая (Омега) (2010 г.); 4 — бухта Ласпи (2017 г.); 5 — Юго-Западный Крым (2010 г.); 6 — район выхода из пролива Босфор (Чёрное море) (2009 и 2010 гг.)

To study the meiobenthos, in the coastal areas of the Crimea, the Kruglaya (Omega), Donuzlav, and Laspi bays, material was sampled at various depths using push cores (sample area of 18.1 cm²; height of 5 cm) at each station by a scuba diver. In the Kruglaya Bay, material was sampled at 1 station in different seasons in 2009–2010 [Zaika et al., 2011]; in the Donuzlav Bay, at 10 stations in its southern area in 2019 [Revkov et al., 2021]; and in the Laspi Bay, at 19 benthic stations in 2017 [Sergeeva et al., 2023]. To analyze meiofauna on the Zernov's *Phyllophora* Field, 18 sediment cores were taken by subcoreing the sediment sampled with an Okean-25 bottom grab during the cruise No. 68 of the RV “Professor Vodyanitsky” in 2010. A cylindrical corer with inner diameter of 4.8 cm was used [Sergeeva et al., 2013].

In the deep-sea areas, material was sampled at the oxic/anoxic interface (82–363-m depth) in the northern Black Sea off the Crimean Peninsula during the research cruise No. 15/1 of the RV “Maria S. Merian” (Germany) (April–May 2010). In the Istanbul Strait's (Bosphorus) outlet area of the Black Sea (93–300-m depth), sampling was carried out during two research cruises: the cruise of the RV “Arar” of the Istanbul Technical University (November 2009) and the cruise No. 15/1 of the RV “Maria S. Merian” (April 2010). In the deep-sea areas, bottom sediments were sampled with a multiple corer (diameter of 9.6 cm), push corer or geological corer (diameter of 7.3 cm), and devices that provide obtaining virtually undisturbed samples. The sediment cores were sliced into 1-cm-thick layers down to a depth of 5–10 cm in order to study the vertical distribution of the fauna [Sergeeva et al., 2017, 2021].

Table 1. Station coordinates and sampling depth and time (the Black Sea)**Таблица 1.** Координаты станций, глубина и время отбора проб (Чёрное море)

Station No.	Latitude, N	Longitude, E	Depth, m	Date
Zernov's <i>Phyllophora</i> Field, the cruise No. 68 of the RV "Professor Vodyanitsky"				
21	45°45'24"	31°21'28"	41	13.11.2010
25	46°4'3"	31°35'5"	20	13.11.2010
The Donuzlav Bay				
1	45°18'59"	33°1'11"	2	11.07.2019
3	45°19'13"	33°0'50"	2	11.07.2019
4	45°19'27"	33°0'60"	2	11.07.2019
The Kruglaya (Omega) Bay				
5	44°36'11.0"	33°26'34.3"	8.8	28.01.2010
The Laspi Bay				
1	44°25'05"	33°41'43"	14.5	15.09.2017
15	44°25'10"	33°42'13"	9	16.09.2017
17	44°25'04"	33°42'22"	10	16.09.2017
18	44°25'04"	33°42'28"	9	16.09.2017
The Southwestern Crimea and the Bosphorus Strait outlet area, the cruise No. 15/1 of the RV "Maria S. Merian"				
235	41°29'37"	29°15'12"	159	15.04.2010
372	44°37'14"	32°53'49"	163	25.04.2010
405	44°37'21"	32°54'9"	155.5	28.04.2010
425	44°47'09"	31°58'05"	163.2	30.04.2010
The Bosphorus Strait outlet area, the cruise of the RV "Arar" (Istanbul Technical University)				
3	41°24'01.2"	29°03'12.6"	82	12.11.2009
4	41°24'01.2"	29°03'12.6"	88	15.11.2009
5	41°23'17.4"	29°12'14.4"	103	15.11.2009
7	41°26'51.6"	29°12'57"	160	15.11.2009
9	41°28'59.4"	29°15'08.4"	250	15.11.2009

All sediment sections were fixed with 75% alcohol to preserve morphological structures without distortion. In a laboratory, all sampled sediments were washed through two stacked sieves with mesh size of 1 mm and 63 µm in series and stained with rose bengal for at least 24 h.

The stained samples were placed in a Bogorov chamber; meiofaunal organisms were identified to major taxa and counted out under a binocular microscope. Nematode specimens were transferred to pure glycerin and mounted on wax–paraffin ring permanent slides [Ryss, 2002]. All measurements, photographs, and drawings were taken under Carl Zeiss Axiostar Plus and Olympus BX53 light microscopes. Holotype and paratypes were deposited in IBSS collection (Sevastopol).

Abbreviations are as follows: a, ratio of body length / maximum body diameter; b, ratio of body length / pharynx length; c, ratio of body length / tail length; c', ratio of tail length / anal body diameter; cbd, corresponding body diameter; and abd, anal body diameter.

RESULTS

Taxonomy. Order Monhysterida Filipjev, 1929. Family Xyalidae Chitwood, 1951. Genus *Stylotheristus* Lorenzen, 1977.

Diagnosis (emended from [Fonseca, Bezerra, 2014]). Cuticle transversely striated. Somatic setae usually present. Anterior sensilla arranged in two crowns with the number of setae in the second crown depending on the sex and life stage: (6 + 4) setae in juveniles; (6 + 4) or (6 + 6) in females; and (6 + 10) in males. Amphidial fovea circular or oval. Buccal cavity conical. Pharyngeal muscles

well-developed around the buccal cavity. Females with one outstretched ovary, located to the left side of intestine. Males with single anterior outstretched testis to the right or left of intestine. Spermatheca can be present. Spicules short (< 1 abd). Gubernaculum narrow, without apophysis. Precloacal supplements present or absent. Three caudal glands opening through separate pores. Tail conico-cylindrical, with three terminal setae.

Type species. *Stylotheristus mutilus* (Lorenzen, 1973) Lorenzen, 1977.

List of valid *Stylotheristus* species:

- *Stylotheristus mutilus* (Lorenzen, 1973) Lorenzen, 1977;
- *Stylotheristus multipapillatus* Pinto & Neres, 2020;
- *Stylotheristus paramutilus* sp. nov. (Figs 2, 3, 4, 5, Tables 2, 3).

Table 2. Measurements of *Stylotheristus paramutilus* sp. nov. from different areas of the Black Sea. All values are in μm unless otherwise stated, except for the ratios a, b, c, and c'. All curved structures were measured along the arc

Таблица 2. Измерения *Stylotheristus paramutilus* sp. nov. из различных районов Чёрного моря. Все значения приведены в мкм, если не указано иное, за исключением индексов a, b, c, и c'. Все изогнутые структуры были измерены вдоль дуги

Character	The Donuzlav Bay			The Bosphorus Strait area		The Laspi Bay
	Male holotype	Male paratype, n = 5	Female paratype, n = 4	Male paratype, n = 2	Female paratype	Male paratype
Body length	1,767	1,545–1,752	1,613–1,799	1,854–1,875	1,820	1,565
a	49.1	40.6–48.7	38.2–46.1	51.5–52.1	45.5	36.4
b	9.7	8.2–9.8	8.7–9.8	10.4–11.2	10.5	8.5
c	5.1	4.6–5.5 (12.9*)	4.8–5.7	4.5	4.5	5.8
c'	12.6	12.2–13.3 (3.3*)	12.2–14.3	12.9	16.2	9
V (%)			51.9–56.6		49.1	
Vulval body diameter			32–43		35	
Maximum body diameter	36	36–40	35–47	36	40	43
Pharynx length	181	165–188	172–196	165–180	173	184
Buccal cavity length	20	18–21	20–24	20–21	17	20
Buccal cavity diameter	15	15–20	12–14	17–20	12	19
Amphid width / cbd (%)	32	29.6–36	31.1–33.3	33.3–34.8	38.1	26.7
Amphid from anterior end	17	17–20	20–21	12–15	11	18
Nerve ring from anterior end	86	81–98	81–105	82–95	–	–
Nerve ring cbd	35	32–35	31–38	30–32	–	–
Tail length	353	317–345 (120*)	316–345	412	405	270
abd	28	26–31	22–27	29–30	25	30
Spicule length	22	17–22 (27×)		22		21
Gubernaculum length	14	10–12		12		9

Note: * denotes a male (Meib.44. N.p.) with a very short tail; × denoted a male (Meib.43. N.p.) with longer spicules.

Примечание: * — самец (Meib.44. N.p.) с очень коротким хвостом; × — самец (Meib.43. N.p.) с более длинными спикулами.

The latter species was previously recorded in the Bosphorus Strait outlet area (the Black Sea) as *Daptonema* sp. [Sergeeva et al., 2021].

Type material. Nine males and six females. Male holotype mounted on slide Meib.39. N.h. Male paratypes mounted on slides: Meib.40. N.p. – Meib.45. N.p., Meib.50. N.p. Female paratypes in pure glycerin: Meib.41. N.p., Meib.46. N.p. – Meib.49. N.p.

Type locality. The Black Sea, the Donuzlav Bay, 45°19'13"N, 33°0'50"E, sta. 3, silt with the smell of hydrogen sulfide, sediment depth of 2 m.

Etymology. The species name means “close to *mutilus*,” “similar to *mutilus*.”

Description. Male. Body cylindrical and gradually tapering towards posterior end. Cuticle striated. Somatic setae scattered along the body, 4–11 µm long. Cervical setae thin, 9–14 µm long. Lips well developed, high. Six short inner labial conical papillae (3 µm long) and a circle with 16 cephalic setae: 12 long setae (11–18 µm long) and 4 short setae (6–9 µm long). Stoma funnel-shaped. Cheilostoma with thin, smooth walls.

Pharyngostoma funnel, with weakly cuticularized walls. Pharynx muscular, almost cylindrical. Cardia 15–21 µm long, surrounded by intestine. Amphids circular, 8–9 µm in diameter. Pharynx cylindrical, about 8.9–12.2% of total body length. Nerve ring situated near middle of pharynx (45–52.8%). Secretory-excretory pore not observed. Reproductive system monorchic. Testis outstretched, situated to the right of intestine.

Spicules short (0.6–0.9 abd), slightly curved and expanded proximally. In proximally part of spicules, visible ejacular canal. Gubernaculum plate-like, slightly curved, about 42.9–63.6% of spicule length. Sperm cells globular, 11–15 µm wide. Tail conico-cylindrical, with elongated filiform portion; three terminal setae, 8–11 µm long, on the tail tip.

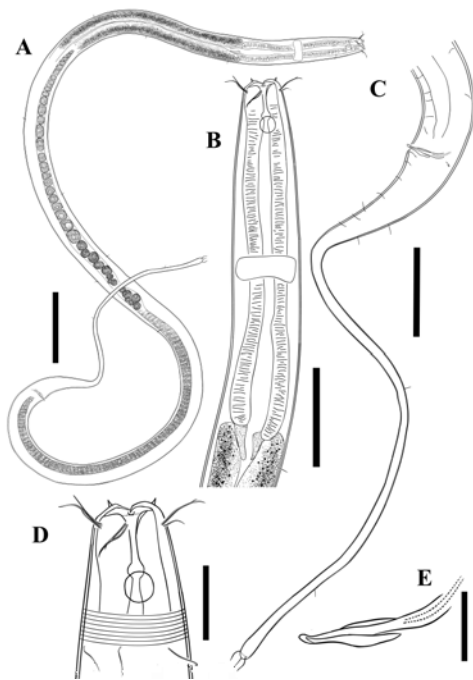


Fig. 2. *Stylotheristus paramutilus* sp. nov. Male holotype. A, general view; B, pharyngeal region; C, tail region; D, head; E, spicule. Scale bar: A, 100 µm; B, C, 50 µm; D, 20 µm; E, 10 µm

Рис. 2. *Stylotheristus paramutilus* sp. nov. Голо-тип (самец). А — общий вид; В — глотка; С — хвост; D — голова; E — спикула. Масштабная линейка: А — 100 мкм; В, С — 50 мкм; D — 20 мкм; E — 10 мкм

Female. Similar to male in general morphology. Cephalic sensilla arranged in a circle with 12 cephalic setae (10–18 µm long). Nerve ring at 50–57.4% of pharynx length from anterior. Reproductive system monodelphic. Ovary outstretched and on the left side of intestine. Vulva directed anteriorly, situated slightly posterior to mid-body (861–1,015 µm). Small copulatory plug visible to seal the vulva. Vagina long, with muscular walls. Spermatheca absent. Mature egg (127 × 43 µm) and spermatozoa present in uterus. Caudal glands not visible. Tail long, with three terminal setae (8–9 µm long).

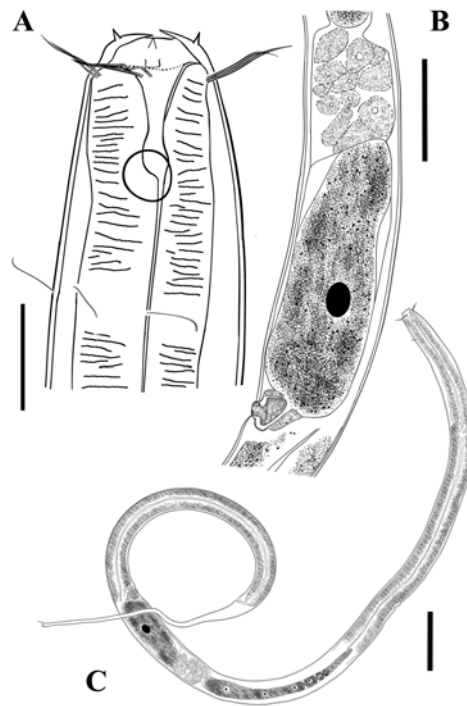


Fig. 3. *Stylotheristus paramutilus* sp. nov. Female paratype. A, head; B, vulval region; C, general view. Scale bar: A, 20 μ m; B, 50 μ m; C, 100 μ m

Рис. 3. *Stylotheristus paramutilus* sp. nov. Паратип (самка). А — голова; В — район вульвы; С — общий вид. Масштабная линейка: А — 20 мкм; В — 50 мкм; С — 100 мкм

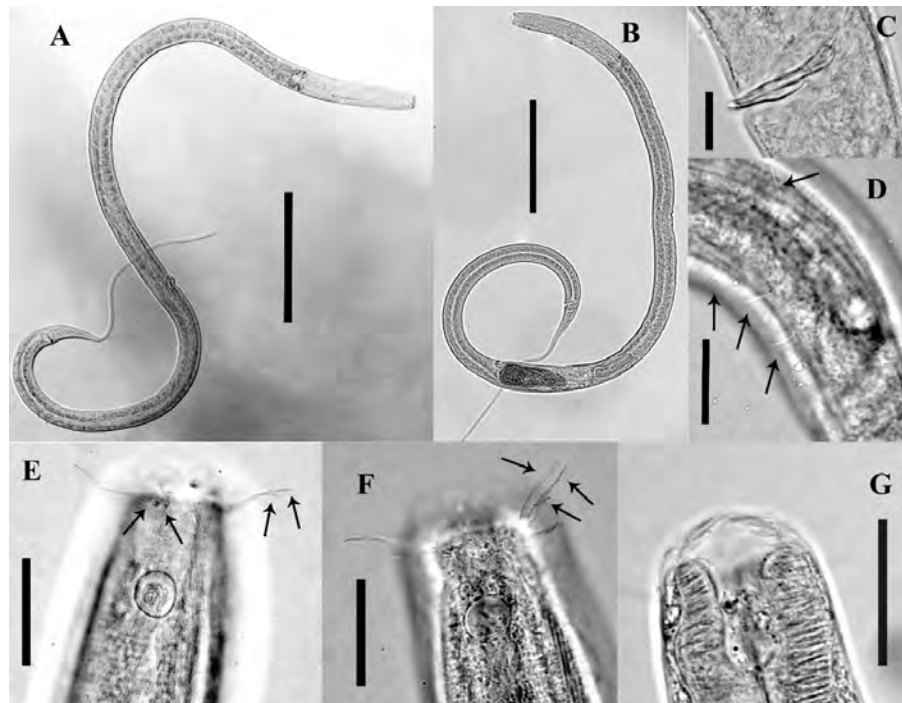


Fig. 4. *Stylotheristus paramutilus* sp. nov. A, male holotype, general view; B, female paratype, general view; C, male holotype, spicule; D, male paratype, preanal somatic setae; E, female paratype, head; F, male paratype, head; G, female paratype, buccal cavity. Scale bar: A, B, 200 μ m; C, 10 μ m; D–G, 20 μ m

Рис. 4. *Stylotheristus paramutilus* sp. nov. А — голотип (самец), общий вид; В — паратип (самка), общий вид; С — голотип (самец), спикула; D — паратип (самец), преанальные соматические щетинки; E — паратип (самка), голова; F — паратип (самец), голова; G, паратип (самка), ротовая полость. Масштабная линейка: А, В — 200 мкм; С — 10 мкм; D–G — 20 мкм

Diagnosis. *S. paramutilus* sp. nov. is characterized by body length of 1,545–1,875 μm ; 12 setiform cephalic sensilla in female; cervical setae present; spicules short and widening proximally; gubernaculum plate-like slightly curved; and tail 270–412 μm long (except for one male paratype, 120 μm long).

Differential diagnosis. *S. paramutilus* sp. nov. differs from all valid species (see Table 3) by number of cephalic setae in female (12 vs. 10); relatively shorter body in males (1,545–1,875 μm vs. 1,830–2,330 μm in *S. mutilus* and 1,968–2,052 μm in *S. multipapillatus*) and in females (1,657–1,820 μm vs. 1,970 μm in *S. mutilus* and 2,100–2,240 μm in *S. multipapillatus*); structure of the spicular apparatus (expand proximally vs. thin all over in *S. multipapillatus* and *S. mutilus*); and longer tail (c value of 4.5–5.8 [except for one male with 12.9] vs. 5.8–6.6 in *S. mutilus* and 6.8–8.6 in *S. multipapillatus*). *S. paramutilus* sp. nov. is similar in the body structure to *S. mutilus*, but differs from it by wider body in males (a value of 36.4–52.1 vs. 55–61). The new species differs from *S. multipapillatus* by precloacal supplements (absent vs. present).

Variability of body size and copulatory organs. Specimens from different areas of the Black Sea have significant variability in body and tail lengths; there are also slight differences in the shape and length of spicules (see Fig. 5, Table 2). Specimens from the Bosphorus Strait area are much longer and slightly slenderer than those from the Donuzlav and Laspi bays. One male (Meib.42. N.p.), from the Bosphorus Strait area, has straight spicules, and another male (Meib.41. N.p.) has proximally curved spicules (Fig. 5D, E). The third male paratype (Meib.43. N.p.), from the Donuzlav Bay, has longer spicules [27 μm (0.9 abd) vs. 17–22 μm (0.6–0.8 abd)] and ratio of spicule length to gubernaculum length (2.25 vs. 1.6–1.9) compared to other specimens (Fig. 5B). The fourth male paratype (Meib.44. N.p.), from the Donuzlav Bay, has shortened tail (3.3 abd vs. 9–13.3 abd) (Fig. 5A).

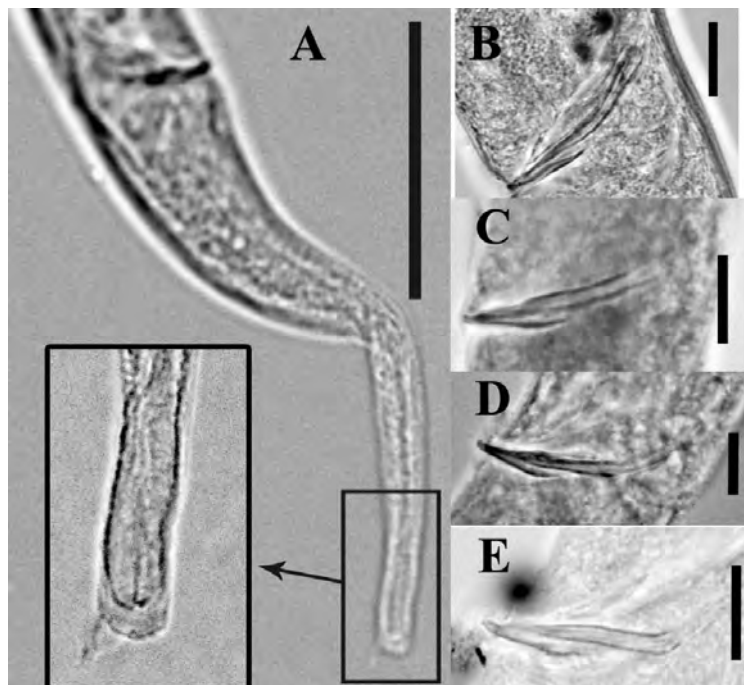


Fig. 5. *Stylotheristus paramutilus* sp. nov. A, male paratype, tail (the Donuzlav Bay); B–E, variation of shape of spicules in male paratypes: B, the Donuzlav Bay; C, the Laspi Bay; D–E, the Bosphorus Strait area. Scale bar: A, 50 μm ; B–E, 10 μm

Рис. 5. *Stylotheristus paramutilus* sp. nov. А — паратип (самец), хвост (залив Донузлав); В–Е — изменчивость формы спикул у паратипов самцов: В — залив Донузлав; С — бухта Ласпи; D–E — район пролива Босфор. Масштабная линейка: А — 50 мкм; В–Е — 10 мкм

Table 3. Morphological characters of *Stylotheristus* species. All values are in μm unless otherwise stated, except for the ratios a, b, c, and c'

Таблица 3. Морфологические характеристики видов *Stylotheristus*. Все значения приведены в мкм, если не указано иное, за исключением индексов a, b, c и c'

Character	<i>Stylotheristus paramutilus</i> sp. nov.		<i>Stylotheristus mutilus</i>		<i>Stylotheristus multipapillatus</i>	
	males	females	males	female	males	females
Body length	1,545–1,875	1,613–1,820	1,830–2,330	1,970	1,920–2,052	2,100–2,240
a	36.4–52.1	38.2–46.1	55–61	45	56.9–68.9	43.7–56.45
b	8.2–11.2	8.7–10.5	9.2–9.6	8.7	8–9	8.2–8.9
c	4.5–5.8	4.5–5.7	5.9–6.6	5.8	7.5–8.6	6.8–7.6
c'	9–13.3	12.2–16.2	11.2	14.3	7.4–9.8	9.7–11
Number of cephalic setae	16	12	16	10	16	10
V (%)		49.1–56.6		55		57–63
Spicule length	17–22		18–20		15.5–25	
Number of supplements	absent		absent		11–15	

It can be assumed that such morphological variability is determined by the adaptation of the species to different conditions of the waterbody. On the other hand, it is possible that in future, genetic methods applied to study individuals from various habitats will show the existence of different species of *Stylotheristus* genus in the Black Sea.

This work was carried out within the framework of IBSS state research assignment “Biodiversity as the basis for the sustainable functioning of marine ecosystems, criteria and scientific principles for its conservation” (No. 124022400148-4).

Acknowledgement. The authors are grateful to Professor Antje Boetius for the invitation to cooperate in the EU FP7 project HYPOX (*In situ* monitoring of oxygen depletion in hypoxic ecosystems of coastal and open seas, and land-locked water bodies), EC Grant 226213, and to all participants of the research cruises on the RV “Maria S. Merian” and “Arar.” The authors are grateful to PhD I. Bondarev, PhD S. Mazlumyan, PhD N. Revkov, and PhD V. Timofeev (IBSS) for participating in benthic sampling.

REFERENCES

1. Fonseca G., Bezerra T. N. Order Monhysterida Filipjev, 1929. In: *Handbook of Zoology. Gastrotricha, Cycloneuralia, Gnathifera*. Vol. 2. *Nematoda* / A. Schmidt-Rhaesa (Ed.). Berlin ; Boston : De Gruyter, 2014, pp. 435–465. <https://doi.org/10.1515/9783110274257>
2. Lorenzen S. Freilebende Meeresnematoden aus dem Sublitoral der Nordsee und der Kieler Bucht. *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven*, 1973, Bd. 14, pp. 103–130.
3. Lorenzen S. Revision der Xyalidae (freilebende Nematoden) auf der Grundlage einer kritischen Analyse von 56 Arten aus Nord- und Ostsee. *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven*, 1977, Bd. 16, pp. 197–261.
4. Mureșan M. Assessment of free-living marine nematodes community from the NW Romanian Black Sea shelf. *Geo-Eco-Marina*, 2012, vol. 18, pp. 133–145. <https://doi.org/10.5281/zenodo.56876>
5. Mureșan M. Diversity and distribution of free-living nematodes within periazotic level on the Romanian shelf of the Black Sea. *Geo-Eco-Marina*, 2014, vol. 20, pp. 19–28.
6. *Nemys: World Database of Nematodes* : [site], 2023. URL: <https://nemys.ugent.be> [accessed: 23.06.2023]. <https://doi.org/10.14284/366>
7. *OBIS: Ocean Biogeographic Information System* : [site]. URL: <https://obis.org/taxon/153200> [accessed: 08.07.2023].
8. Pinto T. K., Neres P. F. Four new species of free-living nematodes from shallow continental

- shelf of Portugal. *Zootaxa*, 2020, vol. 4722, no. 1, pp. 1–33. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4722.1.1>
9. Revkova T. N. Struktura taksotsena svobodno-zhivushchikh nematod v bukhte Kruglaya (Omega) (Chernoe more). In: “*Pontus Euxinus – 2015*” : tezisy IX Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii molodykh uchenykh (s mezhdunarodnym uchastiem) po problemam vodnykh ekosistem, posvyashchenoi 100-letiyu so dnya rozhdeniya d. b. n., prof., chl.-kor. AN USSR V. N. Greze, 17–20 Nov., 2015. Sevastopol : DigitPrint, 2015, pp. 144–145. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1855>
 10. Revkov N. K., Boltacheva N. A., Revkova T. N., Bondarenko L. V., Schurov S. V., Lukjanova L. F. Bottom fauna of lake Donuzlav under conditions of industrial sand mining. *Ekosistemy*, 2021, iss. 27, pp. 5–22. (in Russ.). <https://doi.org/10.37279/2414-4738-2021-27-5-22>
 11. Ryss A. Y. Express technique to prepare permanent collection slides of nematodes. *Zoosystematica Rossica*, 2002, vol. 11, no. 2, pp. 257–260. <http://doi.org/10.31610/zsr/2002.11.2.257>
 12. Sergeeva N. G. Meiobenthos in the region with the methane gas seeps. In: *Modern Conditions of Biological Diversity in Near-shore Zone of Crimea (the Black Sea Sector)* / V. N. Eremeev, A. V. Gaevskaya (Eds). Sevastopol : Ekosi-Gidrofizika, 2003, pp. 258–267. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1467>
 13. Sergeeva N. G., Kharkevych Kh. O., Revkova T. N. Modern structure of meiobenthos of the north-western shelf of the Black Sea. In: *From the Caspian to Mediterranean: Environmental Change and Human Response During the Quaternary (2013–2017)* : proceedings of the IGCP 610 First Plenary Conference and Field Trip, Illia State University, Tbilisi, Georgia, 12–19 October, 2013. Tbilisi : LTD “Sachino”, 2013, pp. 126–129.
 14. Sergeeva N. G., Revkova T. N., Ürkmez D. Meiobenthic assemblages of the Laspi Bay (Crimea, Black Sea): Taxonomic diversity and quantitative development. *Acta Aquatica Turcica*, 2023, vol. 19, iss. 1, pp. 58–70. <https://doi.org/10.22392/actaquatr.1169181>
 15. Sergeeva N. G., Ürkmez D., Dovgal I. V., Sezgin M. Protists (Ciliophora, Gromiida, Foraminifera) in the Black Sea meiobenthic communities. *Journal of the Black Sea/Mediterranean Environment*, 2017, vol. 23, no. 2, pp. 121–155.
 16. Sergeeva N. G., Ürkmez D., Revkova T. N. Meiobenthic nematodes at the deep oxic/anoxic boundary of the Black Sea (Istanbul Strait Outlet Area) with new records for Turkey. *Regional Studies in Marine Science*, 2021, vol. 46, art. no. 101904 (12 p.). <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.101904>
 17. Shnyukov E., Yanko-Hombach V. Black Sea methane and marine biota (case study). In: *Mud Volcanoes of the Black Sea Region and Their Environmental Significance*. Cham, Switzerland : Springer, 2020, pp. 449–485. https://doi.org/10.1007/978-3-030-40316-4_11
 18. Venekey V., Gheller P. F., Maria T. F., Brustolin M. C., Kandratavicius N., Vieira D. C., Brito S., Souza G. S., Fonseca G. The state of the art of Xyalidae (Nematoda, Monhysterida) with reference to the Brazilian records. *Marine Biodiversity*, 2014, vol. 44, iss. 3, pp. 367–390. <https://doi.org/10.1007/s12526-014-0226-3>
 19. Vorobyova L. V., Kulakova I. I. *Contemporary State of the Meiobenthos in the Western Black Sea*. Odesa : Astroprint, 2009, 126 p.
 20. Zaika V. E., Ivanova E. A., Sergeeva N. G. Seasonal changes of meiobenthos of the Sevastopol Bays with the analysis of influence of bottom hypoxia. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2011, vol. 2, sep. iss. 2, pp. 29–36. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1115>
 21. Yanko V. V., Kravchuk A. O., Kulakova I. I. *Meiobenthos of Methane Outlets of the Black Sea*. Odesa : Feniks, 2017, 240 p. (in Russ.)

**STYLOTHERISTUS PARAMUTILUS SP. NOV. (NEMATODA: XYALIDAE),
НОВЫЙ ВИД НЕМАТОД ИЗ ЧЁРНОГО МОРЯ**

Т. Н. Ревкова, Н. Г. Сергеева

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация
E-mail: alinka8314@gmail.com

Приведены иллюстрации и описание *Stylotheristus paramutilus* sp. nov. из сборов донных осадков мелководных и глубоководных зон Чёрного моря. Новый вид характеризуется хорошо развитой губной областью, 12 щетинковидными головными сенсиллами у самки и 16 у самца; наличием шейных щетинок; спикулами (0,6–0,9 анального диаметра), расширяющимися проксимально; пластинчатым рульком, слегка изогнутым; конико-цилиндрическим хвостом, равным 4,5–5,8 анального диаметра (кроме одного самца, значение у которого составило 12,9 анального диаметра) и 3 щетинками на кончике хвоста. В настоящем исследовании описана первая находка рода *Stylotheristus* в Чёрном море. *S. paramutilus* sp. nov. характеризуется широким пространственным и батиметрическим (глубины от 2 до 250 м) распространением в Чёрном море — как в различных районах Крыма, так и на выходе из пролива Босфор. Сделано заключение о необходимости проведения в будущем молекулярного анализа для подтверждения принадлежности черноморских представителей из разных местообитаний к одному виду.

Ключевые слова: Monhysterida, свободноживущие морские нематоды, систематика, распределение, глубоководный, мелководный

УДК 582.263-11:[57.04:665.7]

**АНАЛИЗ ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ КЛЕТОК
ACROSIPHONIA ARCTA (DILLWYN) GAIN
НА РАННЕЙ СТАДИИ ФОРМИРОВАНИЯ СТРЕСС-РЕАКЦИИ
ПОД ДЕЙСТВИЕМ ЭМУЛЬСИИ ДИЗЕЛЬНОГО ТОПЛИВА**

© 2024 г. И. В. Рыжик¹, Д. О. Салахов¹, М. В. Макаров¹, М. Ю. Меньшакова²

¹Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск, Российская Федерация

²Мурманский арктический университет, Мурманск, Российская Федерация

E-mail: alaria@yandex.ru

Поступила в редакцию 29.07.2022; после доработки 24.03.2023;
принята к публикации 09.10.2023; опубликована онлайн 22.03.2024.

Проведено исследование особенностей формирования стрессовой реакции в клетках зелёной водоросли *Acrosiphonia arcta* на воздействие эмульсии дизельного топлива. Проанализированы изменения показателей окислительного стресса (концентрация перекиси водорода и накопление продуктов перекисного окисления липидов), активность ферментов антиоксидантной системы, интенсивность фотосинтеза и состояние клеток. Показано, что в течение первых суток воздействия токсиканта в клетках происходит развитие плазмолиза и нарушение структуры хлоропластов. Стрессовая реакция формируется поэтапно: на первом этапе увеличивается количество перекиси водорода, изменяется концентрация продуктов перекисного окисления липидов, повышается активность супероксиддисмутазы; на втором этапе происходит активизация каталазы; к концу первых суток воздействия на фоне снижения активности каталазы увеличивается активность пероксидазы (третий этап). Интенсивность фотосинтеза снижается к концу эксперимента. Выдвинуто предположение, что под воздействием эмульсии дизельного топлива может происходить нарушение суточной динамики биологических циклов ряда ферментов.

Ключевые слова: *Acrosiphonia arcta*, дизельное топливо, каталаза, супероксиддисмутаза, пероксидаза, перекисное окисление липидов, перекись водорода, интенсивность фотосинтеза

Acrosiphonia arcta (Dillwyn) Gain, 1912 — вид зелёных водорослей, который широко представлен в литоральной зоне Баренцева моря [Malavenda, 2018], где может формировать достаточно большие заросли. Он относится к первопоселенцам, подготавливающим субстрат для заселения многолетними видами водорослей, например фукусовыми. *A. arcta* имеет высокие адаптационные возможности, так как выдерживает широкий диапазон колебаний факторов внешней среды (к примеру, температуры и освещённости) [Sussmann, Scrosati, 2011].

С интенсивным развитием промышленности неизбежно увеличивается антропогенная нагрузка, в том числе растёт поступление в окружающую среду нефтеуглеводородов [Патин, 2008]. В приморских городах наиболее уязвимой является прибрежная зона, поскольку на неё оказывается воздействие как с суши, так и с моря. Флора таких участков побережья бедна по видовому составу; здесь выживают растения, у которых сформированы механизмы обезвреживания токсикантов и/или адаптации к их присутствию [Мильчакова, Шахматова, 2007; Malavenda,

2018; Shakhmatova, Milchakova, 2014]. Нефтепродукты замедляют рост, что было показано на *Ascophyllum nodosum* и *Laminaria digitata* [Bokn, 1985], нарушают формирование зигот и развитие фукоидов [Thélin, 1981]. На примере фукусовых также было зарегистрировано отсутствие значительных изменений интенсивности фотосинтеза и концентрации пигментов как при длительном [Voskoboinikov et al., 2004], так и при кратковременном [Степаньян, 2014] воздействии нефтепродуктов, однако биохимический состав и активность ферментов существенно изменялись под их влиянием [Shakhmatova, Ryzhik, 2020; Voskoboinikov et al., 2004]. Между тем при действии нефтепродуктов на зелёные водоросли были отмечены снижение интенсивности фотосинтеза, а также значительные повреждения и изменение биохимического состава клеток [Воскобойников и др., 2018; El Maghraby, Hassan, 2021; Klindukh et al., 2021; Pilatti et al., 2016; Ryzhik, Makarov, 2019].

У организма при встрече с токсикантом поэтапно активируются несколько систем защиты [Колупаев, 2007; Apel, Hirt, 2004]. В первую очередь происходит интенсификация образования активных форм кислорода [Pokora, Tukaj, 2010; Vega-López et al., 2013], которые активируют систему антиоксидантной защиты (каталаза, супероксиддисмутаза, глутатионпероксидаза и др.) [Alscher et al., 2002]. Изменения активности супероксиддисмутазы были зафиксированы для *Chlorella vulgaris* [Calderón-Delgado et al., 2019], *Phaeodactylum tricornutum* [Wang et al., 2008] и *Ulvaria obscura* [Salakhov et al., 2020], а активности каталазы — для *Palmaria palmata* [Voskoboinikov et al., 2020] и ульвовых водорослей [Pilatti et al., 2016; Ryzhik, Makarov, 2019]. Характер изменения активности ферментов зависит от величины и продолжительности действия стрессового фактора. При хроническом воздействии запускаются глубинные перестройки циклов синтеза белков/аминокислот, липидного обмена (изменение состава жирных кислот и липидов) и т. д. [Nechev et al., 2002; Ramadass et al., 2015].

Антиоксидантные ферменты, являясь биомаркерами, могут быть использованы для выявления метаболических нарушений, вызванных ксенобиотиками [Шахматова, 2004; Díaz-Báez et al., 2004; Geret et al., 2003; Inupakutika et al., 2016; Mallick, 2004]. Скорость, с которой активируются системы защиты, важна для дальнейшей адаптации организма к токсиканту.

Между тем вопросы скорости формирования стресс-реакции и особенности включения разных компонентов антиоксидантной системы в процесс защиты клетки от окислительного стресса, особенно у водорослей-макрофитов, произрастающих в арктической зоне, остаются слабоизученными. Мы предполагаем, что по интенсивности развития ответной реакции и по изменению активности ферментов можно будет судить о дальнейшей судьбе растений: смогут ли они адаптироваться к воздействию токсиканта или погибнут. Как было отмечено ранее, судьба клеток будет зависеть от изменений, происходящих в момент контакта с токсикантом [Shiu et al., 2020]. Таким образом, анализ показателей антиоксидантной системы и фотосинтетической активности в первые сутки контакта клетки с нефтепродуктами имеет большое значение для понимания механизмов формирования адаптации.

Цель настоящего исследования — оценить скорость активизации антиоксидантной системы *Acrosiphonia arcta* в ответ на контакт растения с эмульсией дизельного топлива. Характер воздействия будет проанализирован по маркерам окислительного стресса (концентрация перекиси водорода и продуктов перекисного окисления липидов) и по состоянию ферментов антиоксидантной системы (супероксиддисмутаза, каталаза и пероксидаза).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Экспериментальные работы выполняли в июле 2020 г. на сезонной биостанции ММБИ РАН (посёлок Дальние Зеленцы, восточное побережье Баренцева моря). Данный район относится к экологически чистым местам произрастания водорослей.

Талломы водорослей собрали на литорали губы Дальнезеленецкой и поместили в лабораторные условия — в термостатируемое помещение с освещением $150 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$ (24 ч свет : 0 ч темнота), температурой воды $+8 \dots +10^\circ \text{C}$ и постоянной аэрацией сосудов с растениями. Используемый режим освещения был обусловлен особенностями фотопериода (полярный день) в момент проведения эксперимента. Водоросли акклимировали к лабораторным условиям в течение трёх суток. В дальнейшем часть растений помещали в контрольные сосуды [чистая морская вода солёностью 33 ‰] и в экспериментальные [морская вода солёностью 33 ‰ с добавлением летнего дизельного топлива (ГОСТ 305-82) в концентрации $43 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$]. В каждый вариант эксперимента помещали по 8 талломов водорослей (общая масса не более 50 г). Используемая концентрация нефтепродукта соответствовала максимальной, которая была отмечена для вод прибрежной зоны Кольского залива в период с 2014 по 2016 г.

Длительность эксперимента составляла одни сутки. Измерения показателей проводили в течение суток через 1, 3, 7, 10 и 24 ч, в трёх повторностях. Обработано 70 проб. Физиолого-биохимические показатели определяли на спектрофотометре ПЭ-5300ВИ («Экротех», Россия).

Содержание перекиси водорода определяли по модифицированной спектрофотометрической методике D. Bellincampi с соавторами [2000]. Метод основан на окислении ионов железа Fe^{2+} перекисью водорода до ионов железа Fe^{3+} , которые образуют окрашенные соединения с ксиленоловым оранжевым. Оптическую плотность измеряли при длине волны 560 нм.

Уровень перекисного окисления липидов (далее — ПОЛ) оценивали по накоплению активных продуктов тиобарбитуровой кислоты [Esterbauer, Cheeseman, 1990]. Измерение проводили при длине волны 540 нм.

Супернатант для определения активности каталазы и супероксиддисмутазы (далее — КАТ и СОД соответственно) получали следующим образом. Водоросли массой 150–200 мг растирали на льду в ступке с добавлением 2000 мкл экстракционного буфера (K/Na-фосфатный буфер). Гомогенат центрифугировали 5 мин при 12 000 g, после этого отбирали надосадочную жидкость (супернатант).

Активность КАТ измеряли с помощью модифицированного спектрофотометрического метода [Королюк и др., 1988]: к 0,1 мл супернатанта приливали 2 мл 0,03%-ного раствора перекиси водорода. В холостую пробу вместо супернатанта вносили 0,1 мл дистиллированной воды. Реакцию останавливали через 10 мин добавлением 1 мл 4%-ного молибдата аммония. Интенсивность развивающейся окраски измеряли при длине волны 410 нм против контрольной пробы, в которую вместо перекиси водорода вносили 2 мл воды.

Активность СОД определяли по [Giannopolitis, Ries, 1977]. Оптическую плотность содержимого пробирок измеряли при длине волны 560 нм. Расчёт активности ферментов (КАТ и СОД) проводили на сухой вес.

Активность пероксидазы анализировали по методу Бояркина [Методы биохимического исследования растений, 1987], основанному на определении скорости окисления бензидина при наличии перекиси водорода и пероксидазы. Измерения оптической плотности проводили при длине волны 590 нм ежесекундно в течение 120 с. При расчёте учитывали разницу между начальной и конечной оптической плотностью. Определение активности фермента проводили на сухой вес.

Интенсивность фотосинтеза (далее — ИФ) измеряли титриметрическим методом Винклера, рассчитывали изменение содержания кислорода в воде за период инкубации талломов (мкг O_2 на 1 г сырой массы таллома в ч). Контролем служили водоросли в ёмкостях без нефтепродуктов.

Содержание сухого вещества определяли согласно общепринятой методике [Методы биохимического исследования растений, 1987]. Для этого талломы водоросли после удаления с поверхности капельной влаги с помощью фильтровальной бумаги взвешивали

на весах ВЛТЭ-310 («Госметр», Россия) (точность 0,001 мг), высушивали в сушильном шкафу в течение 24 ч до постоянного веса при +105 °С и повторно взвешивали. Содержание сухого вещества оценивали как долю сухой массы от сырой.

Анализ состояния клеток водорослей проводили методом световой микроскопии с использованием микроскопа Микмед-6 (ЛОМО, Россия) при увеличении $\times 400$.

Достоверность различий между вариантами рассчитывали для исходных данных с применением *t*-критерия Стьюдента при вероятности 95 % ($p \leq 0,05$). Для оценки значимости влияния фактора загрязнённости использовали однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Для обработки и анализа полученных данных применяли статистический пакет программы MS Office Excel 2010.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Состояние клеток водорослей. Контрольные образцы к концу эксперимента оставались в интактном состоянии (рис. 1А). У опытных образцов после 3 ч исследования наблюдали расширение структур перфорированного хлоропласта. К концу первых суток хлоропласт уменьшался, приобретая в ряде клеток зернистую структуру. Отмечено развитие плазмолиза (рис. 1Б, В).



Рис. 1. Клетки *Acrosiphonia arcta* к концу эксперимента (24 ч): А — контроль; Б, В — клетки после нахождения в воде с дизельным топливом

Fig. 1. *Acrosiphonia arcta* cells at the end of the experiment (24 h): А, the control; Б, В, cells after exposure to water containing diesel fuel

Маркеры окислительного стресса. В норме в клетках постоянно присутствуют перекись водорода, уровень которой колеблется в пределах $0,004\text{--}0,005$ кмоль·г⁻¹ сухого веса, и продукты перекисного окисления липидов, концентрация которых составляет $0,003\text{--}0,005$ у. е.·г⁻¹ сухого веса. Уменьшение и увеличение концентрации этих веществ в клетке обусловлены, скорее всего, наличием суточных ритмов изменения активности физиологических процессов (рис. 2А, Б).

Под действием дизельного топлива у экспериментальных образцов концентрация перекиси водорода в течение 1-го часа увеличивается в 1,5 раза; затем происходит постепенное её уменьшение (в 2 раза). Уровень ПОЛ у экспериментальных водорослей на протяжении 1-го часа снижается; в дальнейшем, к 7-му часу опыта, он повышается практически вдвое; к 10-му часу наблюдений уровень снижается. К концу эксперимента ПОЛ усиливается.

При этом необходимо отметить, что изменения уровня ПОЛ в контроле и опыте находятся в противофазе. Через 1 и 10 ч эксперимента в контроле зафиксировано накопление продуктов ПОЛ, тогда как в опыте в это же время концентрация продуктов ПОЛ значительно уменьшилась (рис. 2А, Б).

Активность ферментов антиоксидантной системы. Активность СОД в контроле в период с 1-го по 7-й час исследования оставалась неизменной, на 10-й час увеличивалась в 1,3 раза и до конца эксперимента не изменялась. Под воздействием дизельного топлива активность СОД росла в 1,5 раза в 1-й час эксперимента, снижалась в 2 раза на 7-й час и сравнивалась с аналогичным показателем в контроле к первым суткам (рис. 2В).

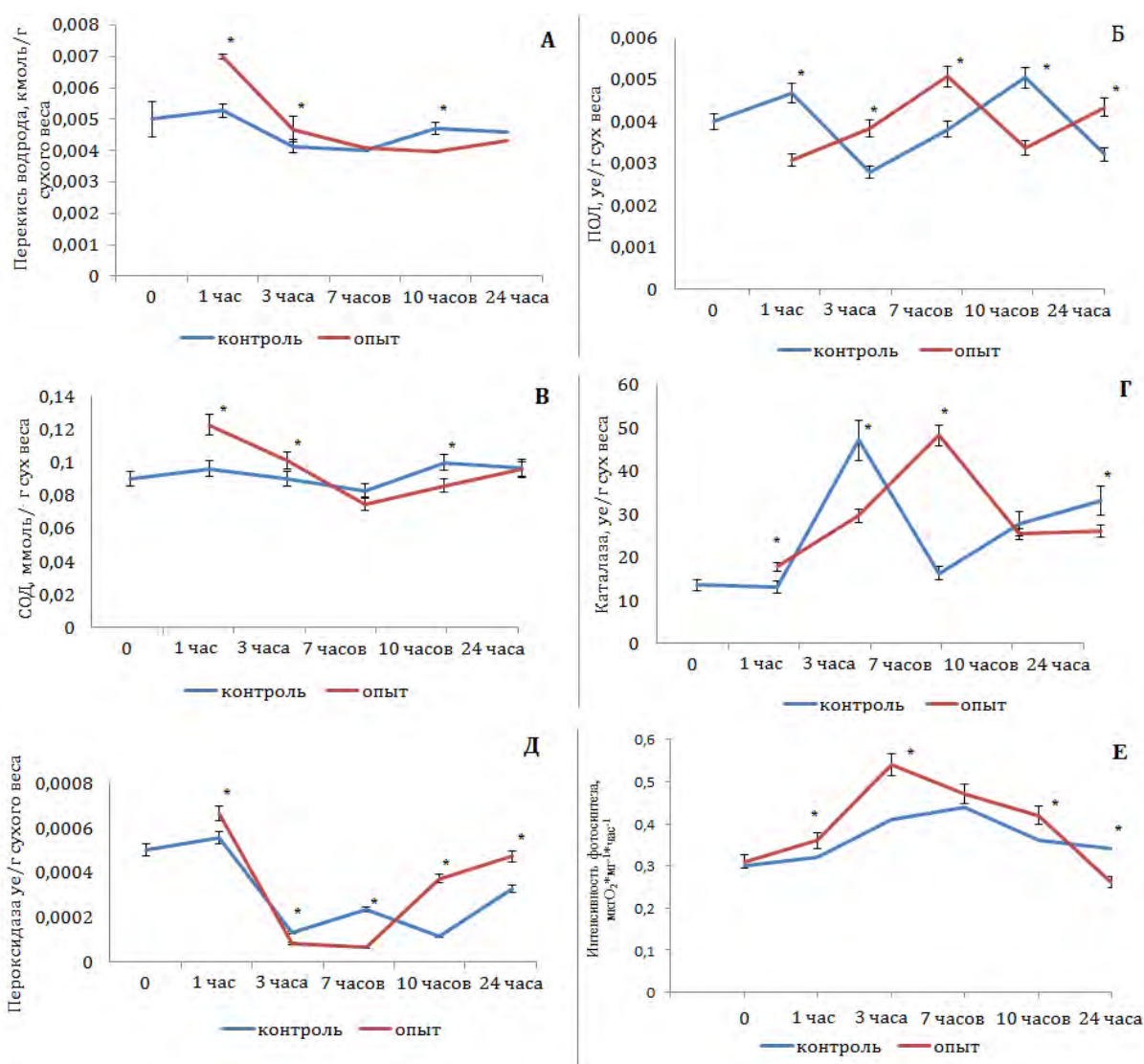


Рис. 2. Изменение основных физиолого-биохимических показателей *Acrosiphonia arcta* в течение эксперимента: А — концентрация перекиси водорода; Б — уровень перекисного окисления липидов; В — активность супероксиддисмутазы; Г — активность каталазы; Д — активность пероксидазы; Е — интенсивность фотосинтеза. Данные на графиках представлены в виде средних арифметических; бары обозначают стандартное отклонение [* — достоверные различия с контролем ($p \leq 0,05$)]

Fig. 2. Changes in the main physiological and biochemical parameters of *Acrosiphonia arcta* during the experiment: А, hydrogen peroxide concentration; Б, the level of lipid peroxidation; В, superoxide dismutase activity; Г, catalase activity; Д, peroxidase activity; Е, rate of photosynthesis. Data in the graphs are presented as arithmetic means; bars indicate standard deviation [* marks significant differences with the control ($p \leq 0.05$)]

Активность КАТ в контроле не изменялась в течение 1-го часа исследования. На 3-й час отмечено повышение активности КАТ в 3,6 раза, на 7-й час — уменьшение в 3 раза, на 10-й час — увеличение в 1,5 раза с сохранением высоких значений до конца измерений. В опытных образцах происходило постепенное повышение активности КАТ (в 3 раза) с 1-го по 7-й час измерений, на 10-й час активность фермента снижалась в 2,5 раза и до конца эксперимента оставалась неизменной (рис. 2Г).

Активность пероксидазы в течение эксперимента у контрольных и опытных образцов изменялась значительно.

В контроле наблюдали волнообразное изменение активности фермента. В течение 1-го часа отмечено незначительное повышение активности пероксидазы, а на 3-й час — снижение в 6 раз. В период с 3-го по 7-й час активность росла в 2 раза, затем снижалась в 2 раза, к концу эксперимента (24-й час) увеличивалась в 3 раза по сравнению с предыдущими значениями (рис. 2Д). У опытных образцов также происходило повышение активности пероксидазы на 1-й час эксперимента (в 1,3 раза) и снижение на 3-й час (в 7 раз). В то же время, начиная с 7-го часа эксперимента, было зарегистрировано увеличение активности пероксидазы, которая к 10-му часу исследования увеличивалась в 5 раз, а к 24-му — в 1,5 раза по сравнению с предыдущими значениями показателя и была достоверно выше контроля (рис. 2Д).

Интенсивность фотосинтеза. В ходе эксперимента была также измерена ИФ (рис. 2Е). В первые часы у опытных образцов происходило повышение ИФ по сравнению с контролем. Наиболее существенные отличия наблюдали на 3-й час измерений: значения были в 1,3 раза выше контроля. К окончанию эксперимента ИФ опытных образцов стала ниже таковой контрольных в 1,3 раза.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изменение активности ферментов антиоксидантной системы в ответ на действие стрессоров разной природы — это универсальная реакция любого организма [Мильчакова, Шахматова, 2007; Шахматова, 2004; Regoli et al., 2002; Ryzhik et al., 2019; Sardi et al., 2016; Zhang et al., 2004]. В литературе в основном обсуждаются долговременное воздействие нефтепродуктов и соответствующие перестройки в организме. Например, на *Nupnea musciformis* продемонстрирован сложный характер изменения различных биохимических показателей — снижение содержания хлорофилла *a* и фенольных соединений и повышение концентрации каротиноидов. Также отмечено изменение морфологии клетки, в частности структуры поверхности клеточной стенки [Ramlov et al., 2014, 2019]. На микроводорослях *Pseudokirchneriella subcapitata* продемонстрировано, что свежее и (в большей степени) отработанное моторное масло вызывало повышение активности антиоксидантных ферментов (вначале увеличивалась активность СОД, потом — пероксидазы и КАТ); таким образом, уменьшалось окислительное повреждение биомолекул [Ramadass et al., 2015]. В клетках зелёных водорослей при длительном воздействии токсиканта показаны развитие плазмоллиза, разрушение хлоропластов и т. д. [Воскобойников и др., 2018; Salakhov et al., 2021].

Зачастую в долговременных экспериментах не удаётся выявить истинную ответную реакцию на воздействие токсиканта. Например, в работах на *Fucus vesiculosus* не было зарегистрировано увеличение активности КАТ после длительного (более 10 дней) контакта с дизельным топливом [Ryzhik et al., 2019]. Однако в природных условиях активность КАТ была достоверно выше у водорослей, подверженных хроническому действию высокого уровня загрязнения, чем у растений из экологически чистых районов [Shakhmatova, Ryzhik, 2020].

В данном исследовании показано изменение активности антиоксидантных ферментов в клетках *A. arcta* в ответ на воздействие дизельного топлива в течение первых суток эксперимента. К настоящему времени установлено, что интенсификация образования активных форм

кислорода приводит к увеличению активности антиоксидантных ферментов, участвующих в формировании долговременных адаптаций [Колупаев, 2007; Колупаев, Карпец, 2010; Рогожин, 2004; Migdal, Serres, 2011].

Результаты нашего исследования показали, что к 1-му часу воздействия в клетках растений начинают формироваться стрессовые реакции, в частности развивается плазмолиз и нарушается структура хлоропластов.

В ходе первых суток можно выделить три блока быстрых стрессовых реакций, которые запускаются поэтапно. Один из первых, реализуемый сразу после начала воздействия, — интенсификация процессов ПОЛ. Малоновый диальдегид и другие продукты ПОЛ являются своеобразными сигналами для усиления синтеза ферментов антиоксидантной системы. После 1-го часа эксперимента были отмечены уменьшение уровня ПОЛ и повышение активности СОД по сравнению с контролем. Процессы ПОЛ развиваются с большой скоростью; как показано на примере высших растений (проростки пшеницы), значительное накопление продуктов ПОЛ может происходить уже в течение первых 10–15 мин воздействия [Рогожин, 2004]. Для их обезвреживания используется тот пул СОД, который присутствовал в клетке до начала воздействия. Также запускается синтез *de novo*, поскольку СОД относится к индуцируемым ферментам. Согласно литературным данным, на примере исследования влияния ультрафиолетового излучения на проростки пшеницы продемонстрировано, что на начальных этапах воздействия для утилизации активных форм кислорода используется имеющийся запас СОД, а затем уже запускается синтез фермента [Рогожин, 2004]. Параллельно мы можем наблюдать в клетках *Acrosiphonia* увеличение концентрации перекиси водорода. Также в этот период активируется синтез КАТ, максимум активности которой приходится на 7-й час измерений (второй блок реакций).

В дальнейшем у исследуемых водорослей уменьшается концентрация КАТ и повышается уровень пероксидазы (третий этап). Выявленные особенности могут быть следствием ингибирования активности КАТ высокими концентрациями перекиси водорода и/или продуктами расщепления нефтеуглеводородов и возможным переходом этого фермента в другую форму, которая позволяет выполнять оксигеназную функцию [Колупаев, Карпец, 2010; Колупаев и др., 2011]. При этом снижение активности КАТ сопровождалось увеличением активности пероксидазы, что с учётом сходства выполняемых ими функций свидетельствует о компенсаторном характере изменений. В публикациях ряда авторов были показаны компенсаторные перестройки одних компонентов антиоксидантной системы при ингибировании активности / снижении содержания других её компонентов [Мирошниченко, 1992; Apel, Hirt, 2004].

Также в работе отмечено повышение ИФ у опытных растений в первые часы измерений (1, 3, 7 и 10-й) и снижение к концу эксперимента.

Наблюдаемое нами повышение ИФ в первые часы опыта, возможно, связано с особенностями метода Винклера, в котором для измерения фотосинтеза растения переносят в среду без токсиканта на период от 30 мин до 1 ч. Мы предполагаем, что перенесение растений в чистую воду для измерения вызвало временную активацию фотосинтеза, так как снизилось токсическое влияние дизельного топлива. Между тем при более длительном нахождении растений в эксперименте данный эффект не был зарегистрирован, поскольку в их клетках накапливаются необратимые изменения. Таким образом, смещение прооксидантно-антиоксидантных реакций в сторону процессов ПОЛ в клетках опытных растений после суток эксперимента, вероятно, привело к изменению структуры хлоропластов, плазмолизу и, соответственно, снижению ИФ.

Изменения физиологических показателей в течение первых часов действия стрессоров были отмечены для разных групп организмов, и затрагивали они не только состояние антиоксидантной системы, но и белоксинтезирующий и энергетический аппараты клетки. Например, для микроводорослей и микроорганизмов были продемонстрированы значительные изменения

в соотношениях белки/углеводы и скорость роста / выживаемость клеток, которые происходят при контакте с растворённым дизельным топливом в течение первых суток воздействия [Shiu et al., 2020]. В исследованиях влияния плёнки нефтепродуктов показано, что при кратковременном её воздействии (один приливно-отливной цикл) у зелёных водорослей регистрируют плазмолиз клеток, снижение ИФ и увеличение интенсивности дыхания [Ryzhik, Makarov, 2019].

В то же время нами установлен сдвиг суточного цикла КАТ и уровня ПОЛ в опытных образцах по сравнению с контрольными. Это может свидетельствовать о нарушении суточных ритмов активности фермента КАТ и процессов ПОЛ. В ряде публикаций было показано существование у водорослей биологических ритмов выработки антиоксидантов, имеющих большое значение для функционирования клеток [Carvalho et al., 2004]. Аналогичный эффект был отмечен в работах по изучению влияния ультрафиолетового излучения на состояние антиоксидантного комплекса злаковых растений [Рогожин, 2004]. Нарушение ритмов может негативно сказываться на устойчивости растений в меняющихся условиях внешней среды, что подтверждают полученные нами результаты.

Таким образом, результаты исследований позволили установить, что увеличение активности антиоксидантных ферментов в клетках *Acrosiphonia arcta*, подвергавшихся действию дизельного топлива, происходит в течение 1-го часа опыта и является адаптивной реакцией растений на повышение концентрации перекиси водорода. На протяжении эксперимента установлены разные временные максимумы активности СОД, КАТ и пероксидазы, что соответствует современным представлениям о последовательности реализации антиоксидантного ответа: СОД → КАТ/пероксидаза.

При этом негативное воздействие дизельного топлива обусловлено нарушением не только физиологических процессов в клетках, но и, вероятно, биоритмов, позволяющих организмам адаптироваться к периодически изменяющимся факторам.

Это особенно актуально для литоральных растений, подвергающихся воздействию периодически изменяющихся факторов среды, в частности приливно-отливного цикла, когда нарушение синхронизации может привести к гибели водорослей.

Исследование выполнено в рамках гранта Российского научного фонда № 22-17-00243 «Радиационная океанология и геоэкология прибрежного шельфа Баренцева и Белого морей. Биокосные взаимодействия в системе донные отложения — вода — макроводоросли — микроорганизмы, их роль в ремедиации морской прибрежной экосистемы при радиационном и химическом загрязнении в условиях Арктики».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Воскобойников Г. М., Лопушанская Е. М., Жаковская З. А., Метелькова Л. О., Матисов Г. Г. 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., Lopushanskaya E. M., Zhakovskaya Z. A., Metelkova L. O., Matishov G. G. Participation of the green algae *Ulvaria obscura* in bioremediation of 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. Колупаев Ю. Е. Активные формы кислорода в растениях при действии стрессоров: образование и возможные функции // Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія «Біологія». 2007. Вип. 3 (12). С. 6–26. [Kolupaev Yu. Ye. Reactive oxygen species in plants at stressors action: Formation and possible functions. *Visnyk Kharkivskoho natsionalnoho universytetu imeni V. N. Karazina. Seriiia "Biologhiia"*, 2007, iss. 3 (12), pp. 6–26. (in Russ.)]
3. Колупаев Ю. Е., Карпец Ю. В. *Формирование адаптивных реакций растений на действие абиотических стрессоров*. Киев : Основа, 2010. 352 с. [Kolupaev Yu. Ye., Karpets Yu. V.

- Formirovanie adaptivnykh reaktsii rastenii na deistvie abioticheskikh stressorov.* Kyiv : Osnova, 2010, 352 p. (in Russ.)]
4. Колупаев Ю. Е., Карпец Ю. В., Обозный А. И. Антиоксидантная система растений: участие в клеточной сигнализации и адаптации к действию стрессоров // *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна. Серія «Біологія»*. 2011. Вип. 1 (22). С. 6–34. [Kolupaev Yu. Ye., Karpets Yu. V., Oboznii O. I. Plants antioxidative system: Participation in cell signaling and adaptation to influence of stressors. *Visnyk Kharkivskoho natsionalnoho universytetu imeni V. N. Karazina. Seriiia "Biologiia"*, 2011, iss. 1 (22), pp. 6–34. (in Russ.)]
 5. Королюк М. А., Иванова Л. И., Майорова И. Г., Токарев В. Е. Метод определения активности каталазы. *Лабораторное дело*. 1988. № 1. С. 16–19. [Korolyuk M. A., Ivanova L. I., Maierova I. G., Tokarev V. E. Metod opredeleniya aktivnosti katalazy. *Laboratornoe delo*, 1988, no. 1, pp. 16–19. (in Russ.)]
 6. *Методы биохимического исследования растений* / под ред. А. Е. Ермакова ; 3-е издание, переработанное и дополненное. Ленинград : Агропромиздат, Ленинградское отделение, 1987. 429 с. [Metody biokhimicheskogo issledovaniya rastenii / A. I. Ermakov (Ed.) ; 3rd edition, revised & enlarged. Leningrad : Agropromizdat, Leningradskoe otделение, 1987, 429 p. (in Russ.)]
 7. Мильчакова Н. А., Шахматова О. А. Катазная активность массовых видов черноморских макроводорослей в градиенте хозяйственно-бытового загрязнения // *Морской экологический журнал*. 2007. Т. 6, № 2. С. 44–57. [Milchakova N. A., Shakhmatova O. A. Catalase activity of the widely-distributed macroalgae of the Black Sea by gradient of the sewage pollution. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2007, vol. 6, no. 2, pp. 44–57. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/906>
 8. Мирошниченко О. С. Биогенез, физиологическая роль и свойства каталазы // *Биополимеры и клетка*. 1992. Т. 8, № 6. С. 3–25. [Miroshnichenko O. S. Biogenesis, physiological role, and properties of catalase. *Biopolimery i kletka*, 1992, vol. 8, no. 6, pp. 3–25. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7124/bc.00033C>
 9. Патин С. А. Нефтяные разливы и их воздействие на морскую среду и биоресурсы. Москва : Изд-во ВНИРО, 2008. 508 с. [Patin S. A. *Oil Spills and Their Impact on the Marine Environment and Living Resources*. Moscow : VNIRO Publishing, 2008, 508 p. (in Russ.)]
 10. Рогожин В. В. Пероксидаза как компонент антиоксидантной системы живых организмов. Санкт-Петербург : ГИОРД, 2004. 240 с. [Rogozhin V. V. *Peroksidaza kak komponent antioksidantnoi sistemy zhivykh organizmov*. Saint Petersburg : GIORД, 2004, 240 p. (in Russ.)]
 11. Степаньян О. В. Воздействие нефтяной плёнки на фотосинтез бурых водорослей Баренцева моря // *Ботанический журнал*. 2014. Т. 99, № 10. С. 1095–1100. [Stepanyan O. V. The oil film influence on photosynthesis of brown algae in the Barents Sea. *Botanicheskii zhurnal*, 2014, vol. 99, no. 10, pp. 1095–1100. (in Russ.)]
 12. Шахматова О. А. Активность антиоксидантной системы некоторых черноморских гидробионтов в прибрежной акватории Севастополя : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.17. Севастополь, 2004. 21 с. [Shakhmatova O. A. *Aktivnost' antioksidantnoi sistemy nekotorykh chernomorskikh gidrobiontov v pribrezhnoi akvatorii Sevastopolya* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.17. Sevastopol, 2004, 21 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/9708>
 13. Alscher R. G., Erturk N., Heath L. S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. *Journal of Experimental Botany*, 2002, vol. 53, iss. 372, pp. 1331–1341. <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.372.1331>
 14. Apel K., Hirt H. Reactive oxygen species: Metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, vol. 55, pp. 373–399. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701>
 15. Bellincampi D., Dipierro N., Salvi G., Cervone F., De Lorenzo G. Extracellular H₂O₂ induced by oligogalacturonides is not involved in the inhibition of the auxin-regulated *rolB* gene expression in tobacco leaf explants. *Plant Physiology*, 2000, vol. 122, iss. 4, pp. 1379–1386. <https://doi.org/10.1104/pp.122.4.1379>
 16. Bokn T. Effects of diesel oil on commercial benthic algae in Norway. In: *1985 Oil Spill Conference (Prevention, Behavior, Control,*

- Cleanup*), 25–28 February, 1985, Los Angeles, California. Washington DC : American Petroleum Institute, 1985, pp. 491–496. (International Oil Spill Conference (IOSC) proceedings ; vol. 1985, iss. 1).
17. Calderón-Delgado I. C., Mora-Solarte D. A., Velasco-Santamaría Y. M. Physiological and enzymatic responses of *Chlorella vulgaris* exposed to produced water and its potential for bioremediation. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2019, vol. 191, iss. 6, art. no. 399 (13 p.). <https://doi.org/10.1007/s10661-019-7519-8>
 18. Carvalho A. M., Neto A. M. P., Tonon A. P., Pinto E., Cardozo K. H. M., Brigagão M. R. P. L., Barros M. P., Torres M. A., Magalhães P., Campos S. C. G., Guaratini T., Sigaud-Kutner T. C. S., Falcão V. R., Colepicolo P. Circadian protection against oxidative stress in marine algae. *Hypnos*, 2004, [vol.] 1 (suppl. 1), pp. 142–157.
 19. Díaz-Báez M. C., Bustos Lopez M. C., Espinosa-Ramírez A. J. *Pruebas de toxicidad acuática: fundamentos y métodos*. Bogotá, Colombia : Universidad Nacional de Colombia, 2004, 118 p.
 20. El Maghraby D., Hassan I. Photosynthetic and biochemical response of *Ulva lactuca* to marine pollution by polyaromatic hydrocarbons (PAHs) collected from different regions in Alexandria city, Egypt. *Egyptian Journal of Botany*, 2021, vol. 61, no. 2, pp. 467–478. <http://dx.doi.org/10.21608/ejbo.2021.37571.1531>
 21. Esterbauer H., Cheeseman K. Determination of aldehydic lipid peroxidation products: Malonaldehyde and 4-hydroxynonenal. *Methods in Enzymology*, 1990, vol. 186, pp. 407–421. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(90\)86134-H](https://doi.org/10.1016/0076-6879(90)86134-H)
 22. Geret F., Serafim A., Bebianno M. J. Antioxidant enzyme activities, metallothioneins and lipid peroxidation as biomarkers in *Ruditapes decussatus*? *Ecotoxicology*, 2003, vol. 12, iss. 5, pp. 417–426. <https://doi.org/10.1023/A:1026108306755>
 23. Giannopolitis C. N., Ries S. K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants. *Plant Physiology*, 1977, vol. 59, iss. 2, pp. 309–314. <https://doi.org/10.1104/pp.59.2.309>
 24. Inupakutika M. A., Sengupta S., Devireddy A. R., Azad R. K., Mittler R. The evolution of reactive oxygen species metabolism. *Journal of Experimental Botany*, 2016, vol. 67, iss. 21, pp. 5933–5943. <https://doi.org/10.1093/jxb/erw382>
 25. Klindukh M., Dobychina E., Makarov M., Ryzhik I. Influence of diesel fuel on the composition and content of free amino acids in the green alga *Acrosiphonia arcta*. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2021, vol. 937, art. no. 022010 (5 p.). <https://doi.org/10.1088/1755-1315/937/2/022010>
 26. Malavenda S. V. Macroalgae's flora of the Kola Bay (the Barents Sea). *Vestnik Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2018, vol. 21, no. 2, pp. 245–252. <https://doi.org/10.21443/1560-9278-2018-21-2-245-252>
 27. Mallick N. Copper-induced oxidative stress in the chlorophycean microalga *Chlorella vulgaris*: Response of the antioxidant system. *Journal of Plant Physiology*, 2004, vol. 161, iss. 5, pp. 591–597. <https://doi.org/10.1078/0176-1617-01230>
 28. Migdal C., Serres M. Reactive oxygen species and oxidative stress. *Médecine/Sciences*, 2011, vol. 27, no. 4, pp. 405–412. <https://doi.org/10.1051/medsci/2011274017>
 29. Nechev J. T., Khotimchenko S. V., Ivanova A. P., Stefanov K. L., Dimitrova-Konaklieva S. D., Andreev S., Popov S. S. Effect of diesel fuel pollution on the lipid composition of some wide-spread Black Sea algae and invertebrates. *Zeitschrift für Naturforschung C*, 2002, vol. 57, iss. 3–4, pp. 339–343. <https://doi.org/10.1515/znc-2002-3-401>
 30. Pilatti F. K., Ramlov F., Schmidt E. C., Kreusch M., Pereira D. T., Costa C., de Oliveira E. R., Bauer C. M., Rocha M., Bouzon Z. L., 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>
 31. Pokora W., Tukaj Z. The combined effect of anthracene and cadmium on photosynthetic activity of three *Desmodesmus* (Chlorophyta) species. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2010, vol. 73, iss. 6, pp. 1207–1213. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2010.06.013>
 32. Ramadass K., Megharaj M., Venkateswarlu K., Naidu R. Toxicity and oxidative stress induced by used and unused motor oil on freshwater microalga, *Pseudokirchneriella subcapitata*. *Environmental Science and Pollution*

- Research*, 2015, vol. 22, iss. 12, pp. 8890–8901. <https://doi.org/10.1007/s11356-014-3403-9>
33. Ramlov F., Carvalho T. J. G., Costa G. B., de Oliveira Rodrigues E. R., Bauer C. M., Schmidt É. C., Kreusch M. G., Moresco R., Bachiega Navarro B., Cabral D. Q., Bouzon Z. L., Antunes Horta P., Maraschin M. *Hypnea musciformis* (Wulfen) J. V. Lamour. (Gigartinales, Rhodophyta) responses to gasoline short-term exposure: Biochemical and cellular alterations. *Acta Botanica Brasilica*, 2019, vol. 33, iss. 1, pp. 116–127. <https://doi.org/10.1590/0102-33062018abb0379>
 34. Ramlov F., Carvalho T. J. G., Schmidt É. C., Martins C. D. L., Kreusch M. G., de Oliveira Rodrigues E. R., Bauer C. M., Bouzon Z. L., Antunes Horta P., Maraschin M. Metabolic and cellular alterations induced by diesel oil in *Hypnea musciformis* (Wulfen) J. V. Lamour. (Gigartinales, Rhodophyta). *Journal of Applied Phycology*, 2014, vol. 26, iss. 4, pp. 1879–1888. <https://doi.org/10.1007/s10811-013-0209-y>
 35. Regoli F., Gorbi S., Frenzilli G., Nigro M., Corsi I., Focardi S., Winston G. W. Oxidative stress in ecotoxicology: From the analysis of individual antioxidants to a more integrated approach. *Marine Environmental Research*, 2002, vol. 54, iss. 3–5, pp. 419–423. [https://doi.org/10.1016/S0141-1136\(02\)00146-0](https://doi.org/10.1016/S0141-1136(02)00146-0)
 36. 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>
 37. Ryzhik I. V., Makarov M. V. Effect of diesel fuel film on green algae *Ulva lactuca* L. and *Ulvaria obscura* (Kützinger) Gayral ex Bliding of the Barents Sea. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 2019, vol. 302, art. no. 012029 (6 p.). <https://doi.org/10.1088/1755-1315/302/1/012029>
 38. 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, art. no. 022059 (8 p.). <https://doi.org/10.1088/1755-1315/937/2/022059>
 39. 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, art. no. 012202 (7 p.). <https://doi.org/10.1088/1755-1315/539/1/012202>
 40. Sardi A. E., Sandrini-Neto L., da S. Pereira L., Silva de Assis H., Martins C. C., da Cunha Lana P., Camus L. Oxidative stress in two tropical species after exposure to diesel oil. *Environmental Science and Pollution Research*, 2016, vol. 23, iss. 20, pp. 20952–20962. <https://doi.org/10.1007/s11356-016-7280-2>
 41. Shakhmatova O., Ryzhik I. Seasonal dynamics of catalase activity in *Cystoseira crinita* (Black Sea) and *Fucus vesiculosus* (Barents Sea). *Ecological Chemistry and Engineering S*, 2020, vol. 27, iss. 4, pp. 643–650. <http://dx.doi.org/10.2478/eces-2020-0041>
 42. Shakhmatova O. A., Milchakova N. A. Effect of environmental conditions on Black Sea macroalgae catalase activity. *International Journal on Algae*, 2014, vol. 16, iss. 4, pp. 377–391. <http://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v16.i4.70>
 43. Shiu R.-F., Chiu M.-H., Vazquez C. I., Tsai Y.-Y., Le A., Kagiri A., Xu C., Kamalanathan M., Bacosa H. P., Doyle S. M., Sylvan J. B., Santschi P. H., Quigg A., Chin W.-C. Protein to carbohydrate (P/C) ratio changes in microbial extracellular polymeric substances induced by oil and Corexit. *Marine Chemistry*, 2020, vol. 223, art. no. 103789 (8 p.). <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2020.103789>
 44. Sussmann A. V., Scrosati R. A. Morphological variation in *Acrosiphonia arcta* (Codiolales, Chlorophyta) from environmentally different habitats in Nova Scotia, Canada. *Rhodora*, 2011, vol. 113, no. 953, pp. 87–105. <https://doi.org/10.3119/10-06.1>
 45. Thélin I. Effets, en culture, de deux pétroles bruts et d'un dispersant pétrolier sur les zygotes et les plantules de *Fucus serratus* Linnaeus (Fuciales, Phaeophyceae) = Effects in culture of two crude oils and one oil dispersant on zygotes and germlings of *Fucus serratus* Linnaeus (Fuciales, Phaeophyceae). *Botanica Marina*, 1981, vol. 24, pp. 515–519. <https://doi.org/10.1515/botm.1981.24.10.515>

46. Vega-López A., Ayala-López G., Posadas-Espadas B. P., Olivares-Rubio H. F., Dzul-Caamal R. Relations of oxidative stress in freshwater phytoplankton with heavy metals and polycyclic aromatic hydrocarbons. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2013, vol. 165, iss. 4, pp. 498–507. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2013.01.026>
47. Voskoboinikov G. M., Matishov G. G., Bykov O. D., Maslova T. G., Sherstneva O. A., Usov A. I. Resistance of marine macrophytes to oil pollution. *Doklady Biological Sciences*, 2004, vol. 397, iss. 1–6, pp. 340–341. <https://doi.org/10.1023/B:DOBS.0000039711.48557.16>
48. Voskoboinikov G. M., Ryzhik I. V., Salakhov D. O., Metelkova L. O., Zhakovskaya Z. A., Lopushanskaya E. M. Absorption and conversion of diesel fuel by the red alga *Palmaria palmata* (Linnaeus) F. Weber et D. Mohr, 1805 (Rhodophyta): The potential role of alga in bioremediation of sea water. *Russian Journal of Marine Biology*, 2020, vol. 46, iss. 2, pp. 113–118. <https://doi.org/10.1134/S1063074020020108>
49. Wang L., Zheng B., Meng W. Photo-induced toxicity of four polycyclic aromatic hydrocarbons, singly and in combination, to the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2008, vol. 71, iss. 2, pp. 465–472. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2007.12.019>
50. Zhang J. F., Sun Y. Y., Shen H., Liu H., Wang X. R., Wu J. C., Xue Y. Q. Antioxidant response of *Daphnia magna* exposed to no. 20 diesel oil. *Chemical Speciation & Bioavailability*, 2004, vol. 16, iss. 4, pp. 139–144. <https://doi.org/10.3184/095422904782775027>

**ANALYSIS OF PHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL PARAMETERS
OF ACROSIPHONIA ARCTA (DILLWYN) GAIN CELLS
AT THE EARLY STAGE OF STRESS REACTION FORMATION
UNDER THE EFFECT OF DIESEL FUEL EMULSION**

I. Ryzhik¹, D. Salakhov¹, M. Makarov¹, and M. Menshakova²

¹Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russian Federation

²Murmansk Arctic University, Murmansk, Russian Federation

E-mail: alaria@yandex.ru

Features of stress reaction formation were studied in cells of the green alga *Acrosiphonia arcta* under the effect of diesel fuel emulsion. Changes in indicators of oxidative stress (concentration of hydrogen peroxide and accumulation of products of lipid peroxidation) were analyzed; activity of antioxidant enzymes, intensity of photosynthesis, and condition of cells were investigated. As shown, during the first day of exposure to the toxicant, plasmolysis and disruption of the chloroplast structure occur in cells. The stress reaction develops in stages. At the first stage, the amount of hydrogen peroxide increases, the concentration of products of lipid peroxidation changes, and the activity of superoxide dismutase rises. At the second stage, catalase activity increases. By the end of the first day of exposure, against the backdrop of a drop in catalase activity, peroxidase activity rises (the third stage). The intensity of photosynthesis decreases by the end of the experiment. As suggested, under the effect of diesel fuel emulsion, the daily dynamics of the biological cycles of a number of enzymes may be disrupted.

Keywords: *Acrosiphonia arcta*, diesel fuel, catalase, superoxide dismutase, peroxidase, lipid peroxidation, hydrogen peroxide, photosynthesis intensity

УДК 594.133-111.11:[551.464.6:546.221.1]

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЭРИТРОИДНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ГЕМОЛИМФЫ *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906) В УСЛОВИЯХ СЕРОВОДОРОДНОГО ЗАРАЖЕНИЯ

© 2024 г. А. А. Солдатов^{1,2}, В. Н. Рычкова¹, Т. А. Кухарева¹

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

²Севастопольский государственный университет, Севастополь, Российская Федерация
E-mail: alekssoldatov@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.12.2021; после доработки 21.04.2022;
принята к публикации 09.10.2023; опубликована онлайн 22.03.2024.

В условиях эксперимента исследовали влияние сероводородной нагрузки на морфометрические характеристики эритроидных элементов гемолимфы *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). Работа выполнена на взрослых особях моллюска с высотой раковины 26–38 мм. Контрольную группу моллюсков содержали в аквариуме с концентрацией кислорода 7,0–7,1 мг $O_2 \cdot л^{-1}$ (нормоксия). Экспериментальную группу подвергали действию сероводородной нагрузки, создававшейся при растворении в воде донора Na_2S до финальной концентрации 6 мг $S^{2-} \cdot л^{-1}$. Спустя сутки уровень кислорода в воде составил 1,8 мг $O_2 \cdot л^{-1}$, а сероводород не был обнаружен. Часть моллюсков подвергали повторной сероводородной нагрузке путём внесения Na_2S до финальной концентрации 9 мг $S^{2-} \cdot л^{-1}$. К концу вторых суток в воде регистрировали 1,9 мг $S^{2-} \cdot л^{-1}$ и следовую концентрацию кислорода — 0,03 мг $O_2 \cdot л^{-1}$. В условиях краткосрочной сероводородной нагрузки (первые сутки) популяция эритроидных элементов анадары становилась более гетерогенной. В гемолимфе повышалось содержание микро- и макроцитов, увеличивалось число клеток с изменённой формой и низким содержанием зернистых включений в цитоплазме. Число свободных гранул гематина в гемолимфе существенно росло. Среднеклеточный объём (V_c) увеличивался более чем на 20 %. Пребывание в условиях повышенной концентрации сульфидов в течение двух суток приводило к значительному понижению V_c , что определяется существенным сокращением популяции макроцитов в гемолимфе моллюсков.

Ключевые слова: моллюски, *Anadara kagoshimensis*, сероводород, гемолимфа, эритроидные элементы

Наличие в толще Чёрного моря обширной редокс-зоны (зона хемоклина) принципиально отличает его от других акваторий Мирового океана. Для неё характерно сочетание условий острой гипоксии с сероводородным заражением [Подымов, 2005]. Зона хемоклина обычно располагается на глубинах 100–150 м. Сходный комплекс условий может возникать и на шельфе [Заика и др., 2011]. Чаще всего это является следствием отсутствия сквозной вертикальной конвекции и образования локальных зон гниения мёртвого органического вещества [Орехова, Коновалов, 2018]. Не следует исключать из внимания и процессы апвеллинга, способствующие случайному выносу глубинных, заражённых сероводородом вод в прибрежную зону [Орехова, Коновалов, 2018].

Особый интерес представляют организмы, способные существовать в условиях сероводородного заражения и экстремально низких концентраций кислорода. В этом отношении выделяется двустворчатый моллюск — вселенец *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (далее — анадара). Впервые найденный в акватории Чёрного моря в 1968 г. [Киселёва, 1992], к настоящему времени он стал одной из руководящих форм бентоса [Ревков, 2016]. В условиях эксперимента анадара показала высокую устойчивость не только к острым формам гипоксии [Cortesi et al., 1992; Isani et al., 1989], но и к сероводородной нагрузке [Miyamoto, Iwanaga, 2017; Nakano et al., 2017]. Этим в значительной степени объясняется её широкое распространение в проблемных акваториях Чёрного и Азовского морей [Ревков, 2016].

Толерантность моллюсков к острым формам гипоксии и аноксии достаточно хорошо изучена. Показано, что в её основе лежит способность их организма сопрягать процессы белкового и углеводного обмена. Свидетельством тому являются повышение продукции NH_4^+ [Chew et al., 2005], рост активности аланин- и аспартатаминотрансферазы [Soldatov et al., 2009], усиление процессов переаминирования глутамата и аланина [Hochachka, Somero, 2002], образование в качестве конечных продуктов аланина и сукцината [Buck, 2000].

Способность моллюсков компенсировать присутствие в воде сероводорода до конца не изучена. Показано присутствие в их гемолимфе особого белка, наличие нечувствительных к сероводороду гемоглобинов [Arp, Childress, 1981, 1983], а также участие в нейтрализации повышенной концентрации сульфидов особых зернистых включений эритроцитов, содержащих гематин [Holden et al., 1994; Vismann, 1993]. Роль данных включений в нейтрализации H_2S была продемонстрирована нами и для анадары [Soldatov et al., 2018]. В настоящей публикации представлены материалы в развитие этих закономерностей.

Цель работы — в условиях эксперимента исследовать влияние повышенных концентраций сероводорода на морфологические и морфометрические характеристики эритроидных элементов гемолимфы анадары.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена на взрослых особях *A. kagoshimensis*, собранных в июне 2021 г. в акватории бухты Ласпи (Крым). Высота раковины моллюсков (от замка до края створки) составляла от 26 до 38 мм.

Схема эксперимента. Контрольную группу моллюсков содержали в воде с концентрацией кислорода $7,0\text{--}7,1 \text{ мг } \text{O}_2 \cdot \text{л}^{-1}$ (нормоксия). Экспериментальную группу подвергали действию сероводорода. В воде, где находились моллюски, растворяли Na_2S до финальной концентрации $6 \text{ мг } \text{S}^{2-} \cdot \text{л}^{-1}$. Экспозиция составляла 24 ч (первые сутки эксперимента). Присутствие в воде сульфид-иона приводило к её защелачиванию. Это компенсировали внесением $0,1 \text{ н } \text{HCl}$. Значения pH удерживали на уровне $8,20\text{--}8,27$. Сульфид-ион взаимодействовал с кислородом, что сопровождалось с течением времени понижением содержания обоих газов в воде аквариума. Спустя 24 ч уровень кислорода в воде составил $1,8 \text{ мг } \text{O}_2 \cdot \text{л}^{-1}$, а сероводород не был обнаружен. У части моллюсков (7 особей) отбирали образцы гемолимфы из экстрапаллиального пространства, остальных (7 особей) подвергали повторной сероводородной нагрузке. В воду аквариума вносили Na_2S до финальной концентрации $9 \text{ мг } \text{S}^{2-} \cdot \text{л}^{-1}$. Спустя 24 ч (вторые сутки эксперимента) в воде аквариума были обнаружены следы кислорода, $0,03 \text{ мг } \text{O}_2 \cdot \text{л}^{-1}$; уровень сероводорода составлял $1,9 \text{ мг } \text{S}^{2-} \cdot \text{л}^{-1}$. Также у моллюсков отбирали образцы гемолимфы.

Контроль за содержанием кислорода в воде осуществляли при помощи оксиметра ST300D (Ohaus, США). Значения pH определяли на pH-метре InoLab pH 720 (Германия). Величину сульфид-иона в воде измеряли потенциометрически с применением сульфидселективного сенсора MSBS (Нидерланды).

Морфометрические характеристики эритроцитов. Окраску мазков проводили по комбинированному методу Паппенгейма. Мазки анализировали при помощи светового микроскопа «Биомед ПР2 ЛЮМ», оборудованного камерой Levenhuk C NG Series. Диаметр клетки (C_1 и C_2) и ядра (N_1 и N_2) измеряли по фотографиям в программе ImageJ 1.44p (рис. 1). На каждом мазке указанные величины определяли у 100 клеток. На основании полученных значений по известным алгоритмам рассчитывали среднеклеточный объём (V_c) [Houchin et al., 1958], объём ядра (V_n), толщину клетки (h) [Чижевский, 1959], площадь поверхности клетки (S_c) [Houchin et al., 1958], удельную поверхность клетки (SS_c) и ядерно-цитоплазматическое отношение (nuclear-cytoplasmic ratio, NCR):

$$V_c = 0,7012 \cdot \left(\frac{C_1 + C_2}{2} \right)^2 \cdot h + V_n,$$

$$V_n = \frac{\pi \cdot N_1 \cdot N_2^2}{6},$$

$$h = 1,8 + 0,0915 \cdot (C_1 - 7,5),$$

$$S_c = 2\pi a^2 b + \frac{2\pi a b \sin(h^{-1}e)}{e},$$

где

$$e = \frac{\sqrt{a^2 - b^2}}{a}, \quad a = \frac{C_1 + C_2}{4}, \quad b = 0,67h, \quad SS_c = \frac{S_c}{V_c}, \quad NCR = \frac{V_n}{V_c}.$$

Одновременно на мазках гемолимфы из расчёта на 1000 клеток определяли число эритроцитарных аномалий.

Статистические сравнения выполнены на основе непараметрического U -критерия Манна — Уитни. Результаты представлены как $M \pm m$. В работе использован стандартный пакет Grapher (версия 11).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфометрические характеристики. Эритроциты гемолимфы анадары представляют собой крупные округлые клетки (рис. 1А). Продольный (C_1) и поперечный (C_2) диаметры имеют близкие значения — $(18,86 \pm 0,61)$ и $(16,13 \pm 0,52)$ мкм соответственно. Средний объём клетки (V_c) составляет $(678,5 \pm 52,0)$ мкм³, а площадь поверхности (S_c) — $(1037,5 \pm 78,4)$ мкм². Ядро компактное, с высокой долей гетерохроматина, что отражает низкую функциональную активность данной структуры. Форма эллипсоидная [N_1 $(5,46 \pm 0,09)$ мкм; N_2 $(4,11 \pm 0,10)$ мкм]. Расположено оно обычно в центре клетки. Объём (V_n) составляет $(50,1 \pm 3,1)$ мкм³. Ядерно-цитоплазматический индекс (NCR) невысок — 0,08, что также свидетельствует о подавленной функции ядра клетки. Цитоплазма ацидофильная, с высоким содержанием гемоглобина и большим числом мелких зернистых включений.

Сероводородная нагрузка в первые сутки сопровождалась значительным ростом объёма клетки и её ядра (рис. 2). Увеличение составило 24,3 и 30,1 % соответственно и являлось статистически значимым ($p \leq 0,05$). Как видно, рост был близким. Об этом свидетельствовало сохранение значений NCR на уровне контрольных величин. Площадь поверхности клетки увеличивалась почти на 23 % ($p \leq 0,05$) и достигала $(1275,5 \pm 99,6)$ мкм². При этом удельная поверхность клетки (SS_c) не изменялась, составляя в среднем $1,53$ мкм⁻¹. В гемолимфе росло число свободных гранул гематина.

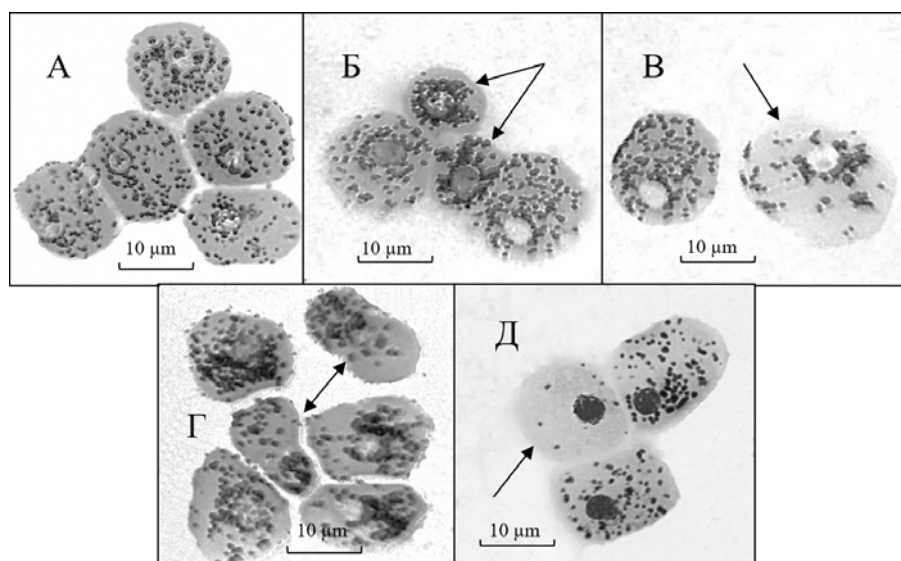


Рис. 1. Морфологические типы клеток в гемолимфе *Anadara kagoshimensis* (А — нормоциты; Б — микроциты; В — макроциты; Г — клетки с изменённой формой; Д — клетки с низким числом гранулярных включений)

Fig. 1. Morphological types of cells in *Anadara kagoshimensis* hemolymph (A, normocytes; Б, microcytes; В, macrocytes; Г, cells with an altered shape; Д, cells with a low number of granular inclusions)

На вторые сутки эксперимента ситуация была противоположной. Объём клетки существенно уменьшался (см. рис. 2): относительно контрольных значений снижение составило 36,4 % ($p \leq 0,05$), а относительно первых суток — 48,9 % ($p \leq 0,01$). Аналогичным образом менялись объём ядра и площадь поверхности эритроцита. Изменения были пропорциональными, что отражает сохранение значений индексов NCR и SS_c .

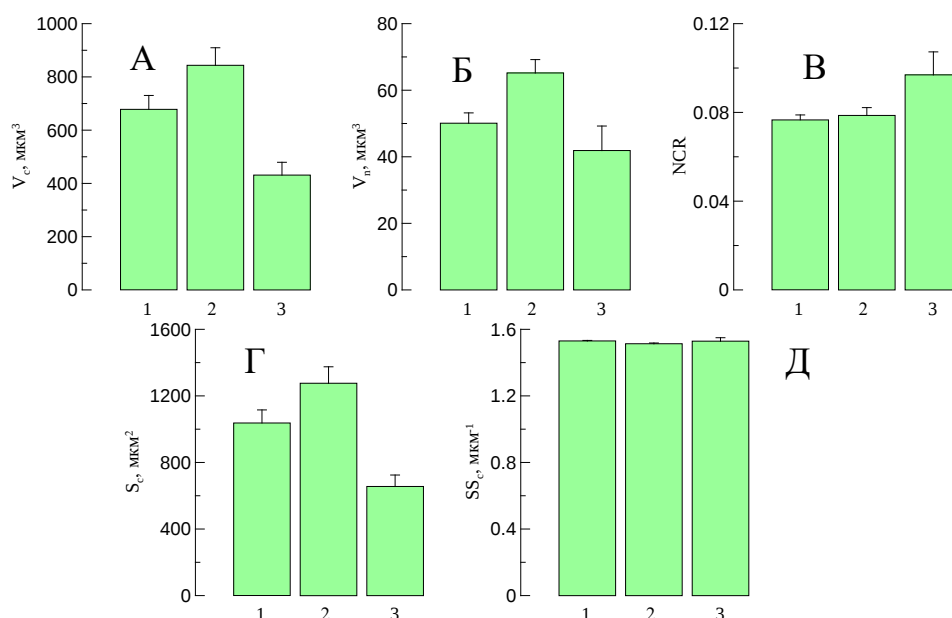


Рис. 2. Морфометрические характеристики эритроидных элементов гемолимфы *Anadara kagoshimensis* в условиях сероводородного заражения (А — V_c ; Б — V_n ; В — NCR; Г — S_c ; Д — SS_c ; 1 — контрольная группа; 2 — первые сутки эксперимента; 3 — вторые сутки эксперимента)

Fig. 2. Morphometric characteristics of erythroid elements of *Anadara kagoshimensis* hemolymph under conditions of hydrogen sulfide loading (A, V_c ; Б, V_n ; В, NCR; Г, S_c ; Д, SS_c ; 1, the control group; 2, the first day of the experiment; 3, the second day of the experiment)

Особенности морфологии. Анализ морфологических особенностей эритроидных клеток показал значительный рост числа микроцитов в гемолимфе моллюска в условиях сероводородной нагрузки (первые и вторые сутки эксперимента) (рис. 1Б, 3А). На них приходилось 6,6–7,0 % клеток, что было почти в три раза выше контрольных величин ($p < 0,05$). Микроциты отличались более низкими значениями поперечного диаметра клетки (менее 15 мкм). Следует обратить внимание и на увеличение числа макроцитов в гемолимфе моллюска на первые сутки эксперимента на 30–32 % ($p \leq 0,05$) (рис. 3Б). Поперечное сечение клетки у них превышало 22 мкм (рис. 1В).

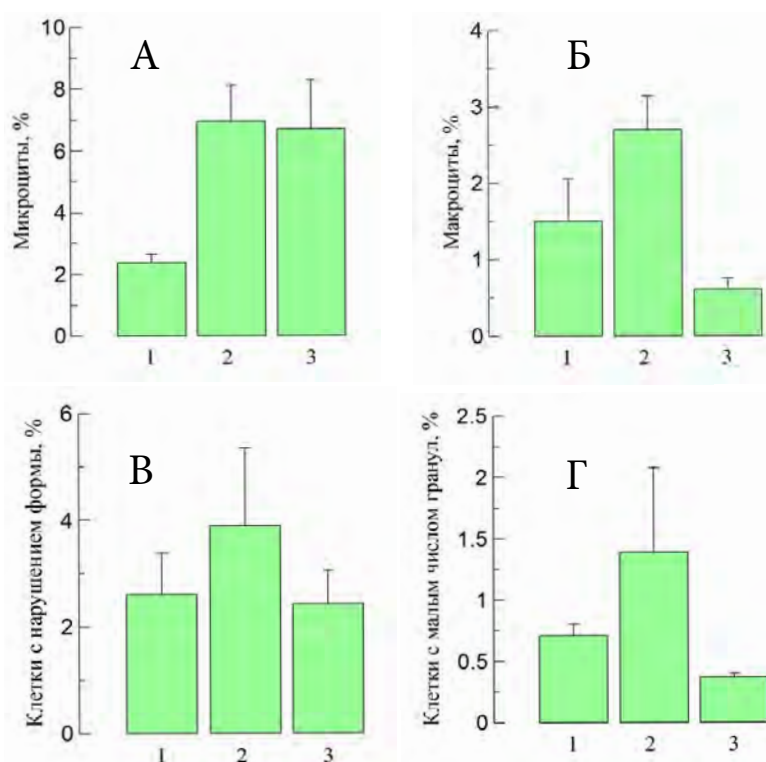


Рис. 3. Содержание клеток различных морфологических типов в гемолимфе *Anadara kagoshimensis* в условиях сероводородного заражения (А — микроциты; Б — макроциты; В — клетки с нарушенной формой; Г — клетки с малым числом зёрен; 1 — контрольная группа; 2 — первые сутки эксперимента; 3 — вторые сутки эксперимента)

Fig. 3. Content of cells of various morphological types in *Anadara kagoshimensis* hemolymph under conditions of hydrogen sulfide loading (A, microcytes; Б, macrocytes; В, cells with an altered shape; Г, cells with a small number of grains; 1, the control group; 2, the first day of the experiment; 3, the second day of the experiment)

В условиях сероводородной нагрузки (первые сутки эксперимента) в гемолимфе моллюска возрастало число эритроцитарных аномалий. Появлялись клетки с изменённой формой и крайне низким содержанием зернистых включений (рис. 1Г, Д). Их число увеличивалось на 30–50 % относительно контрольного уровня (рис. 3В, Г), однако различия, ввиду существенной индивидуальной вариабельности полученных величин, не были статистически значимы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Двукратное внесение Na_2S в воду аквариума, где находились моллюски, приводило к развитию неоднозначной ситуации:

- после первых суток в воде аквариумов развивалась умеренная гипоксия ($1,8 \text{ мг } \text{O}_2 \cdot \text{л}^{-1}$), а сероводород не определялся, что, по-видимому, является следствием взаимодействия последнего с кислородом;

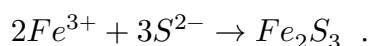
- повторное внесение Na_2S (вторые сутки) приводило к развитию аноксии с сохранением сероводородного заражения на уровне $1,9 \text{ мг } \text{S}^{2-} \cdot \text{л}^{-1}$.

Состояние эритроидной популяции клеток моллюска в каждом конкретном случае имело свою специфику.

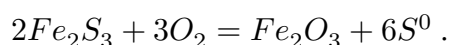
Первые сутки эксперимента. В сравнении с контролем эритроидная популяция клеток становилась более гетерогенной. Об этом свидетельствовали значительное увеличение содержания в гемолимфе макро- и микроцитов, а также повышение числа клеток с изменённой формой и сниженным числом зернистых включений в цитоплазме. Среднеклеточный объём рос более чем на 20 %. В основе увеличения клеточного объёма (V_c) могут лежать несколько процессов.

Учитывая то, что моллюски находились в условиях умеренной гипоксии, можно допустить развитие у клеток красной крови реакции набухания (swelling), которую отмечают у многих водных организмов, в том числе моллюсков [Новицкая, Солдатов, 2011; Holk, 1996; Jensen et al., 1998; Nikinmaa et al., 1987]. Считается, что эта реакция направлена на коррекцию величины внутриклеточного pH и определяется работой Na^+/H^+ -антипорта [Tufts, 1992]. Реакция контролируется катехоламинами (адреналином, норадреналином) и реализуется через β -адренорецепторы клеток и cAMP [Ferguson, Boutilier, 1988; Salama, Nikinmaa, 1990; Val et al., 1997]. В нашем случае можно ожидать рост содержания катехоламинов в гемолимфе моллюсков, так как переход к условиям умеренной гипоксии осуществлялся в относительно короткий промежуток времени. Однако данный процесс может определять рост объёма клеток не более чем на 5–6 % [Nikinmaa et al., 1987], что не вполне согласуется с представленными в настоящей работе величинами изменения клеточного объёма ($> 20 \%$). Даже если принять во внимание более высокую эластичность клеточных мембран моллюсков, косвенным отражением которой является более широкий диапазон осмотической резистентности их эритроидных элементов [Новицкая, Солдатов, 2011], этот рост можно рассматривать как чрезмерный.

Следует обратить внимание на увеличение содержания в гемолимфе анадары числа макроцитов, диаметр которых превышал 22 мкм. Рост уровня этих клеточных форм вполне может объяснить столь значительное увеличение среднеклеточного объёма (V_c). Появление их в гемолимфе моллюска обычно предшествует процессу апоптоза, когда клетка распадается на отдельные фрагменты (апоптотические тельца) [Манских, 2007]. В случае с анадарой эта реакция имеет адаптивное значение [Soldatov et al., 2018], поскольку при разрушении клетки в гемолимфу высвобождаются в значительном количестве зернистые включения, содержащие гематин [Holden et al., 1994; Vismann, 1993]. Гематины обладают высокой окислительной способностью и могут вступать во взаимодействие с сероводородом [Vismann, 1993]. Наиболее вероятный продукт этого взаимодействия — сульфид трёхвалентного железа:



Это нестойкое соединение, которое при наличии кислорода окисляется до оксида трёхвалентного железа с высвобождением атомарной серы:



Известна способность некоторых видов морских беспозвоночных в условиях сероводородного загрязнения накапливать серу [Powell et al., 1980], что позволяет допустить рассмотренный выше порядок событий. Увеличение содержания в гемолимфе анадары в условиях сероводородной нагрузки эритроцитов с пониженным числом зернистых включений позволяет также сделать допущение о способности этих клеток выводить за свои пределы гранулы гематина без нарушения собственной целостности.

Вторые сутки эксперимента. Отличительными чертами состояния популяции эритроидных элементов гемолимфы анадары на вторые сутки эксперимента являлись высокое содержание в ней микроцитов и значительное уменьшение среднечеточного объёма (V_c). Последнее, по-видимому, определялось понижением числа макроцитов в гемолимфе моллюска, так как содержание микроцитов на первые и вторые сутки эксперимента было близким. Рост числа микроцитов в гемолимфе может быть обусловлен несколькими процессами.

Первый процесс — фрагментация участков цитоплазмы клеток красной крови, которая приводит к образованию шистоцитов. При этом происходит уменьшение размеров самой клетки (образование микроцитов). Это явление отмечено для организмов различного уровня организации, включая человека [Bessman, 1988]. Оно обычно наблюдается при развитии анемичных состояний. Показано оно и для анадары в условиях внешней аноксии [Soldatov et al., 2021]. Вероятно, это основной процесс, который за относительно короткий период времени приводит к образованию большого числа микроцитов в гемолимфе моллюска.

Близким к фрагментации является процесс прямого деления узкоспециализированных клеток (амитоз), к которым относятся и эритроциты. При нём происходит случайное распределение ядерного материала [Fuller, Shields, 1998]. Частным проявлением этого процесса является образование безъядерных клеток и микроцитов; оно происходит в случае, если ядро перед процессом цитокинеза (образования перетяжки) смещается в сторону одного из полюсов клетки. Такое явление описано и для анадары [Novitskaya, Soldatov, 2013]. Его можно наблюдать и у клеток неправильной формы в настоящей работе (рис. 1Г).

Образование микроцитов возможно также при интенсивном гемопоэзе (эритропоэзе), который чаще всего отмечают в условиях дефицита кислорода, что совпадает с условиями, в которых находится анадара. Однако сведения по этому вопросу в отношении моллюсков крайне ограничены [Furuta, Yamaguchi, 2001], что не позволяет принять такую трактовку за основу.

Заключение. В условиях краткосрочной сероводородной нагрузки (первые сутки) популяция эритроидных элементов анадары становится более гетерогенной. В гемолимфе повышается содержание микро- и макроцитов, увеличивается число клеток с изменённой формой и низким содержанием зернистых включений в цитоплазме. Число свободных гранул гематина в гемолимфе существенно повышается. Среднечеточный объём (V_c) увеличивается более чем на 20 %. Пребывание в условиях повышенной концентрации сульфидов в течение вторых суток приводит к значительному понижению V_c , что определяется существенным сокращением популяции макроцитов в гемолимфе моллюсков.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Функциональные, метаболические и молекулярно-генетические механизмы адаптации морских организмов к условиям экстремальных экотопов Чёрного и Азовского морей и других акваторий Мирового океана» (№ 124030100137-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Заика В. Е., Коновалов С. К., Сергеева Н. Г. Локальные и сезонные явления гипоксии на дне севастопольских бухт и их влияние на макробентос // *Морской экологический журнал*. 2011. Т. 10, № 3. С. 15–25. [Zaika V. E., Konovalov S. K., Sergeeva N. G. The events of local and seasonal hypoxia at the bottom of the Sevastopol bays and their influence on macrobenthos. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2011, vol. 10, no. 3, pp. 15–25. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1167>
2. Киселёва М. И. Сравнительная характеристика донных сообществ у берегов Кавказа // *Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1992. С. 84–99. [Kiseleva M. I. Sravnitel'naya kharakteristika donnykh soobshchestv u beregov Kavkaza. *Mnogoletnie izmeneniya zoobentosa*

- Chernogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 1992, pp. 84–99. (in Russ.)). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5644>
3. Манских В. Н. Пути гибели клетки и их биологическое значение // *Цитология*. 2007. Т. 49, № 11. С. 909–915. [Manskikh V. N. Pathways of cell death and their biological importance. *Tsitologiya*, 2007, vol. 49, no. 11, pp. 909–915. (in Russ.)]
 4. Новицкая В. Н., Солдатов А. А. Эритроидные элементы гемолимфы *Anadara inaequalis* (Mollusca: Arcidae) в условиях экспериментальной аноксии: функциональные и морфометрические характеристики // *Морской экологический журнал*. 2011. Т. 10, № 1. С. 56–64. [Novitskaja V. N., Soldatov A. A. Erythroid elements of hemolymph in *Anadara inaequalis* (Mollusca: Arcidae) under conditions of experimental anoxia: Functional and morphometric characteristics. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2011, vol. 10, no. 1, pp. 56–64. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1138>
 5. Орехова Н. А., Коновалов С. К. Кислород и сульфиды в донных отложениях прибрежных районов севастопольского региона Крыма // *Океанология*. 2018. Т. 58, № 5. С. 739–750. [Orehova N. A., Kononov S. K. Oxygen and sulfides in bottom sediments of the coastal Sevastopol region of Crimea. *Okeanologiya*, 2018, vol. 58, no. 5, pp. 739–750. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S0030157418050106>
 6. Подымов О. И. Количественные оценки гидрохимических характеристик редокс-слоя Чёрного моря с помощью проблемно ориентированной базы данных : автореф. дис. ... канд. физ.-мат. наук : 25.00.28. Москва, 2005. 21 с. [Podymov O. I. Kolichestvennyye otsenki gidrokhimicheskikh kharakteristik redoks-sloya Chernogo morya s pomoshch'yu problemno orientirovannoi bazy dannykh : avtoref. dis. ... kand. fiz.-mat. nauk : 25.00.28. Moscow, 2005, 21 p. (in Russ.)]
 7. Ревков Н. К. Особенности колонизации Чёрного моря недавним вселенцем – двустворчатым моллюском *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae) // *Морской биологический журнал*. 2016. Т. 1, № 2. С. 3–17. [Revkov N. K. Colonization's features of the Black Sea basin by recent invader *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae). *Morskoy biologicheskij zhurnal*, 2016, vol. 1, no. 2, pp. 3–17. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.2.01>
 8. Чижевский А. Л. Структурный анализ движущейся крови. Москва : Изд-во АН СССР, 1959. 474 с. [Chizhevsky A. L. *Strukturnyi analiz dvizhushcheysya krovi*. Moscow : Izd-vo AN SSSR, 1959, 474 p. (in Russ.)]
 9. Arp A. J., Childress J. J. Blood function in the hydrothermal vent vestimentiferan tube worm. *Science*, 1981, vol. 213, no. 4505, pp. 342–344. <https://doi.org/10.1126/science.213.4505.342>
 10. Arp A. J., Childress J. J. Sulfide binding by the blood of the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila*. *Science*, 1983, vol. 219, no. 4582, pp. 295–297. <https://doi.org/10.1126/science.219.4582.295>
 11. Bessman J. D. Red blood cell fragmentation: Improved detection and identification of causes. *American Journal of Clinical Pathology*, 1988, vol. 90, iss. 3, pp. 268–273. <https://doi.org/10.1093/ajcp/90.3.268>
 12. Buck L. T. Succinate and alanine as anaerobic end-products in the diving turtle (*Chrysemys picta bellii*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 2000, vol. 126, iss. 3, pp. 409–413. [https://doi.org/10.1016/s0305-0491\(00\)00215-7](https://doi.org/10.1016/s0305-0491(00)00215-7)
 13. Chew S. F., Gan J., Ip Y. K. Nitrogen metabolism and excretion in the swamp eel, *Monopterus albus*, during 6 or 40 days of estivation in mud. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2005, vol. 78, no. 4, pp. 620–629. <https://doi.org/10.1086/430233>
 14. Cortesi P., Cattani O., Vitali G. Physiological and biochemical responses of the bivalve *Scapharca inaequalis* to hypoxia and cadmium exposure: Erythrocytes versus other tissues. In: *Marine Coastal Eutrophication* : proceedings of an International Conference, Bologna, Italy, 21–24 March, 1990. Amsterdam, the Netherlands : Elsevier, 1992, pp. 1041–1054. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-89990-3.50090-0>
 15. Ferguson R. A., Boutilier R. G. Metabolic energy production during adrenergic pH regulation in red cells of the Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Respiration Physiology*, 1988, vol. 74, iss. 1, pp. 65–76. [https://doi.org/10.1016/0034-5687\(88\)90141-7](https://doi.org/10.1016/0034-5687(88)90141-7)
 16. Fuller G. M., Shields D. *Molecular Basis of Medical Cell Biology*. Stamford, Connecticut : Appleton & Lange, 1998, 231 p.

17. Furuta E., Yamaguchi K. Haemolymph: Blood cell morphology and function. In: *The Biology of Terrestrial Molluscs* / G. M. Barker (Ed.). Wallingford, UK ; New York, USA : CABI Publishing, 2001, pp. 289–306. <http://doi.org/10.1079/9780851993188.0289>
18. Hochachka P. W., Somero G. N. *Biochemical Adaptation: Mechanism and Process in Physiological Evolution*. Oxford : Oxford University Press, 2002, 356 p.
19. Holden J. A., Pipe R. K., Quaglia A., Ciani G. Blood cells of the arcid clam, *Scapharca inaequivalvis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1994, vol. 74, iss. 2, pp. 287–299. <https://doi.org/10.1017/S0025315400039333>
20. Holk K. Effects of isotonic swelling on the intracellular Bohr factor and the oxygen affinity of trout and carp blood. *Fish Physiology and Biochemistry*, 1996, vol. 15, pp. 371–375. <https://doi.org/10.1007/BF01875579>
21. Houchin D. N., Munn J. I., Parnell B. L. A method for the measurement of red cell dimensions and calculation of mean corpuscular volume and surface area. *Blood*, 1958, vol. 13, no. 12, pp. 1185–1191. <https://doi.org/10.1182/blood.V13.12.1185.1185>
22. Isani G., Cattani O., Tacconi S. Energy metabolism during anaerobiosis and recovery in the posterior adductor muscle of the bivalve *Scapharca inaequivalvis* (Bruguière). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 1989, vol. 93, iss. 1, pp. 193–200. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(89\)90235-6](https://doi.org/10.1016/0305-0491(89)90235-6)
23. Jensen F. B., Fago A., Weber R. E. Hemoglobin structure and function. In: *Fish Respiration* / S. F. Perry, B. L. Tufts (Eds). San Diego, CA : Academic Press, 1998, pp. 1–40. (Fish Physiology ; vol. 17). [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60257-5](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60257-5)
24. Miyamoto Y., Iwanaga C. Effects of sulphide on anoxia-driven mortality and anaerobic metabolism in the ark shell *Anadara kagoshimensis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2017, vol. 97, iss. 2, pp. 329–336. <https://doi.org/10.1017/S0025315416000412>
25. Nakano T., Yamada K., Okamura K. Duration rather than frequency of hypoxia causes mass mortality in ark shells (*Anadara kagoshimensis*). *Marine Pollution Bulletin*, 2017, vol. 125, iss. 1–2, pp. 86–91. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.07.073>
26. Nikinmaa M., Cech J. J., Ryhänen L., Salama A. Red cell function of carp (*Cyprinus carpio*) in acute hypoxia. *Experimental Biology*, 1987, vol. 47, iss. 1, pp. 53–58.
27. Novitskaya V. N., Soldatov A. A. Peculiarities of functional morphology of erythroid elements of hemolymph of the bivalve mollusk *Anadara inaequivalvis*, the Black Sea. *Hydrobiological Journal*, 2013, vol. 49, iss. 6, pp. 64–71. <https://doi.org/10.1615/hydrobj.v49.i6.60>
28. Powell E. N., Crenshaw M. A., Rieger R. W. Adaptations to sulfide in sulfide-system meiofauna. End-products of sulfide detoxification in three turbellarians and a gastrotrich. *Marine Ecology Progress Series*, 1980, vol. 2, pp. 169–177.
29. Salama A., Nikinmaa M. Effect of oxygen tension on catecholamine-induced formation of cAMP and on swelling of carp red blood cells. *American Journal of Physiology–Cell Physiology*, 1990, vol. 259, iss. 5, pt 1, pp. C723–C726. <https://doi.org/10.1152/ajpcell.1990.259.5.c723>
30. Soldatov A. A., Andreenko T. I., Sysoeva I. V., Sysoev A. A. Tissue specificity of metabolism in the bivalve mollusc *Anadara inaequivalvis* Br. under conditions of experimental anoxia. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 2009, vol. 45, iss. 3, pp. 349–355. <https://doi.org/10.1134/S002209300903003X>
31. Soldatov A. A., Kukhareva T. A., Andreeva A. Y., Efremova E. S. Erythroid elements of hemolymph in *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) under conditions of the combined action of hypoxia and hydrogen sulfide contamination. *Russian Journal of Marine Biology*, 2018, vol. 44, iss. 6, pp. 452–457. <https://doi.org/10.1134/S1063074018060111>
32. Soldatov A., Kukhareva T., Morozova V., Richkova V., Andreyeva A., Bashmakova A. Morphometric parameters of erythroid hemocytes of alien mollusc *Anadara kagoshimensis* under normoxia and anoxia. *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 2021, vol. 31, no. 2, pp. 77–86. [https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31\(2\).3](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31(2).3)
33. Tufts B. *In vitro* evidence for sodium-dependent pH regulation in sea lamprey (*Petromyzon marinus*) red blood cell. *Canadian Journal of Zoology*, 1992, vol. 70, no. 3, pp. 411–416. <http://doi.org/10.1139/z92-062>

34. Val A. L., De Menezes G. C., Wood C. M. Red blood cell adrenergic responses in Amazonian teleosts. *Journal of Fish Biology*, 1997, vol. 52, iss. 1, pp. 83–93. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb01554.x>
35. Vismann B. Hematin and sulfide removal in hemolymph of the hemoglobin-containing bivalve *Scapharca inaequivalvis*. *Marine Ecology Progress Series*, 1993, vol. 98, pp. 115–122. <http://doi.org/10.3354/meps098115>

MORPHOMETRIC CHARACTERISTICS OF ERYTHROID ELEMENTS OF *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906) HEMOLYMPH UNDER CONDITIONS OF HYDROGEN SULFIDE LOADING

A. Soldatov^{1,2}, V. Rychkova¹, and T. Kukhareva¹

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

²Sevastopol State University, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: alekssoldatov@yandex.ru

The effect of hydrogen sulfide loading on the morphometric characteristics of erythroid elements of *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) hemolymph was studied experimentally. The work was carried out on adult molluscs with a shell height of 26–38 mm. Molluscs of the control group were kept in an aquarium with oxygen concentration of 7.0–7.1 mg O₂·L⁻¹ (normoxia). Molluscs of the experimental group were exposed to hydrogen sulfide loading created by Na₂S donor dissolving in water to a final concentration of 6 mg S²⁻·L⁻¹. A day later, the oxygen level in water amounted to 1.8 mg O₂·L⁻¹, and hydrogen sulfide was not detected. Some of molluscs were subjected to repeated hydrogen sulfide loading by Na₂S adding up to a final concentration of 9 mg S²⁻·L⁻¹. By the end of the second day, 1.9 mg S²⁻·L⁻¹ and 0.03 mg O₂·L⁻¹ (trace oxygen concentration) were recorded in water. Under conditions of short-term hydrogen sulfide loading (the first day), the population of *A. kagoshimensis* erythroid elements became more heterogeneous. In the hemolymph, the content of micro- and macrocytes increased; the number of cells with an altered shape and low content of granular inclusions in the cytoplasm rose. The number of free hematin granules in the hemolymph significantly increased. The mean cell volume (V_c) rose by more than 20%. Exposure to increased concentration of sulfides for two days led to a noticeable decrease in V_c, which is determined by a significant reduction in the population of macrocytes in the hemolymph of molluscs.

Keywords: molluscs, *Anadara kagoshimensis*, hydrogen sulfide, hemolymph, erythroid elements

UDC 574.58(265.57)

MARINE ALGAL FLORA OF THE SOUTHERN ISLANDS OF JAPAN

© 2024 E. Titlyanov¹, T. Titlyanova¹, O. Belous¹, and M. Tokeshi²

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

²Amakusa Marine Biological Laboratory, Kyushu University, Reihoku-Amakusa, Kumamoto, Japan

E-mail: ksu_bio@mail.ru

Received by the Editor 20.01.2023; after reviewing 28.03.2023;
accepted for publication 09.10.2023; published online 22.03.2024.

In 1995–2019, marine algae were sampled in the intertidal and upper subtidal zones of the Amakusa Archipelago (Shimoshima islands) and the southern islands of the Ryukyu Archipelago (Okinawa, Sesoko, Ieshima, Akajima, Miyako, Ishigaki, Iriomote, and Yonaguni). A total of 569 species and taxonomic forms of benthic macroalgae were identified. Out of them, 57% belonged to red algae; 15%, to brown algae; and 28%, to green algae. On these islands, 153 taxa were found for the first time. During the specified period, the benthic marine flora of individual islands was analyzed with varying degrees of care. The most thoroughly studied island of the Amakusa group was Shimoshima (14 localities during all seasons), and of the Ryukyu Archipelago, Sesoko (8 localities during all seasons). The comparison of taxonomic and biogeographic characteristics of marine floras of these two archipelagos – biodiversity of species and forms, taxonomic composition of algal communities, and potential capabilities of geographic (latitudinal) distribution of taxa – give us the grounds to classify the Shimoshima Island as a warm-temperate region of the Northern Hemisphere in East Asia, and the southern islands of the Ryukyu Archipelago, as a tropical biogeographic region.

Keywords: macroalgae, Amakusa Archipelago, southern islands of the Ryukyu Archipelago, comparison of the marine flora

The southern islands of Japan are situated in warm waters of two biogeographic regions of the Northern Hemisphere – Indo-West Pacific warm-temperate region and tropical region – in geographic latitudes from 32°23'N to 24°03'N, according to the scheme of J. C. Briggs [1974] modified by K. Lüning [1990] (Fig. 1).

The benthic marine flora of the southern islands of Japan has been fairly well studied mainly by Japanese algologists since 1897 [Okamura, 1897, 1930] and during the 1930s–2000s (see Supplement 1: <https://marine-biology.ru/mbj/article/view/422/655>). Only one work was dedicated to the benthic flora of Amakusa islands [Segawa, Yoshida, 1961].

The authors of the present article initiated the research on the benthic flora of the islands of the Ryukyu Archipelago in 1995 within the framework of ecological studies of Sesoko Island coral reef ecosystem (the west of Northern Okinawa) at the Tropical Biosphere Research Center Sesoko Station of the University of the Ryukyus. In parallel to eco-physiological investigations, the study of the benthic marine flora of the Amakusa Archipelago (Shimoshima islands) and the Ryukyu Archipelago (Okinawa, Sesoko, Ieshima, Akajima, Miyako, Ishigaki, Iriomote, and Yonaguni) was carried out (Fig. 1).

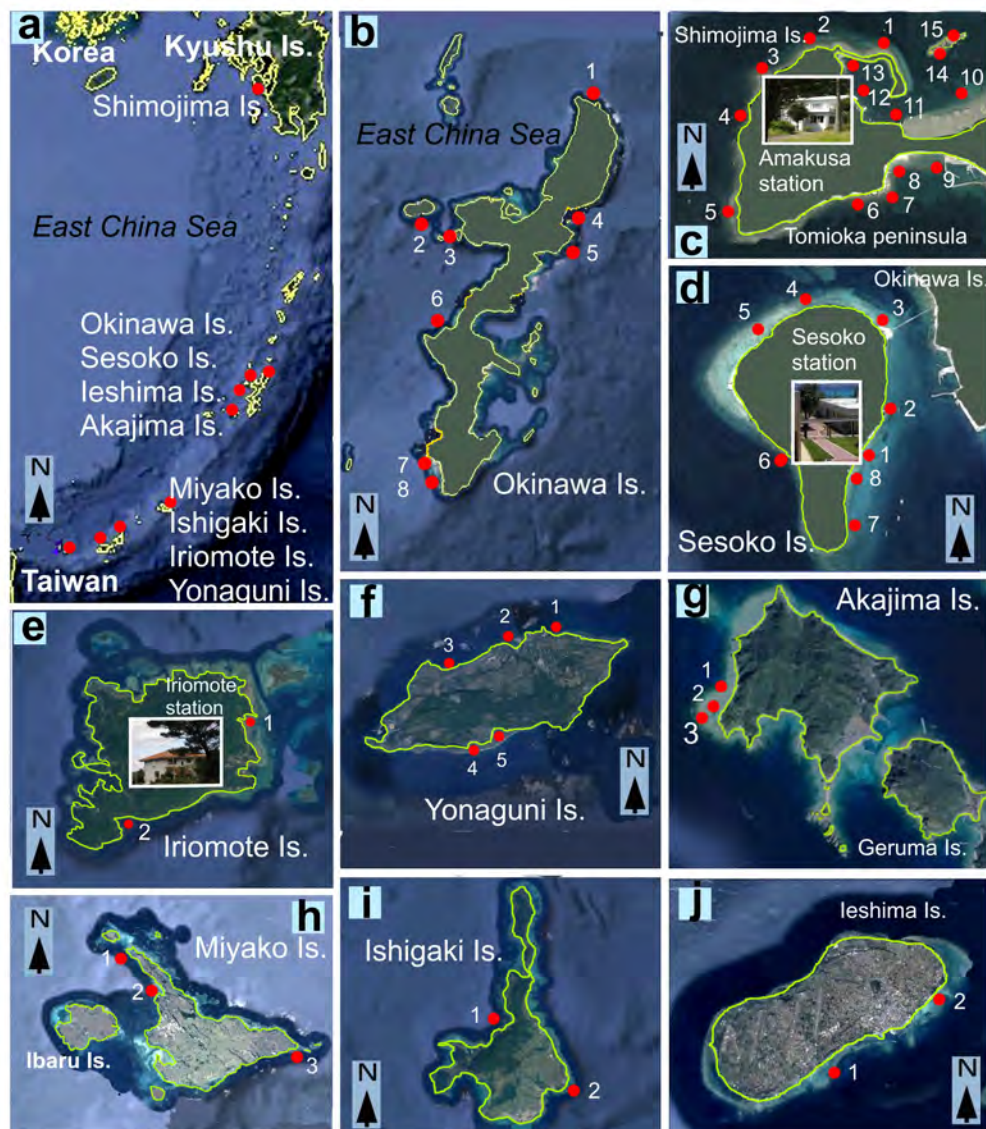


Fig. 1. Sites of algal sampling (marked with red circles) on islands of the Amakusa and Ryukyu archipelagos. A, islands where algae were sampled. B, sampling sites in Okinawa Prefecture: Cape Hedo (site 1); Ieshima Island (2); Sesoko Island (3); Oura Bay (4); Henoko point (5); Maeda coast (6); Arasaki Beach (7, 8); Ohdo coast (9). C, sampling sites along Tomioka Peninsula, Shimoshima Island: Magarizaki coast (1, 2); Akaiwa coast (3, 4); Shikizaki Bay (5); Shiraiwazaki Bay (6–8); Reihoku coast (9); Tomioka Harbor (10–13); Tsujishima Island (14, 15). D, sampling sites along Sesoko Island (1–8). E, sampling sites along Iriomote Island: Hoshidate coast (1); Kanoka coast (2). F, sampling sites along Yonaguni Island: Sonai locality (1–3); Higawa Bay (4); Tojima coast (5). G, sampling sites along Akajima Island, upper sub-tidal of the western coast (1–3). H, sampling sites along Miyako Island: Karimata coast (1, 2); Cape Higashi Hennasaki (3). I, sampling sites along Ishigaki Island: Shiraho coast (1); Kabira Bay (2). J, sampling sites along Ieshima Island, southeastern coast (1, 2)

Рис. 1. Места сбора водорослей (отмечены красными кружками) на островах архипелагов Амакса и Рюкю. А — острова, где были собраны водоросли. В — места сбора в префектуре Окинава: мыс Хедо (точка 1); остров Иэдзима (2); остров Сесоко (3); залив Оура (4); мыс Хеноко (5); побережье Маэда (6); пляж Арасаки (7, 8); побережье Одо (9). С — места сбора вдоль полуострова Томиока, остров Симосима: побережье Магаризаки (1, 2); побережье Акаива (3, 4); бухта Сикизаки (5); бухта Сирайвазак (6–8); побережье Рейхоку (9); гавань Томиока (10–13); остров Цудзисима (14, 15). D — места сбора вдоль острова Сесоко (1–8). E — места сбора вдоль острова Ириомоте: побережье Хосидате (1); побережье Канока (2). F — места сбора вдоль острова Йонагуни: местечко Сонай (1–3); бухта Хигава (4); побережье Тодзима (5). G — места сбора вдоль острова Акадзима, верхняя суб-литераль западного побережья (1–3). H — места сбора вдоль острова Мияко: побережье Каримата (1, 2); мыс Хигаси Хеннасаки (3). I — места сбора вдоль острова Исигаки: побережье Сирахо (1); бухта Кабира (2). J — места сбора вдоль острова Иэсима, юго-восточное побережье (1, 2)

Material partially published earlier provided the dynamics of algal growth on damaged and dead coral colonies in the sea and in aquariums of Sesoko Island [Titlyanov et al., 2008, 2010, 2018], decadal changes in algal assemblages of Yonaguni Island [Titlyanov et al., 2016], and historical changes in the marine flora of Tomioka Peninsula, Shimoshima Island [Titlyanov et al., 2019a, b]. For other islands we studied, the data are published for the first time.

The aim of this work was to present an annotated list of benthic algae in coral reef ecosystems of the Ryukyus and ecosystem of hard substrata with coral settlements of Amakusa islands, using all papers on the inventory of the benthic flora of the islands and our published and unpublished sampling data of 1995–2019. Moreover, based on a comparison of taxonomic and biogeographic characteristics of recent benthic algal floras of the islands of these two archipelagos [diversity of species and forms, taxonomic composition of algal communities, and potential opportunities for geographical (latitudinal) distribution of taxa], we aimed at assigning them to specific biogeographic regions of the Northern Hemisphere in East Asia.

MATERIAL AND METHODS

Sampling sites and time. The study of the marine flora along the coast of Okinawa Island was carried out in November–December 2006 in the following localities: Cape Hedo, Oura Bay, Henoko point, Maeda coast, and Ohdo coast; in March 2013 and February 2014, the investigation was carried out along Arasaki Beach (Fig. 1B). In the west of Northern Okinawa, along the coast of Sesoko Island, algae were collected in 1995 (May–October), 1997 (September–December), 1998 (January–April), 2002 (October–December), 2003 (January–September), 2004 (July), 2005 (February–May), 2006 (November–December), 2007 (January), 2014 (February), and 2019 (January–February) (Fig. 1D). In December 2006, marine algae were sampled along the southeastern coast of Ieshima Island (Fig. 1J). In August 1995, algal sampling was carried out on a coral reef along the western coast of Akajima Island (the group of Kerama islands) at three localities (Kubamanohama, Kushibaru, and Hanase) (Fig. 1G), Kohama Island (the group of Yaeyama islands), and at two localities of Ishigaki Island (Kabira Bay and Shiraho Reef) (Fig. 1I). In March 2013, marine algae were sampled around Yonaguni Island (Sonai, Higawa, and Tojima bays) (Fig. 1F) and along the coast of Miyako Island (Kari-mata locality and Cape Higashi Hennasaki) (Fig. 1H). In February 2017, algal sampling was carried out along the coast of Iriomote Island (Hoshidate and Tanaka bays) (Fig. 1E). On Shimoshima Island, marine algae were sampled in November and December 2012, April and August 2013, January 2014, October and November 2015, and November 2017 at seven localities of Tomioka Peninsula: Akaiwa, Magarizaki, Shikizaki Bay, Shiraiwazaki Bay, Tomioka Harbor, Tsujishima Island, and Reihoku-cho (Fig. 1C).

Collection, conservation, and floristic analysis of samples. Macroalgae were sampled in the upper, middle, and lower intertidal and the upper subtidal (from 0.5-m to 4-m depth during low tide) zones of Ryukyu islands by T. Titlyanova, E. Titlyanov, and O. Belous; on Amakusa islands, by T. Titlyanova, E. Titlyanov, and M. Tokeshi. In the upper subtidal zone, marine plants were sampled *via* snorkeling (by T. Titlyanova) and scuba diving (by E. Titlyanov and M. Tokeshi) during low and high tides. Algae were collected from all types of substrata. The algal samples are deposited at the A. V. Zhir-munsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (Vladivostok, Russian Federation).

Fresh and dried specimens were identified by T. Titlyanova, E. Titlyanov, and O. Belous using the data of monographic publications, floristic studies, and systematic articles cited in previous papers [Titlyanov et al., 2011; Titlyanova et al., 2012]. The systematics and nomenclature follow Algae-Base [2023]. Hierarchical classification of the phylum Rhodophyta is given according to [Saunders, Hom-mersand, 2004; Schneider, Wynne, 2013; Wynne et al., 2014]. The classification system of the phyla Chlorophyta and Ochrophyta is given in accordance with [Tsuda, 2003, 2006].

RESULTS

Species composition. The results of the present study are provided in Table (see Supplement 2: <https://marine-biology.ru/mbj/article/view/422/656>). It documents 569 species and taxonomic forms of benthic macroalgae sampled off the southern islands of Japan in 1995–2019; 153 species of marine algae were new records for the Amakusa and Ryukyu archipelagos (see [Titlyanov et al., 2016, 2019a, b]). The phylum Rhodophyta (Rh in Fig. 2) was comprised of 4 classes, 17 orders, 47 families, 128 genera, and 324 species (57% of all species). The phylum Ochrophyta (Oc) was comprised of 2 classes, 10 orders, 16 families, 43 genera, and 86 species (15% of all species) belonging to the class Phaeophyceae. The phylum Chlorophyta (Ch) was comprised of 2 classes, 7 orders, 23 families, 49 genera, and 159 species (28% of all species) (Suppl. 2, Fig. 2).

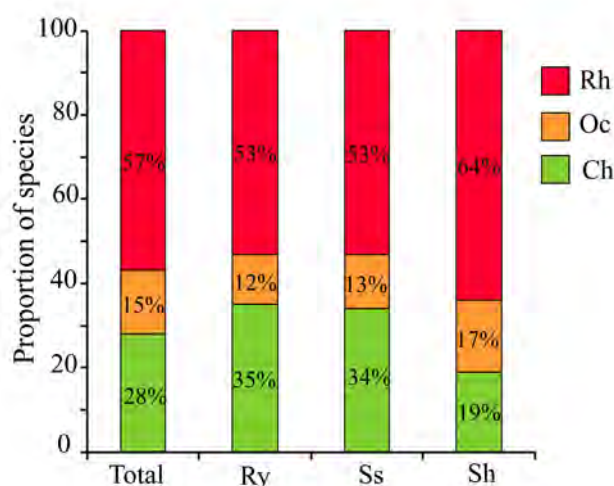


Fig. 2. Proportion of species and their taxonomic forms sampled along the islands of the Ryukyu and Amakusa archipelagos in 1995–2019. Ry, islands of the Ryukyu Archipelago; Ss, Sesoko Island; Sh, Shimoshima Island (the Amakusa Archipelago). Rh, Rhodophyta; Oc, Ochrophyta; Ch, Chlorophyta

Рис. 2. Соотношение видов и их таксономических форм, собранных на островах архипелагов Рюкю и Амакса в 1995–2019 гг. Ry — острова архипелага Рюкю; Ss — остров Сесоко; Sh — остров Симосима (архипелаг Амакса). Rh — Rhodophyta; Oc — Ochrophyta; Ch — Chlorophyta

Out of red algae, the highest number of taxa belonged to four orders: Ceramiales (129), Gigartinales (35), Corallinales (29), and Rhodymeniales (24). Brown algae were mostly represented by Ectocarpales (26), Dictyotales (22), and Fucales (23). Out of green algae, Bryopsidales (67), Cladophorales (47), and Ulvales (23) prevailed (Suppl. 2, Fig. 3A).

All species of our collection were found earlier by other authors in tropics and/or subtropics. Out of them, 79% were recorded in tropics and/or subtropic alone; 13% were registered in tropics and/or subtropics and in temperate latitudes as well; and 8% were noted in tropical and/or subtropical, temperate latitudes, and Arctic and/or Antarctic.

More than a half (58%) of all species of our collection were found in the seas of Pacific, Indian, and Atlantic oceans; 27% inhabited only the Indo-Pacific; and 15% inhabited only the seas of the Pacific Ocean (Fig. 4A).

On all investigated islands of the Ryukyu Archipelago, 428 species of marine algae were documented. Out of them, 54% were red algae, 12% were brown, and 34% were green (Suppl. 2, Fig. 2). Species of red algae belonged to 4 classes, 16 orders, 40 families, and 104 genera; species of brown algae, to 2 classes, 7 orders, 10 families, and 28 genera; and species of green algae, to 2 classes, 7 orders, 22 families, and 46 genera. In terms of species number, the richest families and orders were the following ones: out of red algae, Rhodomelaceae (50), Ceramiaceae (32), and families of Corallinales (23); out of brown algae, Dictyotaceae (17), Sargassaceae (11), and Scytosiphonaceae (6); and out of green algae, Caulerpaceae (23), Cladophoraceae (21), and Ulvaceae (13) (Suppl. 2, Fig. 3B). All species of our collection were previously found by other authors in tropics and/or subtropics. Out of them, 84% were registered only in tropical and/or subtropical latitudes; 8% were noted in temperate latitudes; and 8% were recorded in Arctic and/or Antarctic. Also, 28% of marine algae belonged to the Indo-Pacific, and 8% inhabited only the seas of the Pacific Ocean (Suppl. 2, Fig. 4B).

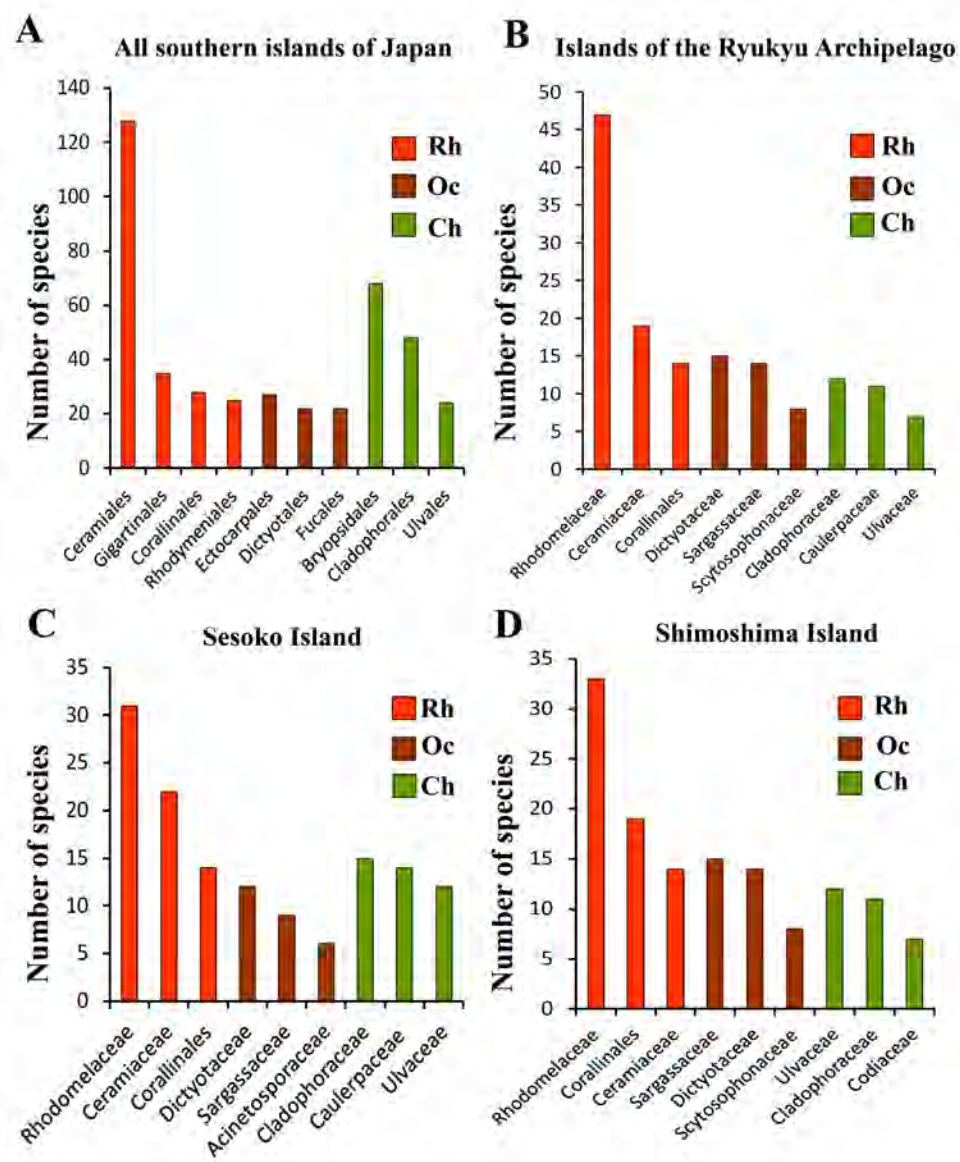


Fig. 3. Number of marine algal species in the richest taxa: A, all investigated southern islands of Japan; B, islands of the Ryukyu Archipelago; C, Sesoko Island; D, Shimoshima Island

Рис. 3. Количество видов морских водорослей в наиболее богатых таксонах: А — все исследованные южные острова Японии; В — острова архипелага Рюкю; С — остров Сесоко; D — остров Симосима

Out of the islands of the Ryukyu Archipelago, the highest number of species (329) were sampled along the coast of Sesoko Island (26°38'N, 127°51'E); out of them, 55% were red algae, 12% were brown, and 33% were green (Suppl. 2, Fig. 2). Species of red algae were represented by 4 classes, 16 orders, 38 families, and 94 genera; brown algae, by 2 classes, 7 orders, 10 families, and 26 genera; green algae, by 2 classes, 6 orders, 21 families, and 42 genera. The highest species richness was registered for the following orders and families. Out of red algae, Rhodomelaceae (32), Ceramiaceae (23), and families of Corallinales (14) prevailed; out of brown algae, Dictyotaceae (12), Sargassaceae (9), and Acinetosporaceae (5); and out of green algae, Cladophoraceae (14), Caulerpaceae (14), and Ulvaceae (11) (Suppl. 2, Fig. 3C). In the collection representing Sesoko Island, 83% of all species belonged to tropics and/or subtropics alone; 8%, temperate latitudes; 9%, Arctic and/or Antarctic. Moreover, 28% of algae represented only the Indo-Pacific, and 7%, the seas of the Pacific Ocean (Suppl. 2, Fig. 4C).

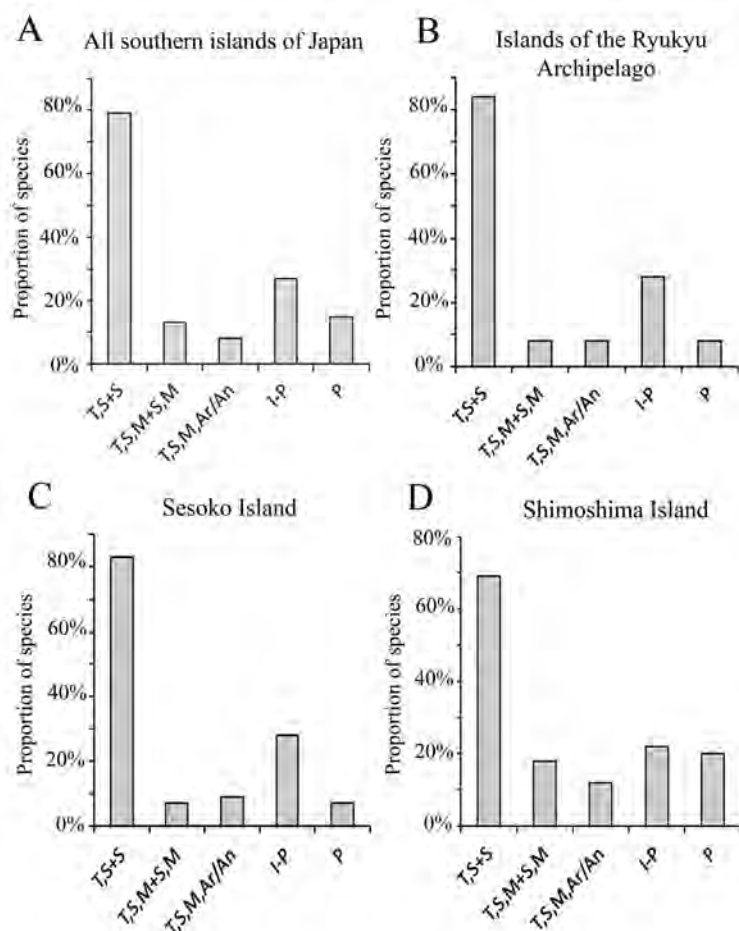


Fig. 4. Geographic distribution of marine algae off the southern islands of Japan. A, all investigated southern islands of Japan; B, islands of the Ryukyu Archipelago; C, Sesoko Island; D, Shimoshima Island. T, S + S, previously found inhabiting only the tropics and/or subtropics; T, S, M + S, M, previously found in tropical and/or subtropical and temperate latitudes; T, S, M, Ar / An, previously found in tropical and/or subtropical, temperate latitudes, and Arctic and/or Antarctic; I-P, inhabiting only the Indo-Pacific; P, found living only in the seas of the Pacific Ocean

Рис. 4. Географическое распространение морских водорослей на южных островах Японии. А — все исследованные южные острова Японии; В — острова архипелага Рюкю; С — остров Сесоко; D — остров Симосима. Т, S + S — ранее найдены только в тропиках и/или субтропиках; Т, S, M + S, M — ранее найдены в тропических и/или субтропических и умеренных широтах; Т, S, M, Ar / An — ранее найдены в тропических и/или субтропических, умеренных широтах и Арктике и/или Антарктике; I-P — обитают только в Индо-Тихоокеанском регионе; P — встречаются только в морях Тихого океана

Off the most northern island of investigated ones, Shimoshima (the largest island of the Amakusa Archipelago, 32°31'N, 130°02'E), located 6° north of Sesoko Island, we sampled 321 species and forms. Out of them, 63% were red algae, 17% were brown, and 20% were green (Suppl. 2, Fig. 2). Species of red algae represented 4 classes, 17 orders, 40 families, and 93 genera; species of brown algae, 1 class, 8 orders, 13 families, and 28 genera; and species of green algae, 1 class, 5 orders, 20 families, and 30 genera. The highest species richness was registered for the following families: out of red algae, Rhodomelaceae (33), families of Corallinales (20), and Ceramiaceae (13); out of brown algae, Sargassaceae (15), Dictyotaceae (14), and Scytosiphonaceae (8); out of green algae, Ulvaceae (12), Cladophoraceae (10), and Codiaceae (7) (Suppl. 2, Fig. 3D). In the collection of algae sampled off Shimoshima Island, 69% were tropical and/or subtropical species; 18% were species of temperate latitudes; and 13% were species of Arctic and/or Antarctic. Moreover, 22% inhabited only the Indo-Pacific, and 20% belonged to species inhabiting only the seas of the Pacific Ocean (Suppl. 2, Fig. 4D).

DISCUSSION

The floristic diversity and composition of macrophytes from islands of the Ryukyu Archipelago sampled by us in 1995–2019 were close to those for other islands in the Indo-Pacific, where coral reefs are the main ecosystem, algal species richness is characterized by 400 taxa, and the floristic composition is reported to be as follows: 50–60% of red algae, 20–35% of green algae, and 10–20% of brown algae [Huisman, Borowitzka, 2003; Lewis, Norris, 1987; Silva, 1992; Silva et al., 1987, 1996; Tseng, 1983; Tsuda, 2003, 2006; Zhang, 1996].

Taxonomic diversity, species richness of above-mentioned families, a group of species, or an indicator species of coral ecosystems of the seas of Southeast Asia, and potential latitudinal distribution of marine algae of the Ryukyu Archipelago are close to those of other coral reefs studied by us in the South China and East China seas lying in tropical and subtropical latitudes [Belous et al., 2021; Titlyanov et al., 2011, 2014, 2015, 2016; Titlyanova et al., 2014].

Taxonomic characteristics of the benthic marine flora on Shimoshima Island of the Amakusa Archipelago differed significantly from those for the southern islands of the Ryukyu Archipelago. On the Amakusa Archipelago, the relative number of red algae was higher by 9%, and brown algae, by 5%. At the same time, the relative number of green algae was lower by 14% than on Ryukyu islands. Taxonomic diversity of green algae on Shimoshima Island was significantly lower than that for the southern islands of the Ryukyu Archipelago: the values were lower by 1 class, 2 orders, 2 families, 16 genera, and 82 species. Moreover, green algae of two archipelagos differed in composition of families with the highest species richness. Specifically, on Ryukyu islands, those were Cladophoraceae, Caulerpaceae, and Ulvaceae; on Amakusa islands, Ulvaceae, Cladophoraceae, and Codiaceae. Algal collections from the archipelagos differed in relative number of species belonging to various geographical zones. The collection from Shimoshima Island contains less species (by 14%) representing tropics and subtropics alone than the collection from Ryukyu islands, as well as relatively more species belonging to temperate latitudes (by 11%) and Arctic and/or Antarctic (by 3%). Also, there are 13% more species which inhabit only the seas of the Pacific Ocean.

According to the scheme of marine biogeographic regions provided by J. C. Briggs [1974] and modified by K. Lüning [1990], Kyushu Island and the Amakusa Archipelago (southern islands of Japan) are located on the border between the warm-temperate region and cold-temperate region, and the southern islands of the Ryukyu Archipelago are situated on the border between the warm-temperate region and tropical biogeographic region. Data presented by us on taxonomic diversity of marine algae on the Amakusa and Ryukyu archipelagos give the grounds to suppose that the recent benthic flora of these archipelagos belongs to two different biogeographic regions.

As known, the marine flora of biogeographic temperate regions in both hemispheres differs in species diversity and the values of R/P index (number of Rhodophyta species divided by number of Phaeophyceae species) and C/P index (number of Chlorophyta species divided by number of Phaeophyceae species) [Belous et al., 2013; Lewis, Norris, 1987; Nguyen et al., 2013; Perestenko, 1980, 1994; Pham, 1969; Santelices et al., 2009; Titlyanov et al., 2015; Titlyanova et al., 2014]. It can be summarized that an average of about 200 species of benthic macroalgae were found in the cold-temperate region, and more than 400 species were recorded in the tropical biogeographical region. Both in the Northern and Southern hemispheres, the marine flora of cold waters is enriched with brown algae, and the flora of warm waters is enriched with red and green algae. The indices R/P and C/P in a given flora are very important characteristics of biogeographic regions. Their values for the marine flora of cold waters are 1.0–2.0 and 0.3–0.8, respectively; for the marine flora of warm waters, 2.5–4.0 and 0.5–1.0, respectively; and for the marine flora of tropical waters, 3.0–4.5 and 1.0–2.0, respectively [Santelices et al., 2009].

One of key indicators of the benthic flora in the tropical biogeographic region is the richness of algal species and forms in families of the order Ceramiales (Rhodophyta) and in Caulerpaceae, Boodleaceae, and Valoniaceae (Chlorophyta) [Belous et al., 2021; Titlyanov et al., 2015]. Main identification characteristic of the benthic flora of the warm-temperate region in the Northern Hemisphere in East Asia is the most actively settling representative of the warm-water genus *Sargassum* C. Agardh, 1820 [Belous et al., 2013].

Our sampling in 2012–2017 on Shimoshima Island [Titlyanov et al., 2019a] allowed documenting more than 300 species of benthic macroalgae with a significant prevalence of red algae (63%) over brown and green algae. R/P value for sampled algae was 3.6, and C/P value was 1.1. Those correspond to the flora of warm-temperate regions and give us the grounds to classify Shimoshima Island of the Amakusa Archipelago, with its benthic flora, as part of the warm-temperate region.

On Sesoko Island, 6° south of Shimoshima Island, in 1995–2019, we recorded more than 300 species and forms of marine algae, with red and green algae prevailing. R/P value of sampled algae was 4.4, and C/P value was 2.6. All found species belonged to tropical latitudes; in these calculations, we also used material from our earlier works [Titlyanov et al., 2008, 2010, 2018, 2019b]. In the collection, species of red and green algae of tropic-specific families prevailed: Rhodomelaceae, Ceramiaceae (Rhodophyta), and Caulerpaceae (Chlorophyta).

On Yonaguni Island (southwest of Okinawa islands, 8° south of Shimoshima Island), only at three localities, we sampled about 200 species of marine algae; out of them, as well as on Sesoko Island, red (59%) and green algae (31%) prevailed. R/P value was 6.1, and C/P value was 3.2 [Titlyanov et al., 2016]. Thus, the main indicators of the taxonomic diversity of benthic floras for the most studied islands, Sesoko and Yonaguni, give us the grounds to assign the southern islands of the Ryukyu Archipelago (from N26° and south), with their benthic flora, to the tropical biogeographic region.

Conclusion. A total of 569 species of marine benthic algae were found off the southern islands of Japan; out of them, 153 species were registered for the first time. The comparison of taxonomic and biogeographic characteristics of marine floras of the Amakusa and Ryukyu archipelagos – biodiversity of species and forms, taxonomic composition of algal communities, and potential capabilities of geographic distribution of taxa – give us the grounds to classify Shimoshima Island as a warm-temperate region of the Northern Hemisphere in East Asia, and the southern islands of the Ryukyu Archipelago, as a tropical biogeographic region.

REFERENCES

1. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway / M. D. Guiry, G. M. Guiry (Eds) : [site], 2023. URL: <http://www.algaebase.org> [accessed: 10.01.2023].
2. Belous O. S., Titlyanova T. V., Titlyanov E. A. *Morskie rasteniya bukhty Troitsy i smezhnykh akvatorii (zaliv Petra Velikogo, Yaponskoe more)*. Vladivostok : Dal'nauka, 2013, 263 p. (in Russ.). <http://www.algae.ru/350>
3. Belous O. S., Titlyanov E. A., Titlyanova T. V. Decadal comparison (1950–2020) of the benthic marine flora from Central and Southern Vietnam. *Phytotaxa*, 2021, vol. 21, no. 4, pp. 249–288. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.521.4.3>
4. Briggs J. C. *Marine Zoogeography*. New York, NY : McGraw-Hill, 1974, 475 p.
5. Huisman J. M., Borowitzka M. A. Marine benthic flora of the Dampier Archipelago, Western Australia. In: *The Marine Flora and Fauna of Dampier* / F. E. Wells, D. I. Walker, D. S. Jones (Eds). Perth, Western Australia : Western Australian Museum, 2003, pp. 291–344.
6. Lewis J. E., Norris J. N. *A History and Annotated Account of the Benthic Marine Algae of Taiwan*. Washington, DC : Smithsonian Institution Press, 1987, 38 p. (Smithsonian Contributions to the Marine Sciences : no. 29).
7. Lüning K. *Seaweeds. Their Environment, Biogeography and Ecophysiology*. Hoboken, NJ : John

- Wiley & Sons, 1990, 527 p.
8. Nguyen V. T., Le N. H., Lin S.-M., Steen F., De Clerck O. Checklist of the marine macroalgae of Vietnam. *Botanica Marina*, 2013, vol. 56, iss. 3, pp. 207–302. <https://doi.org/10.1515/bot-2013-0010>
 9. Okamura K. On the algae from Ogasawara-jima (Bonin Islands). *Botanical Magazine*, 1897, vol. 11, nos 119–120, pp. 1–10, 11–17. <https://doi.org/10.15281/jplantres1887.11.en1>
 10. Okamura K. On the algae from the Island Hatidyo. *Records of Oceanographic Works in Japan*, 1930, vol. 2, pp. 92–110.
 11. Perestenko L. P. *Vodorosli zaliva Petra Velikogo*. Leningrad : Nauka, 1980, 232 p. (in Russ.). <http://www.algae.ru/273>
 12. Perestenko L. P. *Red Algae of the Far-Eastern Seas of Russia*. Saint Petersburg : “Olga”, 1994, 330 p. (in Russ.). <http://www.algae.ru/270>
 13. Pham H. H. *Marine Algae of South Vietnam*. Saigon : Center for Science and Technology, 1969, 558 p. (in Vietnamese).
 14. Santelices B., Bolton J. J., Meneses I. Marine Algal Communities. In: *Marine Macroecology* / J. D. Witman, K. Roy (Eds). Chicago, IL : Chicago University Press, 2009, chap. 6, pp. 153–192. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226904146.003.0006>
 15. Saunders G. W., Hommersand M. H. Assessing red algal supraordinal diversity and taxonomy in the context of contemporary systematic data. *American Journal of Botany*, 2004, vol. 91, iss. 10, pp. 1494–1507. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.10.1494>
 16. Segawa S., Yoshida T. *Fauna and Flora of the Sea Around the Amakusa Marine Biological Laboratory*. Pt 3. *Marine Algae*. Amakusa, Japan : Tomioka, Reihokucho-cho, 1961, 24 p. (in Japanese).
 17. Schneider C. W., Wynne M. J. Second addendum to the synoptic review of red algal genera. *Botanica Marina*, 2013, vol. 56, iss. 2, pp. 111–118. <https://doi.org/10.1515/bot-2012-0235>
 18. Silva P. C. Geographic patterns of diversity in benthic marine algae. *Pacific Science*, 1992, vol. 46, no. 4, pp. 429–437. <http://hdl.handle.net/10125/1869>
 19. Silva P. C., Basson P. W., Moe R. L. *Catalogue of the Benthic Marine Algae of the Indian Ocean*. Berkeley ; Los Angeles ; London : University of California Press, 1996, 1280 p. (University of California Publications in Botany ; vol. 79).
 20. Silva P. C., Menez E. G., Moe R. L. *Catalog of the Benthic Marine Algae of the Philippines*. Washington, DC : Smithsonian Institution Press, 1987, 179 p. (Smithsonian Contributions to the Marine Sciences : no. 27).
 21. Titlyanov E. A., Titlyanova T. V., Chapman D. J. Dynamics and patterns of algal colonization on mechanically damaged and dead colonies of the coral *Porites lutea*. *Botanica Marina*, 2008, vol. 51, iss. 4, pp. 285–296. <https://doi.org/10.1515/BOT.2008.042>
 22. Titlyanov E. A., Titlyanova T. V., Belous O. S. Checklist of the marine flora of Nha Trang Bay (Vietnam, South China Sea) and decadal changes in the species diversity composition between 1953 and 2010. *Botanica Marina*, 2015, vol. 58, iss. 5, pp. 367–377. <https://doi.org/10.1515/bot-2014-0067>
 23. Titlyanov E. A., Titlyanova T. V., Tokeshi M. Marine plants in coral reef ecosystems of Southeast Asia. *Global Journal of Science Frontier Research—C Biology*, 2018, vol. 18, iss. C1, pp. 1–34.
 24. Titlyanov E. A., Titlyanova T. V., Tokeshi M. Recent (2012–2017) seaweed flora of Tomioka Peninsula, Shimoshima Island (the East China Sea, Japan). *Coastal Ecosystems*, 2019a, vol. 6, pp. 1–21.
 25. Titlyanov E. A., Titlyanova T. V., Tokeshi M., Li X. Inventory and historical changes in the marine flora of Tomioka Peninsula (Amakusa Island), Japan. *Diversity*, 2019b, vol. 11, iss. 9, art. no. 158 (15 p.). <https://doi.org/10.3390/d11090158>
 26. Titlyanov E. A., Titlyanova T. V., Xia B. M., Bartsch I. Checklist of marine benthic green algae (Chlorophyta) on Hainan, a subtropical island off the coast of China: Comparisons between the 1930s and 1990–2009 reveal environmental changes. *Botanica Marina*, 2011, vol. 54, iss. 6, pp. 523–535. <https://doi.org/10.1515/bot.2011.064>
 27. Titlyanov E. A., Kiyashko S. I., Titlyanova T. V., Raven J. A. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in tissue of coral polyps and epilithic algae inhabiting damaged coral colonies under the influence of different light intensities. *Aquatic Ecology*, 2010, vol. 44, iss. 1, pp. 13–21. <https://doi.org/10.1007/s10452-009-9248-5>

28. Titlyanov E. A., Titlyanova T. V., Li X. B., Hansen G. I., Huang H. Seasonal changes in the benthic macroalgae and Cyanobacteria of the intertidal zone in Sanya Bay (Hainan Island, China). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2014, vol. 94, iss. 5, pp. 879–893. <https://doi.org/10.1017/S0025315414000460>
29. Titlyanov E. A., Titlyanova T. V., Kalita T. L., Tokeshi M. Decadal changes in the algal assemblages of tropical-subtropical Yonaguni Island in the western Pacific. *Coastal Ecosystems*, 2016, vol. 3, pp. 16–37.
30. Titlyanova T. V., Titlyanov E. A., Xia B., Bartsch I. New records of benthic marine green algae (Chlorophyta) for the island of Hainan (China). *Nova Hedwigia*, 2012, Bd. 94, Heft 3–4, S. 441–470. <https://doi.org/10.1127/0029-5035/2012/0022>
31. Titlyanova T. V., Titlyanov E. A., Kalita T. L. Marine algal flora of Hainan Island: A comprehensive synthesis. *Coastal Ecosystems*, 2014, vol. 1, pp. 28–53.
32. Tseng C. K. *Common Seaweeds of China*. Beijing : Science Press, 1983, 316 p.
33. Tsuda R. T. *Checklist and Bibliography of the Marine Benthic Algae from the Mariana Islands (Guam and CNMI)*. Mangilao, Guam : University of Guam Marine Laboratory, 2003, 49 p. (Technical Report ; no. 107).
34. Tsuda R. T. *Checklist and Bibliography of the Marine Benthic Algae Within Chuuk, Pohnpei, and Kosrae States, Federated States of Micronesia*. Honolulu, Hawaii : Bishop Museum Press, 2006, 43 p. (Bishop Museum Technical Report ; no. 34). <http://pbs.bishopmuseum.org/pdf/tr34.pdf>
35. Wynne M. J., Bradshaw T., Carrington C. M. S. A checklist of the benthic marine algae of Barbados, West Indies. *Botanica Marina*, 2014, vol. 57, iss. 3, pp. 167–184. <https://doi.org/10.1515/bot-2014-0007>
36. Zhang S. The species and distribution of seaweeds in the coast of China seas. *Chinese Biodiversity Science*, 1996, vol. 4, iss. 3, pp. 139–144. <https://doi.org/10.17520/biods.1996025>

МОРСКАЯ ФЛОРА ЮЖНЫХ ОСТРОВОВ ЯПОНИИ

Э. А. Титлянов¹, Т. В. Титлянова¹, О. С. Белоус¹, М. Токеши²

¹Национальный научный центр морской биологии имени А. В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток, Российская Федерация

²Морская биологическая лаборатория Амаксы, Университет Кюсю, Рейкоку-Амакса, Кумамото, Япония
E-mail: ksu_bio@mail.ru

С 1995 по 2019 г. на литорали и в верхней сублиторали архипелага Амакса (остров Симосима) и южных островов архипелага Рюкю (Окинава, Сесоко, Иэдзима, Акадзима, Мияко, Исигаки, Ириомоте и Йонагуни) были собраны морские водоросли. Всего обнаружено 569 видов и таксономических форм бентосных макроводорослей, из них 57 % принадлежат к красным водорослям, 15 % — к бурым, 28 % — к зелёным. Новыми для этих островов были 153 вида водорослей. В течение указанного периода бентосную морскую флору отдельных островов анализировали с разной степенью тщательности. Среди островов архипелага Амакса самым изученным был Симосима (исследовано 14 точек во все сезоны), а среди островов архипелага Рюкю — Сесоко (8 точек во все сезоны). Сравнение таксономических и биогеографических характеристик морских флор этих двух архипелагов: биоразнообразия видов и форм, таксономического состава водорослевых сообществ и потенциальных возможностей географического (широтного) распространения видов — даёт нам основания классифицировать остров Симосима как теплоумеренный регион Северного полушария в Восточной Азии, а южные острова архипелага Рюкю — как тропический биогеографический регион.

Ключевые слова: макроводоросли, архипелаг Амакса, южные острова архипелага Рюкю, сравнение морской флоры

ХРОНИКА И ИНФОРМАЦИЯ

К ЮБИЛЕЮ ДОКТОРА БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК, ПРОФЕССОРА, ЧЛЕНА-КОРРЕСПОНДЕНТА НАН АЗЕРБАЙДЖАНА ИЛЬХАМА ХАЙЯМ ОГЛЫ АЛЕКПЕРОВА

Выдающемуся протистологу Ильхаму Хайям оглы Алекперову, заведующему лабораторией протозоологии Института зоологии НАН Азербайджана, 20 ноября 2023 г. исполнилось 75 лет.

Ильхам Хайям оглы Алекперов родился в городе Баку в семье биологов. Его отец, кандидат биологических наук Хайям Мухтар оглы Алекперов, известный териолог, автор многих научных статей и монографий, был сотрудником Института зоологии АН Азербайджана. Его мать, Халида Гусейн кызы Кулиева, кандидат биологических наук, долгие годы работала в Институте ботаники АН Азербайджана. Специальность родителей определила выбор Ильхама Алекперова, и после окончания средней школы он поступил на биологический факультет Азербайджанского государственного университета, который окончил в 1971 г.



Ещё будучи студентом, И. Х. Алекперов проявил большой интерес к изучению пресноводных инфузорий и овладел современными цитологическими методами импрегнации инфрацелиатуры инфузорий серебром и окраски их ядерного аппарата и других клеточных структур. Уже в студенческие годы Ильхам Хайям оглы Алекперов начал публиковать научные статьи и успешно выступать на авторитетных научных собраниях, что в те времена было редкостью.

Сразу по окончании университета он поступил в аспирантуру Института зоологии АН Азербайджана, где выполнял диссертационную работу в лаборатории гидробиологии.

В 1977 г. И. Х. Алекперов успешно защитил кандидатскую диссертацию на тему «Планктонные инфузории Мингечаурского, Варваринского и Джейранбатанского водохранилищ». В планктоне этих трёх водохранилищ им были найдены 120 таксонов инфузорий, в том числе 1 новый род и 20 новых видов.

В 1975 г. Ильхам Хайям оглы Алекперов вместе с рядом других молодых специалистов распоряжением Президиума АН Азербайджана был переведён в лабораторию экологической физиологии Института физиологии АН Азербайджана, где проработал до 1986 г. Все эти годы, наряду с исследованиями по использованию некоторых видов инфузорий в качестве тест-организмов и с разработкой методов определения токсичности тяжёлых металлов, продуктов нефтедобычи, инсектицидов и других токсикантов по клеточным физиологическим параметрам (скорость деления, нарушения процессов фагоцитоза и осморегуляции), И. Х. Алекперов продолжал изучение видового разнообразия и экологии свободноживущих инфузорий пресных вод Азербайджана.

Его публикации этого периода, особенно содержащие описания многочисленных новых таксонов инфузорий, активно цитировали ведущие специалисты-целиатологи, а сам Ильхам Хайям оглы Алекперов стал признанным авторитетом в своей области.

В 1986 г. он был переведён в лабораторию протозоологии Института зоологии АН Азербайджана на должность старшего научного сотрудника. В 1989 г. он стал заведующим лабораторией.

В 1987 г. И. Х. Алекперов успешно защитил в Ленинградском государственном университете докторскую диссертацию на тему «Пресноводные инфузории искусственных водоёмов Азербайджана». Эта защита стала событием, тем более что официальными оппонентами были признанные лидеры отечественной и мировой протозоологии — член-корреспондент АН СССР, профессор Ю. И. Полянский, профессор Л. Н. Серавин и профессор Я. И. Старобогатов.

Помимо детального морфологического описания 100 редких таксонов инфузорий, включая 2 новых рода и 40 новых видов, в диссертации впервые были приведены данные о микроразнообразии распределения инфузорий, их суточных миграциях как в планктоне, так и в бентосе; установлены новые закономерности заселения инфузориями стерильных субстратов; дана санитарная характеристика всех исследованных водоёмов и указаны источники их загрязнения; предложен оригинальный метод получения живого инфузорного корма для кормления личинок ценных промысловых рыб, который был внедрён на рыбоводных хозяйствах Ленинградской области.

В конце 1990-х гг. И. Х. Алекперов руководил несколькими биомониторинговыми проектами по оценке воздействия на биоразнообразие геологоразведки в районах морских нефтепромыслов. В 2001–2007 гг. он был представителем НАН Азербайджана в группе научных исследований и биомониторинга фирмы British Petroleum Azerbaijan. С 2002 по 2010 г. Ильхам Хайям оглы Алекперов был членом, а затем и председателем экспертного совета отделения биологии и сельского хозяйства ВАК Азербайджана.

В 2007 г. И. Х. Алекперов был избран член-корреспондентом НАН Азербайджана, а в 2009 г. решением ВАК Азербайджана ему было присвоено звание профессора. В 2009 г. Ильхам Хайям оглы Алекперов был назначен заместителем директора Института зоологии НАН Азербайджана. Он был избран директором института в 2011 г. и возглавлял его до 2016 г.

Ильхам Хайям оглы Алекперов — автор и соавтор 4 монографий и более чем 190 научных статей. Он разработал ряд оригинальных методик изучения простейших и методов биотестирования для оценки нефтяного загрязнения, описал 5 семейств, около 20 родов и около 200 новых видов инфузорий и раковинных амёб. Под его руководством подготовлены и успешно защищены десять кандидатских и две докторских диссертации. Он принимал участие в ряде



На V Европейском конгрессе протистологов (Санкт-Петербург, 2007 г.).
В центре — профессор Вильгельм Фойснер (Зальцбург, Австрия)



Во время сбора материала на озере Байкал (2007 г.). Справа — профессор Норберт Вильберт (Боннский университет)

крупных международных проектов и в многочисленных международных научных конференциях. И. Х. Алекперов является членом редколлегии семи научных журналов, в том числе журнала «Биоразнообразие и устойчивое развитие», который издаёт ФИЦ ИнБЮМ, а также рецензентом ряда рейтинговых международных журналов.

Поздравляем дорогого Ильхама Хайям оглы Алекперова с юбилеем и желаем дальнейшей плодотворной работы и творческих успехов!

*И. В. Довгаль, Н. А. Гаврилова, А. Ш. Абибулаева,
ФИЦ ИнБЮМ*

**ON THE ANNIVERSARY OF ILKHAM KHAYAM OGLY ALEKPEROV,
D. SC., PROFESSOR,
CORRESPONDING MEMBER OF THE AZERBAIJAN NAS**

On 20 November, 2023, Ilkham Khayam ogly Alekperov celebrated his 75th birthday – D. Sc., Professor, and corresponding member of the Azerbaijan National Academy of Sciences. I. Kh. Alekperov is a famous protistologist who heads the laboratory of protozoology at the Institute of Zoology of the Azerbaijan National Academy of Sciences. He is the author and co-author of 4 monographs and more than 190 scientific articles and serves on editorial boards of 7 scientific journals.

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 № 11 от 09.10.2023).

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. Стельмах Л. В.

Корректор:

Копытова О. Ю.

Перевод:

Тренкеншу Т. А., Надточенко И. А.

Компьютерная вёрстка:

Баяндин А. С.

Оригинал-макет подготовлен в пакете Xe_{La}TeX (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).



Уч.-изд. листов 9,3	Подп. к печати 09.10.2023	Тираж 100 экз.
Усл. печ. листов 13,95	Дата выхода в свет 22.03.2024	Формат 60 × 84/8

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



Вниманию читателей!

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

*издают
научный журнал*

**Морской биологический журнал
Marine Biological Journal**

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

Заказать журнал

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

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

*publish
scientific journal*

**Морской биологический журнал
Marine Biological Journal**

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

You may order the journal

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