

ISSN 2499-9768 print

МОРСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ
MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Том 10 № 3
2025

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

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., проф., 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

Korneychuk Yu. M., PhD, IBSS, Russia

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Sanzharova 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.

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2025 Том 10 № 3

Основан в феврале 2016 г.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Выходит 4 раза в год

СОДЕРЖАНИЕ

Научные сообщения

- Богданович Ю. В., Солдатов А. А., Шалагина Н. Е., Рычкова В. Н.
Эритроидные элементы гемолимфы двустворчатого моллюска
Anadara kagoshimensis (Tokunaga, 1906) в условиях сероводородной нагрузки:
проточная цитометрия и световая микроскопия 3–10
- Гринцов В. А.
Морфология *Stenothoe* cf. *tergestina* (Nebeski, 1881) (Crustacea, Amphipoda, Stenothoidae),
недавнего вселенца в Чёрное море 11–19
- Зинов А. А., Стоник И. В.
Воздействие температуры на рост двух видов *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo (Bacillariophyta)
в лабораторных культурах, изолированных из Японского моря 20–30
- Лабай В. С., Корнеев Е. С., Абрамова Е. В., Березова О. Н., Водопьянова А. И.,
Костюченко К. М., Шарлай О. Б., Шпилько Т. С.
Макрозообентос эстуария реки Сусуя (остров Сахалин):
II. Донные сообщества и распределение ключевых видов 31–46
- Неврова Е. Л.
Бентосные диатомовые водоросли (Bacillariophyta): разнообразие и иерархическая структура
таксонов на рыхлых грунтах бухты Круглая (Чёрное море, Крым) 47–66
- Полунина Ю. Ю., Казакова Д. М., Кондрашов А. А.
Особенности распределения и структура популяции *Pseudocalanus acuspes* (Giesbrecht, 1881)
(Copepoda, Crustacea) в юго-восточной части Балтийского моря 67–79
- Слынько Е. Е., Рябушко В. И., Кожара А. В., Ворошилова И. С., Слынько А. Ю.,
Баймухамбетова А. С., Пашаев В. Ш., Мироновский А. Н.
Генетическая и морфологическая изменчивость моллюска
Anadara kagoshimensis (Tokunaga, 1906) как вероятные составляющие
адаптивного успеха этого вида в Азово-Черноморском регионе 80–95
- Соловьёва О. В., Тихонова Е. А., Зарипова К. М.
Нефтяное загрязнение Керченского пролива после аварии танкеров «Волгоневфть»
в декабре 2024 г. 96–104
- Юрикова Е. А., Бегун А. А.
Видовой состав сообщества микроводорослей морского льда и подлёдной воды
в бухтах острова Русский (залив Петра Великого, Японское море) 105–119
- #### Заметки
- Маркина Ж. В., Огнистая А. В.
Действие тяжёлых металлов на скорость роста микроводорослей
Heterosigma akashiwo, *Alexandrium affine* и *Prorocentrum foraminosum* 120–124

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2025 Vol. 10 No. 3

Established in February 2016

SCIENTIFIC JOURNAL

4 issues per year

CONTENTS

Scientific communications

- Bogdanovich Yu., Soldatov A., Shalagina N., and Rychkova V.*
Erythroid cells in the hemolymph of a bivalve *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906)
under hydrogen sulfide loading: Flow cytometry and light microscopy (in Russ.) 3–10
- Grintsov V.*
Morphology of *Stenothoe* cf. *tergestina* (Nebeski, 1881) (Crustacea, Amphipoda, Stenothoidae),
recent invader to the Black Sea (in Russ.) 11–19
- Zinov A. and Stonik I.*
The effect of temperature on the growth of two species of *Pseudo-nitzschia*
H. Peragallo (Bacillariophyta) in laboratory cultures isolated from the Sea of Japan (in Russ.) 20–30
- Labay V., Korneev E., Abramova E., Berezova O., Vodop'janova A., Kostyuchenko K.,
Sharlay O., and Shpilko T.*
Macrozoobenthos of the Susuya River estuary (Sakhalin Island):
II. Bottom communities and distribution of key species (in Russ.) 31–46
- Nevrova E.*
Benthic diatoms (Bacillariophyta): Diversity and hierarchical structure of taxocenes
on soft bottom off the Kruglaya Bay (the Black Sea, Crimea) (in Russ.) 47–66
- Polunina Ju., Kazakova D., and Kondrashov A.*
Some features of distribution and population structure of *Pseudocalanus acuspes* (Giesbrecht, 1881)
(Copepoda, Crustacea) in the southeastern Baltic Sea (in Russ.) 67–79
- Slynko E., Ryabushko V., Kozhara A., Voroshilova I., Slynko A., Baimukhambetova A.,
Pashaev V., and Mironovsky A.*
Genetic and morphological variability of a bivalve *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906)
as probable components of its adaptive success in the Azov and Black Sea region (in Russ.) 80–95
- Soloveva O., Tikhonova E., and Zaripova K.*
Oil pollution in the Kerch Strait after the “Volgoneft” tanker accident
in December 2024 (in Russ.) 96–104
- Yurikova E. and Begun A.*
Species composition of the microalgal community in sea ice and under-ice water
in bays of Russky Island (Peter the Great Bay, Sea of Japan) (in Russ.) 105–119
- #### Notes
- Markina Zh. and Ognistaya A.*
The effect of heavy metals on the growth rate of microalgae
Heterosigma akashiwo, *Alexandrium affine*, and *Prorocentrum foraminosum* (in Russ.) 120–124

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 594-111.11:[551.464.6:546.221.1]

**ЭРИТРОИДНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ГЕМОЛИМФЫ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА
ANADARA KAGOSHIMENSIS (TOKUNAGA, 1906)
В УСЛОВИЯХ СЕРОВОДОРОДНОЙ НАГРУЗКИ:
ПРОТОЧНАЯ ЦИТОМЕТРИЯ И СВЕТОВАЯ МИКРОСКОПИЯ**

© 2025 г. Ю. В. Богданович¹, А. А. Солдатов^{1,2}, Н. Е. Шалагина¹, В. Н. Рычкова¹

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 25.02.2025; после доработки 25.02.2025;
принята к публикации 12.08.2025.

Нарушение баланса между окислением органического вещества и поступлением кислорода приводит к формированию в водной толще устойчивых во времени редокс-зон. На шельфе это обычно происходит вследствие отсутствия сквозной вертикальной конвекции и образования локальных зон гниения мёртвого органического вещества. Функциональные аспекты устойчивости ряда бентосных организмов к подобным условиям представляют определённый интерес. В настоящей работе исследован двустворчатый моллюск *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), способный переносить условия сероводородного заражения. При помощи методов проточной цитометрии и световой микроскопии экспериментально изучено влияние сероводородной нагрузки на морфофункциональные характеристики эритроидных элементов моллюска. Работа выполнена на взрослых особях с высотой раковины 23–34 мм. Контрольную группу *A. kagoshimensis* содержали в аквариуме с концентрацией кислорода 7,0–8,2 мг $O_2 \cdot л^{-1}$ (нормоксия). У опытной группы сначала в течение 2 ч понижали уровень кислорода до 0,1 мг $O_2 \cdot л^{-1}$ (барботаж воды азотом). Затем в воду вносили Na_2S до финальной концентрации 6 мг $S^{2-} \cdot л^{-1}$. При наличии сероводорода выявлен значительный рост объёма эритроидных элементов гемолимфы анадары (более 40 %, $p < 0,01$), происходящий на фоне существенного повышения величины флуоресценции родамина 123 (R123) и 2'-7'-дихлорфлуоресцеин-диацетата (DCF-DA) (2–3 раза, $p < 0,01$), что отражает усиление окислительных процессов в клетках и их возможный лизис. Последний позволяет освобождать гранулы, содержащие гематин, который способен нейтрализовать сульфиды. Отмеченная реакция, по-видимому, имеет адаптивное значение. Рост величин бокового светорассеяния и флуоресценции SYBR Green I отражает увеличение числа гранулярных включений в клетках красной крови при наличии сероводорода и повышение функциональной активности их ядер.

Ключевые слова: *Anadara kagoshimensis*, сероводород, гемолимфа, эритроидные элементы, морфология, проточная цитометрия

Тихоокеанский двустворчатый моллюск *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) впервые был обнаружен у побережья Кавказа в 1968 г. [Киселёва, 1992]. В настоящее время его массовые поселения регистрируют в основном вдоль кавказского и румынского побережий Чёрного моря [Ревков, 2016]. Этот моллюск активно осваивает шельфовую зону

Азовского моря [Живоглядова и др., 2021] и уже фактически превратился в одну из руководящих форм бентоса [Ревков, 2016]. Столь быстрое освоение Азово-Черноморского региона связывают с адаптационной пластичностью анадары, в частности со способностью к существованию в условиях низкого содержания кислорода и сероводородного заражения.

Специальные исследования показали, что организм *A. kagoshimensis* может поддерживать высокий энергетический статус тканей в условиях острой гипоксии [Cortesi et al., 1992]. При этом интенсивность аэробного обмена в тканях анадары существенно ниже, чем в тканях других видов двустворок [Андреев и др., 2009]. Моллюск устойчив к наличию сероводорода в воде [Miyamoto, Iwanaga, 2017], что отчасти связывают с тем, что в клетках его гемолимфы есть особые зернистые включения, содержащие гематин [Holden et al., 1994; Vismann, 1993]. Показано, что плотность этих образований существенно возрастает в условиях экспериментальной сероводородной нагрузки [Soldatov et al., 2018].

Определённые эффекты выявлены также в реакции клеточных систем анадары на гипоксию и наличие сероводорода [Soldatov et al., 2018, 2021]. Они касаются в основном функциональной морфологии клеток — объёма, удельной поверхности и ядерно-цитоплазматических отношений. Настоящая работа является продолжением ранее начатых исследований.

Цель работы — на основе методов проточной цитометрии и световой микроскопии в условиях эксперимента *in vivo* оценить влияние сероводорода на функциональные характеристики эритроидных элементов гемолимфы *Anadara kagoshimensis*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования послужили взрослые особи анадары. Моллюсков собирали в акватории бухты Ласпи (Крым). Размеры раковины — 23–34 мм (от замка до края створки).

Экспериментальная схема. Моллюсков разделили на две группы — контрольную и опытную. Контрольную содержали при концентрации кислорода 7,0–8,2 мг $O_2 \cdot л^{-1}$. У опытной группы сначала в течение 2 ч понижали уровень кислорода до 0,1 мг $O_2 \cdot л^{-1}$ (барботажа воды азотом). Затем в воду вносили Na_2S до финальной концентрации 6 мг $S^{2-} \cdot л^{-1}$. Наличие в воде сульфид-иона приводило к её защелачиванию, которое компенсировали внесением 0,1 н HCl. Значения pH удерживали на уровне 8,2–8,3. Экспозиция для контрольной и опытной группы составляла 48 ч. Моллюсков содержали при температуре воды +17...+20 °C.

Уровень кислорода в воде контролировали при помощи оксиметра DO Meter ST300D (Ohaus, США). Величину pH определяли на pH-метре inoLab pH 720 (Германия). Содержание сульфид-иона в воде устанавливали потенциометрически посредством сульфидселективного сенсора MSBS (Нидерланды).

Отбор образцов гемолимфы. Гемолимфу получали при помощи шприца пункцией экстрапаллиального пространства. В качестве антикоагулянта применяли гепарин (Richter, Венгрия). Полученный образец делили на две части. Одну использовали для изготовления мазков. Вторую часть трижды отмывали от плазмы центрифугированием при 500 g в течение 5 мин при +4 °C. В работе применяли рефрижераторную центрифугу Eppendorf 5424 R (Германия). Клетки ресуспензировали в стерилизованной морской воде. Полученные образцы использовали для проведения цитометрических исследований.

Проточная цитометрия. Часть суспензии эритроцитов окрашивали SYBR Green I (Sigma Aldrich, США). Финальная концентрация в пробе составляла 10 мкМ, время инкубации в темноте — 40 мин. Флуоресценцию этого ДНК-красителя анализировали на канале FL1 (экстинкция — 497 нм, эмиссия — 521 нм). Характер распределения клеток во взвеси классифицировали на основании их относительного размера — по величине прямого рассеяния (forward scatter, FS) и бокового (side scatter, SS).

Способность эритроцитов к спонтанной продукции активных форм кислорода оценивали по флуоресценции красителя 2'-7'-дихлорфлуоресцеин-диацетата (DCF-DA, Sigma Aldrich). Для этого 1 мл суспензии эритроцитов инкубировали с 10 мкл раствора DCF-DA в течение 40 мин в темноте. Финальная концентрация красителя в пробе составляла 10 мкМ. Его флуоресценцию анализировали на канале FL1 (экстинкция — 485 нм, эмиссия — 525 нм).

Изменения мембранного потенциала митохондрий в эритроцитах контролировали по интенсивности флуоресценции клеток, окрашенных родамином 123 (R123) (Molecular Probes, США). Эритроциты окрашивали R123 в течение 40 мин. Его концентрация в пробе составляла 2,5 мкМ. Интенсивность флуоресценции определяли на канале FL1 (экстинкция — 508 нм, эмиссия — 528 нм).

Все измерения выполняли на проточном цитометре Cytomics FC 500 (Beckman Coulter, США), оборудованном однофазным аргоновым лазером (длина волны — 488 нм).

Световая микроскопия. Часть образцов гемолимфы использовали при изготовлении мазков, которые окрашивали по комбинированному методу Паппенгейма (Май — Грюнвальд + Романовский — Гимза) [Золотницкая, 1987], и применяли для оценки морфометрических характеристик клеток красной крови. При помощи светового микроскопа Biomed PR-2 Lum (увеличение 100х, производство Китай — Россия), оборудованного камерой Levenhuk C NG Series, по фотографиям (программа ImageJ 1.44p) определяли большой и малый диаметры клеток (C_1 и C_2 соответственно) и их ядер (N_1 и N_2). Объём выборки — 100 клеток на мазок. На основании полученных значений по известным алгоритмам рассчитывали среднеклеточный объём (V_c) [Houchin et al., 1958], объём ядра (V_n) [Tască, 1976] и ядерно-цитоплазматическое отношение (nuclear–cytoplasmic ratio, NCR):

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

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

$$NCR = \frac{V_n}{V_c} .$$

Статистическая обработка. Результаты представлены как $M \pm m$. Статистические сравнения проведены на основе непараметрического U -критерия Манна — Уитни. Различия считали значимыми при $p < 0,05$. Статистическая обработка и графическое оформление полученной информации выполнены при помощи стандартного программного обеспечения MS Office Excel 2010. Объём выборочных совокупностей показан на графиках.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проточная цитометрия. Анализ прямого (FS) и бокового (SS) светорассеяния эритроцитарной взвеси в условиях сероводородной нагрузки показал рост значений обоих показателей (рис. 1). В случае с SS различия были достоверными ($p < 0,001$).

Значительный рост флуоресценции при наличии H_2S отмечен также в отношении SYBR Green I, R123 и DCF-DA (рис. 2) — в 1,7 раза ($p < 0,05$), 1,9 раза ($p < 0,01$) и 3,2 раза ($p < 0,001$) соответственно.

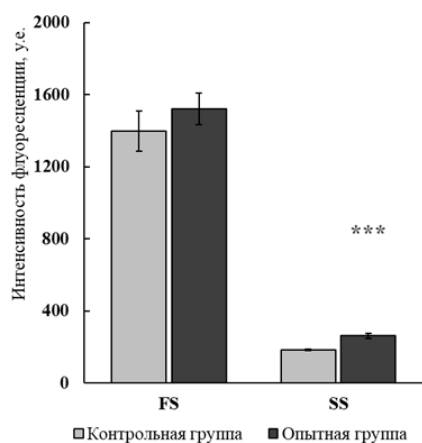


Рис. 1. Показатели прямого (FS) и бокового (SS) светорассеяния взвесей эритроидных клеток гемолимфы *Anadara kagoshimensis* в условиях сероводородной нагрузки (***) — $p < 0,001$)

Fig. 1. Parameters of forward scatter (FS) and side scatter (SS) of suspensions of erythroid cells in *Anadara kagoshimensis* hemolymph under hydrogen sulfide loading (***, $p < 0.001$)

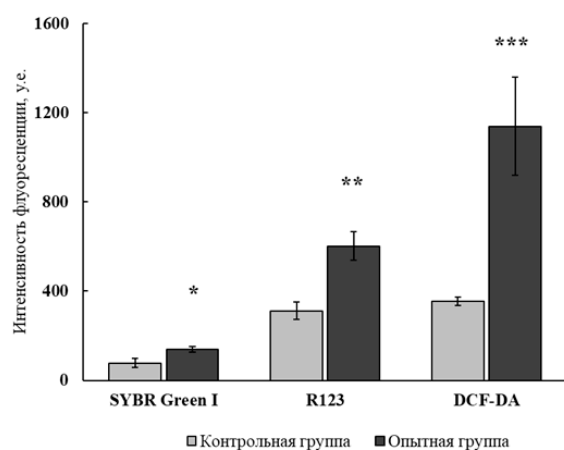


Рис. 2. Интенсивность флуоресценции SYBR Green I, R123 и DCF-DA взвесей эритроидных клеток гемолимфы *Anadara kagoshimensis* в условиях сероводородной нагрузки (* — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$)

Fig. 2. Fluorescence intensity of SYBR Green I, R123, and DCF-DA suspensions of erythroid cells in *Anadara kagoshimensis* hemolymph under hydrogen sulfide loading (*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$)

Морфометрия эритроидных клеток. При наличии сероводорода зарегистрирован рост объёма клеток и количества зернистых включений в них (рис. 3). Об этом же свидетельствуют данные морфометрии. Продольные и поперечные оси эритроидных клеток (C_1 и C_2) увеличивались на 20–21 % ($p < 0,05$ для C_2) (рис. 4). Объём клеток при этом повышался более чем на 40 % ($p < 0,01$). В ядрах клеток происходили аналогичные изменения, однако выражены они были слабо ($p > 0,05$) (рис. 5). Расчёт NCR также не показал наличия статистически значимых изменений: контроль — $(0,120 \pm 0,020)$; опыт — $(0,090 \pm 0,004)$.

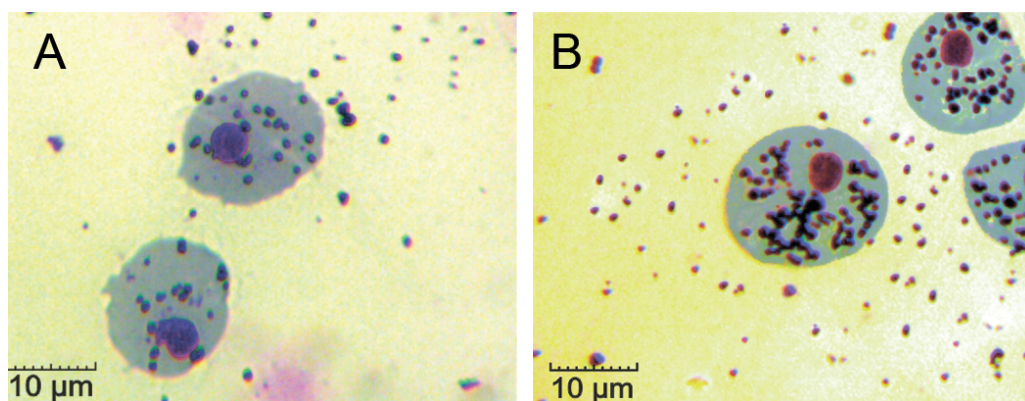


Рис. 3. Эритроидные элементы гемолимфы *Anadara kagoshimensis* (A — нормоксия; B — сероводородное заражение)

Fig. 3. Erythroid cells in *Anadara kagoshimensis* hemolymph (A, normoxia; B, hydrogen sulfide contamination)

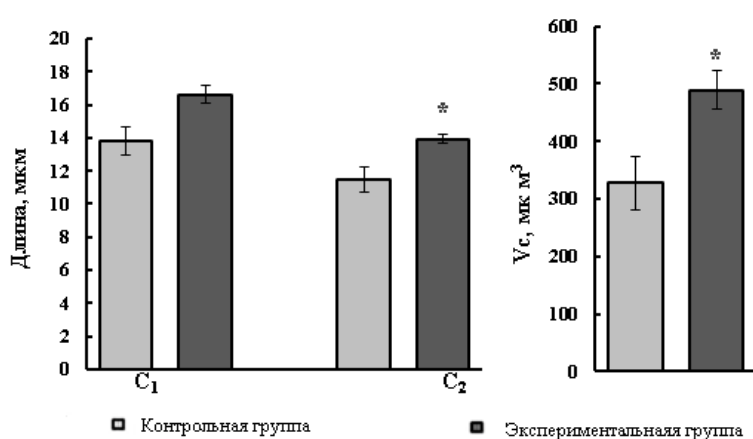


Рис. 4. Морфометрические характеристики эритроидных элементов гемолимфы *Anadara kagoshimensis* в условиях нормоксии и сероводородной нагрузки (C₁ — большой диаметр клетки; C₂ — малый диаметр клетки; V_c — клеточный объём; * — $p < 0,01$)

Fig. 4. Morphometric characteristics of erythroid cells in *Anadara kagoshimensis* hemolymph under normoxia and hydrogen sulfide loading (C₁, large cell diameter; C₂, small cell diameter; V_c, cell volume; *, $p < 0.01$)

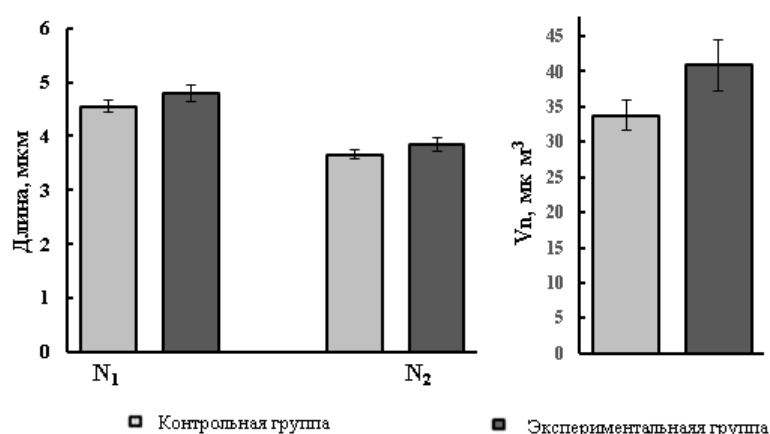


Рис. 5. Морфометрические характеристики ядер эритроидных элементов гемолимфы *Anadara kagoshimensis* в условиях нормоксии и сероводородной нагрузки (N₁ — большой диаметр ядра; N₂ — малый диаметр ядра; V_n — объём ядра)

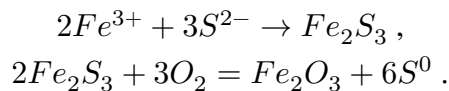
Fig. 5. Morphometric characteristics of nuclei of erythroid cells in *Anadara kagoshimensis* hemolymph under normoxia and hydrogen sulfide loading (N₁, large nucleus diameter; N₂, small nucleus diameter; V_n, nucleus volume)

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты эксперимента показали, что сероводородная нагрузка вызывала ряд однозначных изменений в состоянии эритроидных элементов гемолимфы анадары — рост объёма клеток, а также увеличение SS клеточных взвесей и интенсивности флуоресценции SYBR Green I, R123 и DCF-DA.

Наличие сероводорода в морской среде обычно регистрируют на фоне острых форм гипоксии, для которых характерно набухание (swelling) клеток красной крови [Holk, 1996; Nikinmaa et al., 1987]. Ранее подобная реакция была отмечена нами у *A. kagoshimensis* в условиях как внешнего дефицита кислорода, так и комбинированного действия двух факторов [Soldatov et al., 2018]. Известно, что гипоксия активизирует работу Na⁺/H⁺-антипорта в клетках красной крови рыб [Salama, Nikinmaa, 1990; Val et al., 1997]. Реакция ещё более выражена при наличии катехоламинов (адреналина, норадреналина), продукция которых может усиливаться в условиях экспериментальных нагрузок. Показано, что ядерные эритроциты содержат β-адренорецепторы, через которые гормоны индуцируют выработку cAMP в клетках [Salama, Nikinmaa, 1990; Val et al., 1997]. При этом клеточный объём увеличивается обычно не более чем на 5–6 % [Nikinmaa et al., 1987]. В нашем случае рост превысил 40 %. Подобное состояние чаще всего предшествует апоптозу — процессу, при котором клетка распадается на отдельные фрагменты (апоптотические тельца) [Манских, 2007]. Лизис эритроидных элементов у анадары в условиях сероводородной нагрузки был отмечен нами ранее [Soldatov et al., 2018]. Реакция имела адаптивное значение, так как сопровождалась сбросом гранулярных включений, способных нейтрализовать сульфиды [Holden et al., 1994; Vismann, 1993].

Рост SS, зарегистрированный в настоящей работе, хорошо согласуется с увеличением зернистости эритроидных клеток, которое ранее было показано визуально для *A. kagoshimensis* при наличии сероводорода [Soldatov et al., 2018]. В составе зернистых включений выявлены гематины [Vismann, 1993], способные вступать в реакцию с сульфидами с образованием серы:



Можно допустить, что данные реакции протекают и в гемолимфе анадары, если принять во внимание, что некоторые виды морских беспозвоночных способны накапливать серу при наличии сульфидов в морской воде [Powell et al., 1980].

Увеличение интенсивности флуоресценции SYBR Green I в эритроцитах *A. kagoshimensis* при наличии сероводорода, показанное в настоящей работе, пока сложно интерпретировать, так как механизм взаимодействия этого флуорохрома с молекулой ДНК до конца не известен. Однако некоторые авторы считают, что почти во всех случаях это отражает рост функциональной активности ядра клеток [Cerca et al., 2011]. Учитывая то, что объём ядер эритроидных элементов анадары при наличии H_2S увеличивался на фоне роста зернистости цитоплазмы клетки, мы также можем принять за основу эту точку зрения.

Значительный рост флуоресценции R123 и DCF-DA в эритроидных элементах гемолимфы *A. kagoshimensis* в условиях сероводородной нагрузки, зарегистрированный в настоящей работе, отражает увеличение мембранного потенциала митохондрий и повышение уровня активных форм кислорода. В целом это свидетельствует о существенном усилении окислительных процессов в клетке, что должно сопровождаться их лизисом. Отмеченное выше чрезмерное увеличение клеточного объёма, скорее всего, отражает этот процесс. Разрушение клеток сопровождается выбросом зернистых включений, содержащих гематин, который способен нейтрализовать сульфиды в гемолимфе моллюска. Эта реакция, по-видимому, имеет адаптивное значение и затрагивает именно клетки красной крови. В других соматических тканях (жабры, гепатопанкреас, нога) она фактически не выражена [Soldatov et al., 2022].

Заключение. Экспериментально выявлено, что в условиях сероводородной нагрузки значительно возрастал объём эритроидных элементов гемолимфы моллюска *Anadara kagoshimensis* на фоне существенного повышения величины флуоресценции R123 и DCF-DA, что отражает усиление окислительных процессов в клетках и их возможный лизис. Последний позволяет освобождать гранулы, содержащие гематин, который способен нейтрализовать сульфиды. Отмеченная реакция, по-видимому, имеет адаптивное значение. Рост величин бокового светорассеяния и флуоресценции SYBR Green I отражает увеличение числа гранулярных включений в клетках красной крови при наличии сероводорода и повышение функциональной активности их ядер.

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» (№ гос. регистрации 124030100137-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Андреев Т. И., Солдатов А. А., Головина И. В. Адаптивная реорганизация метаболизма у двустворчатого моллюска *Anadara inaequalis* Bruguiere в условиях экспериментальной аноксии // *Доповіди Національної академії наук України*. 2009. № 7. С. 155–160. [Andreenko T. I., Soldatov A. A., Golovina I. V. Adaptive reorganization of metabolism in bivalve mollusk (*Anadara inaequalis* Bruguiere) under experimental anoxia. *Dopovidi Natsional'noi*

- akademii nauk Ukrainy*, 2009, no. 7, pp. 155–160. (in Russ.)). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/14288>
2. Живоглядова Л. А., Ревков Н. К., Фроленко Л. Н., Афанасьев Д. Ф. Экспансия двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) в Азовском море // *Российский журнал биологических инвазий*. 2021. Т. 14, № 1. С. 83–94. [Zhivoglyadova L. A., Revkov N. K., Frolenko L. N., Afanasyev D. F. The expansion of the bivalve mollusk *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) in the Sea of Azov. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2021, vol. 14, no. 1, pp. 83–94. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-1-83-94>
 3. Золотницкая Р. П. Методы гематологических исследований // *Лабораторные методы исследования в клинике : справочник* / ред. В. В. Меньшиков. Москва : Медицина, 1987. С. 106–148. [Zolotnitskaya R. P. Metody gematologicheskikh issledovaniy. In: *Laboratornye metody issledovaniya v klinike : spravochnik* / V. V. Menshikov (Ed.). Moscow : Meditsina, 1987, pp. 106–148. (in Russ.)]
 4. Киселёва М. И. Сравнительная характеристика донных сообществ у побережья Кавказа // *Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря* / отв. ред. В. Е. Заика. Киев : Наукова думка, 1992. С. 84–99. [Kiseleva M. I. Sravnitel'naya kharakteristika donnykh soobshchestv u poberezh'ya Kavkaza. In: *Mnogoletnie izmeneniya zoobentosa Chernogo morya* / V. E. Zaika (Ed.). Kyiv : Naukova dumka, 1992, pp. 84–99. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5644>
 5. 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.)]. <https://elibrary.ru/mpvsggr>
 6. 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). *Marine Biological Journal*, 2016, vol. 1, no. 2, pp. 3–17. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.2.01>
 7. Cerca F., Trigo G., Correia A., Cerca N., Azeredo J., Vilanova M. SYBR Green as a fluorescent probe to evaluate the biofilm physiological state of *Staphylococcus epidermidis*, using flow cytometry. *Canadian Journal of Microbiology*, 2011, vol. 57, no. 10, pp. 850–856. <https://doi.org/10.1139/w11-078>
 8. Cortesi P., Cattani O., Vitali G., Carpené E., de Zwaan A., van den Thillart G., Roos J., van Lieshout G., Weber R. E. Physiological and biochemical responses of the bivalve *Scapharca inaequivalvis* 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>
 9. 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>
 10. 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>
 11. 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>
 12. 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>
 13. 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.
 14. 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, no. 2, pp. 169–177.
15. 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>
 16. Soldatov A. A., Golovina I. V., Kolesnikova E. E., Sysoeva I. V., Sysoev A. A. Effect of hydrogen sulfide loading on the activity of energy metabolism enzymes and the adenylate system in tissues of the *Anadara kagoshimensis* clam. *Inland Water Biology*, 2022, vol. 15, no. 5, pp. 632–640. <https://doi.org/10.1134/S1995082922050194>
 17. 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)
 18. 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>
 19. Tască C. *Introduce în morfologia cantitativă cito-histologică*. Bucuresti : Editură Academiei Republicii Socialiste România, 1976, 182 p.
 20. 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>
 21. 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>

ERYTHROID CELLS IN THE HEMOLYMPH OF A BIVALVE *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906) UNDER HYDROGEN SULFIDE LOADING: FLOW CYTOMETRY AND LIGHT MICROSCOPY

Yu. Bogdanovich¹, A. Soldatov^{1,2}, N. Shalagina¹, and V. Rychkova¹

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 imbalance between organic matter oxidation and oxygen supply mediates the formation of time-stable redox zones in the water column. On the shelf, this typically occurs due to the absence of thorough vertical convection and the formation of localized decomposition zones. The functional mechanisms of the resistance of certain benthic organisms to such conditions are of particular interest. In this work, we study a bivalve *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) known for its tolerance to hydrogen sulfide contamination. Using flow cytometry and light microscopy, we examined the effect of hydrogen sulfide loading on morphofunctional characteristics of its erythroid cells under experimental conditions. The analysis was carried out on adult specimens with a shell height of 23–34 mm. The control group of molluscs was kept in an aquarium with an oxygen concentration of 7.0–8.2 mg O₂·L⁻¹ (normoxia). For the experimental group, oxygen content was first lowered to 0.1 mg O₂·L⁻¹ for 2 h (via nitrogen bubbling); then, Na₂S was added to water to a final concentration of 6 mg S²⁻·L⁻¹. Exposure to hydrogen sulfide revealed a significant increase in the volume of erythroid cells in *A. kagoshimensis* hemolymph (more than 40%, $p < 0.01$) accompanied by a substantial rise in fluorescence intensity of rhodamine 123 (R123) and 2'-7'-dichlorofluorescein-diacetate (DCF-DA) (2–3-fold, $p < 0.01$). This evidences for enhanced oxidative processes within cells and their possible lysis. The latter one may facilitate the release of hematin-containing granules, and hematin is capable of neutralizing sulfides. The observed response seems to be an adaptive one. A rise in values of side scatter and SYBR Green I fluorescence reflects an increase in abundance of granular inclusions within red blood cells under hydrogen sulfide loading and a gain in the functional activity of their nuclei.

Keywords: *Anadara kagoshimensis*, hydrogen sulfide, hemolymph, erythroid cells, morphology, flow cytometry

УДК 595.371-14(262.5)

**МОРФОЛОГИЯ *STENOTHOE* CF. *TERGESTINA* (NEBESKI, 1881)
(CRUSTACEA, AMPHIPODA, STENOTHOIDAE),
НЕДАВНЕГО ВСЕЛЕНЦА В ЧЁРНОЕ МОРЕ**

© 2025 г. В. А. Гринцов

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

Поступила в редакцию 14.02.2025; после доработки 26.02.2025;
принята к публикации 12.08.2025.

Актуальность исследований новых для регионов видов обусловлена их взаимодействием с видами местных экосистем, которое порой может иметь негативный характер. Цель настоящей работы — уточнить морфологию и вариабельность нескольких параметров тела и конечностей взрослых самцов и самок *Stenothoe* cf. *tergestina*, который сходен с *Stenothoe tergestina* (Nebeski, 1881), но имеет ряд морфологических различий, не позволяющих отнести их к разным видам. Для выполнения поставленных задач использованы методы анализа морфологии с применением световой и электронной микроскопии. Приведено детальное описание взрослых самок и самцов *S. cf. tergestina*, их конечностей, а также половой структуры популяции из обрастаний конструкций мидийно-устричной фермы вблизи Севастополя. Новые данные по обнаруженному таксону проанализированы в сравнении со сведениями из других местообитаний, что позволяет уточнить его видовую принадлежность. Выявлена вариабельность ряда морфологических признаков. В популяциях длина самок превышала длину самцов. Обнаружение особей на различных субстратах указывает на высокую приспособленность вида к данному местообитанию.

Ключевые слова: амфиподы, Чёрное море, *Stenothoe* cf. *tergestina*, морфология

Начиная с 1999 г. в акватории Чёрного моря был обнаружен ряд видов амфипод, ранее неизвестных в этом регионе [Гринцов, 2003а, b, 2009а, 2011; Grintsov, 2009b, 2010, 2018, 2021].

Актуальность исследований новых для регионов видов обусловлена их взаимодействием с видами местных экосистем, которое в ряде случаев может иметь негативный характер. К настоящему времени в Чёрном море отмечены три вида из рода *Stenothoe* Dana, 1852 — *Stenothoe monoculoides* (Montagu, 1813) [Грезе, 1977, 1985], *Stenothoe marina* (Spence Bate, 1857) [Grintsov, Sezgin, 2011] и *Stenothoe* cf. *tergestina* [Grintsov, 2024]. Распространение *S. marina* ограничено побережьем Турции. *S. monoculoides* обитает во всей акватории Чёрного моря. Многочисленных особей *S. cf. tergestina* — самцов, самок и молодь — мы обнаруживаем с 2018 г. на конструкциях мидийно-устричной фермы (внешний рейд Севастополя). Эти амфиподы во все сезоны обитают в диапазоне глубины от 0 до 10 м.

Цель настоящей работы — уточнить морфологию и вариабельность некоторых параметров тела и конечностей взрослых самцов и самок *Stenothoe* cf. *tergestina*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы перифитона отбирали в 2018–2024 гг. вручную с носителей мидийно-устричной фермы, расположенной на внешнем рейде Севастопольской бухты, на глубине 0–5 м.

Перифитон выдерживали в пресной воде 10 мин и отделяли от субстрата. Получившийся смыв процеживали через мельничное сито с размером ячеек 0,5 мм и фиксировали 96%-ным этанолом. В лаборатории амфипод идентифицировали с использованием светового бинокулярного микроскопа МБС-9 (Россия) при увеличении 8×2 и 8×4 и микроскопа «Микмед-5» (Россия) при увеличении 10×4 и 10×10 . Анализировали видоспецифичные признаки [Грезе, 1985; Grintsov, Sezgin, 2011; Krapp-Schickel, 1993]. Измерения проведены с применением окуляр-микрометра для МБС-9. Фотографии габитуса и деталей тела взрослых самцов и самок амфипод сделаны с использованием сканирующего электронного микроскопа (далее — СЭМ) Hitachi SU3500 (Япония) автором работы и начальником лаборатории микроскопии ФИЦ ИнБЮМ В. Н. Лишаевым.

В конце августа — начале сентября 2024 г. изучено соотношение молоди и взрослых, а также самцов и самок этого вида амфипод в 35 пробах; проанализирован 981 экз. Всего за период с 2018 г. исследовано более 10 000 особей *S. cf. tergestina*.

Для оценки морфологической изменчивости использовали по 30 взрослых особей самцов и самок. Учитывали длину тела (в мм), соотношение длины антенны I и антенны II (LAI/LAII), соотношение длины стебелька антенны II и длины её жгутика (LAIIСт/LAIIЖг), соотношение наибольшей ширины коксальных пластинок II и III (CoxII/CoxIII), соотношение длины тельсона и длины уropода III (LTI/LUIII). Все соотношения рассчитывали по левой стороне тела. Также определяли среднее арифметическое, стандартное отклонение, минимальное и максимальное значения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Описание морфологии *Stenothoe cf. tergestina*. Самка (рис. 1), длина 4,50 мм, 6 яиц.

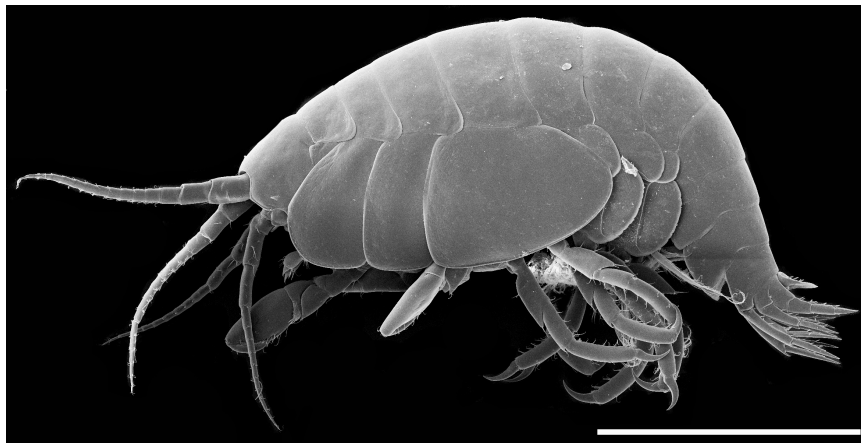


Рис. 1. Внешний вид взрослой самки *Stenothoe cf. tergestina* (сканирующий электронный микроскоп). Масштабная линейка — 1 мм; из [Grintsov, 2024]

Fig. 1. Habitus of an adult *Stenothoe cf. tergestina* female (a scanning electron microscope). Scale bar is 1 mm; from [Grintsov, 2024]

Голова. Ротрум маленький. Глаза 0,15 мм, в 3,33 раза короче длины головы. Округлые, белые в этаноле. Межантеннальные лопасти трапецевидные.

Антенна I. Длина 1,40 мм. Стебелёк: соотношение длины 1 : 2 : 3 члеников — 1,0 : 0,8 : 0,5; толщина члеников последовательно уменьшается от 1-го к 3-му; 1-й членик слегка сужается дистально, щетинка экстеро-латерально, шипик вентро-дистально; 2-й членик цилиндрический,

щетинки интеро-латерально и дистально, с шипиками вентрально; 3-й членик цилиндрический, щетинки дистально. Жгутик длиннее стебелька, включает 14 члеников; членики с щетинками и эстетасками дистально.

Антенна II. Длина 1,40 мм. Стебелёк: соотношение длины 3 : 4 : 5 члеников — 0,5 : 1,0 : 1,0; 3-й членик почти округлый, вздутый, с загнутыми шипиками интеро-вентрально; 4-й членик цилиндрический, слабо изогнутый, шипики экстеро-латерально, интеро-латерально и дистально; 5-й членик слегка изогнутый, шипики и щетинки экстеро-латерально, интеро-латерально и дистально. Жгутик длиннее стебелька, включает 15 члеников, членики с щетинками дистально.

Ротовые органы. Эпистом и верхняя губа. Верхняя губа с глубокой выемкой на вентральном крае (рис. 2А).

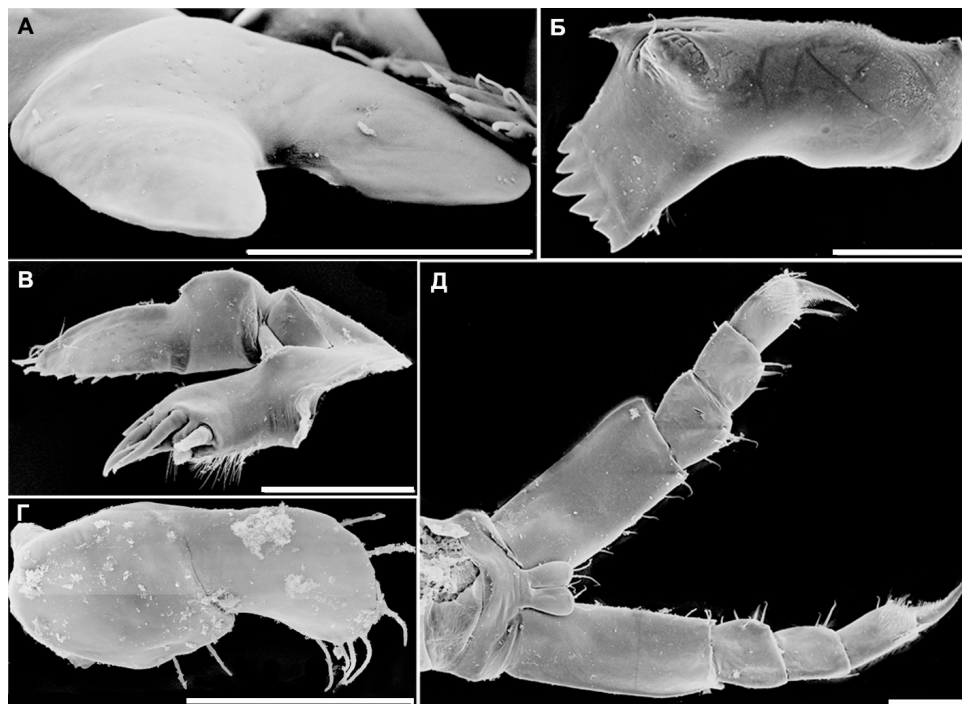


Рис. 2. Ротовые органы взрослой самки *Stenothoe* cf. *tergestina* (сканирующий электронный микроскоп). А — верхняя губа; Б — правая мандибула; В — максилла I; Г — максилла II; Д — максиллипод. Масштабные линейки — 0,1 мм; оригинальное фото

Fig. 2. Mouthparts of an adult *Stenothoe* cf. *tergestina* female (a scanning electron microscope). А, upper lip; Б, right mandible; В, maxilla I; Г, maxilla II; Д, maxilliped. Scale bars are 0.1 mm; original photo

Правая и левая мандибулы (рис. 2Б). Режущий край с 6 зубцами. Дополнительная пластинка короткая, с 4 зубцами. Зубной ряд с 2 щетинками. Моляр в виде маленького бугорка с щетинками. Нижняя губа. Внутренние и наружные лопасти слиты и опушены дистально. Максилла I (рис. 2В). Внутренняя лопасть маленькая, округлая, с 1 длинной щетинкой; наружная лопасть в несколько раз больше внутренней, с мощными шипами дистально. Щупик 2-членистый, 2-й членик длиннее 1-го в 2 раза; 2-й членик щупика с щетинками и шипиками по краю. Максилла II (рис. 2Г). Внутренняя лопасть почти не выражена. Наружная лопасть выпуклая по краю, с щетинками. Максиллиподы (рис. 2Д). Внутренние лопасти маленькие, намного меньше 1-го членика щупика, с 2 щетинками дистально. Наружные лопасти отсутствуют. Щупик включает 4 членика, 4-й членик когтевидный. Соотношение длины 1 : 2 : 3 : 4 члеников — 1,0 : 1,0 : 1,2 : 1,0; 1–3-й членики с щетинками по внутреннему краю. Переон. Ширина сегментов возрастает от 1-го к 7-му. Кутикулярные образования не выражены.

Гнатопод I (рис. 3А). Коксальная пластинка маленькая, почти полностью скрыта коксальной пластинкой II, прямоугольной формы, с редкими мелкими щетинками на вентральном крае. Базиподит 1,1 длины ишиума, проподус чуть сужен в средней части, передний край проксимально выпуклый, субдистально с выемкой, средняя часть заднего края прямая; интеро-дистально крошечная щетинка. Ишиум равен по длине мерусу, изогнут. Маленькая щетинка в середине заднего края. Мерус 0,8 длины карпуса, постеро-дистально образует лопасть с щёткой крошечных щетинок на дистальном конце и несколькими более крупными щетинками и шипами. Карпус 0,4 длины проподуса, выпуклый на переднем крае и с небольшой лопастью постеро-дистально; щетинки и шипы дистально на лопасти. Проподус вдвое длиннее когтя, почти трапецевидный; передний край выпуклый, с несколькими щетинками, задний край прямой, короче переднего, внутренняя плоскость с несколькими щетинками. Край ладони со стороны когтя слабо выпуклый, с шипами и щетинками, наибольшие шипы — запирающие. Коготь равен краю ладони со стороны когтя, с несколькими щетинками.

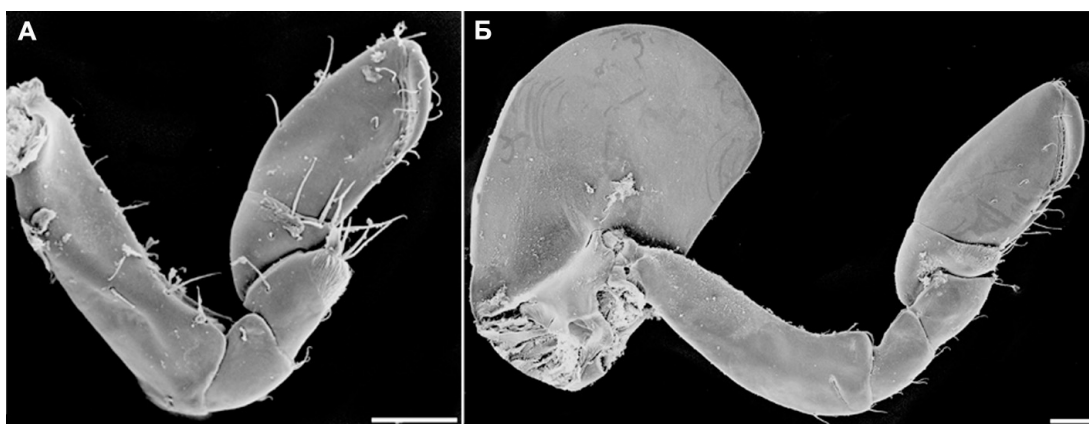


Рис. 3. Гнатоподы взрослой самки *Stenothoe* cf. *tergestina* (сканирующий электронный микроскоп). А — гнатопод I; Б — гнатопод II. Масштабные линейки — 0,1 мм; оригинальное фото

Fig. 3. Gnathopodes of an adult *Stenothoe* cf. *tergestina* female (a scanning electron microscope). А, gnathopod I; Б, gnathopod II. Scale bars are 0.1 mm; original photo

Гнатопод II (рис. 3Б). Больше гнатопода I. Коксальная пластинка вытянута дорсо-вентрально, вентрально расширяется, передний и вентральные края выпуклые, задний вогнутый, постеро-дистально маленькие шипики. Базиподит вдвое больше длины ишиум + карпус, расширяется дистально, изогнут к дистальному концу, передний край проксимально слабо выпуклый, дистально вогнутый, задний край проксимально прямой, дистально выпуклый, щетинки постеро-дистально и дистально. Ишиум 0,9 длины меруса, изогнутый, передний край вогнутый, задний выпуклый; по щетинке в середине и дистально на заднем крае. Мерус чуть больше карпуса, по всему заднему краю формирует треугольную лопасть, задний край выпуклый; щетинки в постеро-дистальном углу заднего края. Карпус 0,4 длины проподуса, передний край выпуклый, задний с узкой длинной лопастью; 2 щетинки и шипик на дистальном конце лопасти. Проподус 1,8 длины когтя, овальный, передний край выпуклый проксимально и более прямой дистально, задний край равномерно выпуклый, с маленькой выемкой проксимально; передний край с щетинками дистально, задний с щетинками и шипами. Край ладони со стороны когтя около 0,5 длины внутреннего края, равномерно выпуклый, с щетинками и шипами, наибольшие — запирающие. Коготь равен краю ладони со стороны когтя; щетинки на наружном и внутреннем краях, у дистального конца зубчик.

Переопод III (рис. 4А). Коксальная пластинка III прямоугольная, вытянута дорсо-вентрально, передний и вентральный края выпуклые, задний вогнутый; вдоль заднего края мелкие шипики. Базиподит 0,8 длины ишиум – проподус, изогнутый, расширяется дистально, передний край

проксимально выпуклый, дистально вогнутый, задний край выпуклый, в дистальной половине заднего края щетинка, энтеро-дистально щетинка. Ишиум 0,7 длины меруса, изогнутый, передний край проксимально вогнутый, дистально выпуклый, задний край выпуклый; щетинки в середине заднего края. Мерус равен по длине карпусу, передний край формирует выпуклую лопасть, дистальный конец которой не доходит до середины карпуса, лопасть оканчивается 3 шипами разного размера, щетинка в проксимальной части лопасти; задний край выпуклый проксимально и вогнутый дистально, щетинка в середине края и дистально. Карпус 0,7 длины проподуса, выпуклый вдоль переднего края и прямой вдоль заднего; шипики вдоль заднего края и дистально. Проподус 1,7 длины коготя, слегка изогнутый, выпуклый вдоль переднего края и вогнутый вдоль заднего; мелкие щетинки вдоль переднего края и развитые шипы вдоль заднего. Коготь без кутикулярных образований.

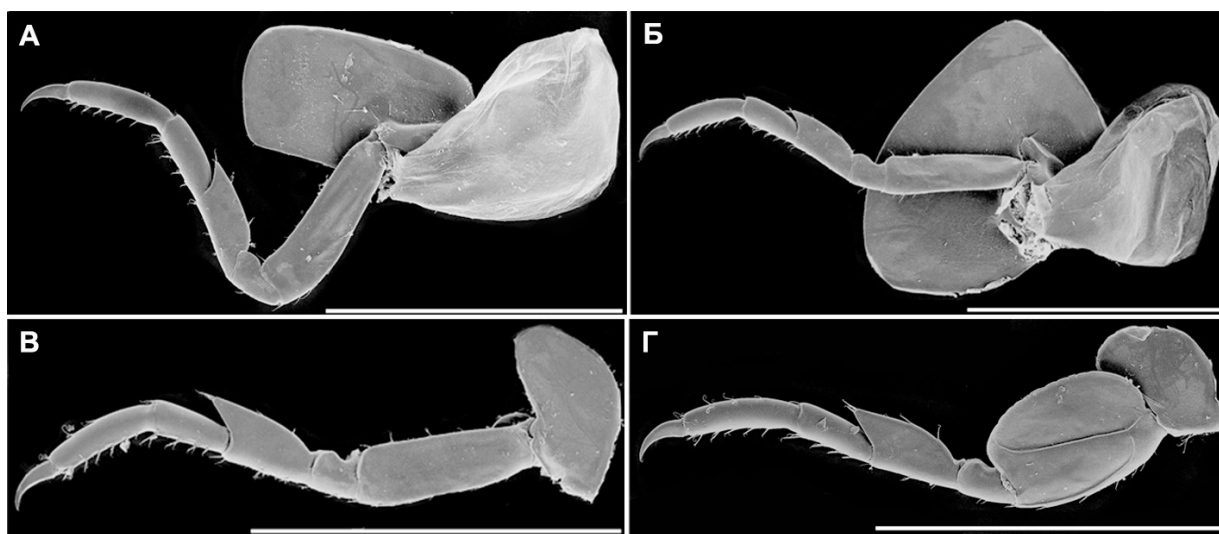


Рис. 4. Переоподы взрослой самки *Stenothoe* cf. *tergestina* (сканирующий электронный микроскоп). А — переопод III; Б — переопод IV; В — переопод V; Г — переопод VI. Масштабные линейки — 1 мм; оригинальное фото

Fig. 4. Pereopodes of an adult *Stenothoe* cf. *tergestina* female (a scanning electron microscope). A, pereopod III; Б, pereopod IV; В, pereopod V; Г, pereopod VI. Scale bars are 1 mm; original photo

Переопод IV (рис. 4Б). Сходен по размерам с переоподом III. Коксальная пластинка IV — самая большая, трапецевидная, ширина больше высоты, передний, ventральный и задний края выпуклые, без кутикулярных образований. Базиподит равен длине ишиум + карпус, прямой, не расширен дистально, шипики дистально и вдоль заднего края, особенно в его дистальной половине. Ишиум + коготь такие же, как у переопода III, но шипики массивнее.

Переопод V (рис. 4В). Чуть длиннее переопода IV. Коксальная пластинка V двулопастная, задняя лопасть длиннее и тоньше, передняя лопасть слабо выпуклая, с щетинками. Базиподит + мерус как у переопода IV, но кутикулярные образования более развитые. Карпус расширяется дистально, вооружение подобно таковому переопода IV, но массивнее; проподус + коготь подобны таковым переопода IV, но кутикулярные образования массивнее.

Переопод VI (рис. 4Г). Чуть длиннее переопода V. Коксальная пластинка VI формирует позади конечности овально-вытянутую лопасть с мелкими шипиками вдоль переднего края. Базиподит равен длине ишиум + мерус, выпуклый вдоль переднего края, вдоль заднего края образует выпуклую лопасть, мелкофестончатую по краю и достигающую до трети ишиума; вдоль переднего края короткие, крепкие шипы. Ишиум 0,5 длины меруса, выпуклый вдоль переднего края, вдоль заднего края с выемкой проксимально; шипики вдоль переднего края. Длина меруса равна длине

карпуса, передний край прямой, на заднем формируется выпуклая лопасть, дистальный конец лопасти не доходит до середины карпуса; шипы вдоль переднего и заднего краёв, наибольшие на дистальном конце лопасти. Карпус 0,9 длины проподоуса, расширяется дистально, передний край прямой, задний выпуклый; шипы вдоль переднего края и дистально. Проподоус в 1,5 раза длиннее когтя, слегка загнут; щетинки вдоль заднего края, крепкие шипы вдоль переднего. Коготь без кутикулярных образований.

Переопод VII. Чуть больше переопода VI. Коксальная пластинка VII формирует маленькую, неравномерно округлённую лопасть позади конечности. Базиподит 0,9 длины ишиум+проподоус, лопасть на заднем крае доходит до половины длины ишиума. Остальная морфология и кутикулярные образования подобны таковым переопода VI.

Плеон (см. рис. 1). Все сегменты плеона равны по ширине. Эпимеральная пластинка I — самая маленькая из всех, вентрально выпуклая. Эпимеральная пластинка II среднего размера, вентральный край выпуклый, задний почти прямой. Эпимеральная пластинка III — наибольшая, вентральный край выпуклый, вентро-дистально формируется вырост, задний край вогнутый.

Уросома (см. рис. 1). Первый сегмент значительно шире остальных. Кутикулярные образования не выражены.

Уропод I (рис. 5А, УI). Длиннее уропода III. Стебелёк длиннее ветвей; шипы экстеро-дорсально и дистально, дистально ниже ветвей формируется небольшой зубец. Ветви равны по длине и заострены терминально, шипы только дорсально, терминальные шипы отсутствуют.

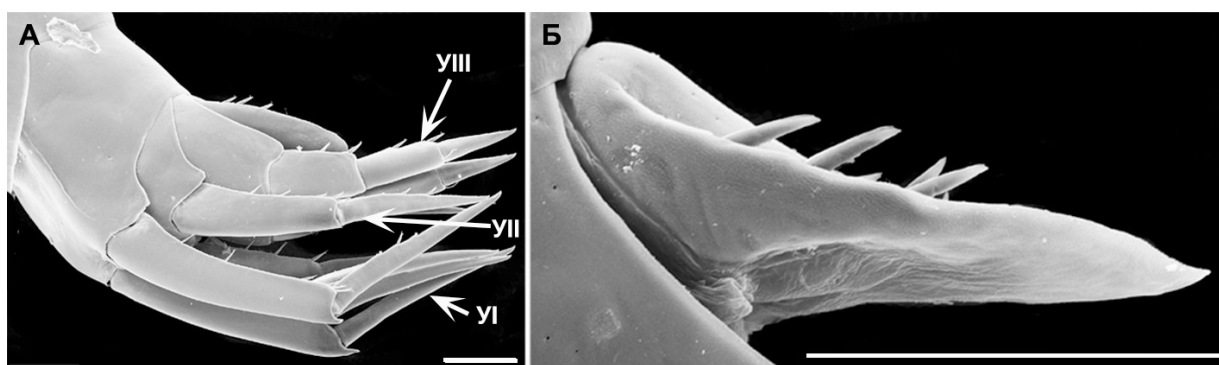


Рис. 5. Переоподы взрослой самки *Stenothoe cf. tergestina* (сканирующий электронный микроскоп). А — уросом с уроподами; Б — тельсон (вид сбоку); УI–УIII — уроподы I, II и III пар. Масштабные линейки — 0,1 мм; оригинальное фото

Fig. 5. Pereopodes of an adult *Stenothoe cf. tergestina* female (a scanning electron microscope). А, urosome with uropodes; Б, telson (lateral view); УI–УIII, uropodes I–III. Scale bars are 0.1 mm; original photo

Уропод II (рис. 5А, УII). Стебелёк равен по длине внутренней ветви, шипы экстеро-дорсально. Наружная ветвь чуть короче внутренней, обе ветви заострены терминально, с шипами дорсально, терминальные шипы отсутствуют.

Уропод III (рис. 5А, УIII). Чуть короче уропода II. Стебелёк короче единственной ветви, сужается дистально, дорсально с мощными шипами. Ветвь с 2 члениками равной длины, 1-й членик с шипами дорсально, 2-й членик заострён на конце и без кутикулярных образований.

Тельсон (рис. 5Б). Цельный, сужающийся дистально, с выпуклыми краями и крепкими шипами по краям.

Самец (рис. 6А), длина 3,00 мм (отличительные половые признаки).

Гнатопод II. Проподоус равен базиподиту или чуть длиннее его.

Уропод III (рис. 6Б). Второй концевой членик ветви иной формы, чем у самок, — резко вздутый проксимально и резко сужающийся дистально. Дорсально с выемкой, покрытой рядами крошечных волосков.

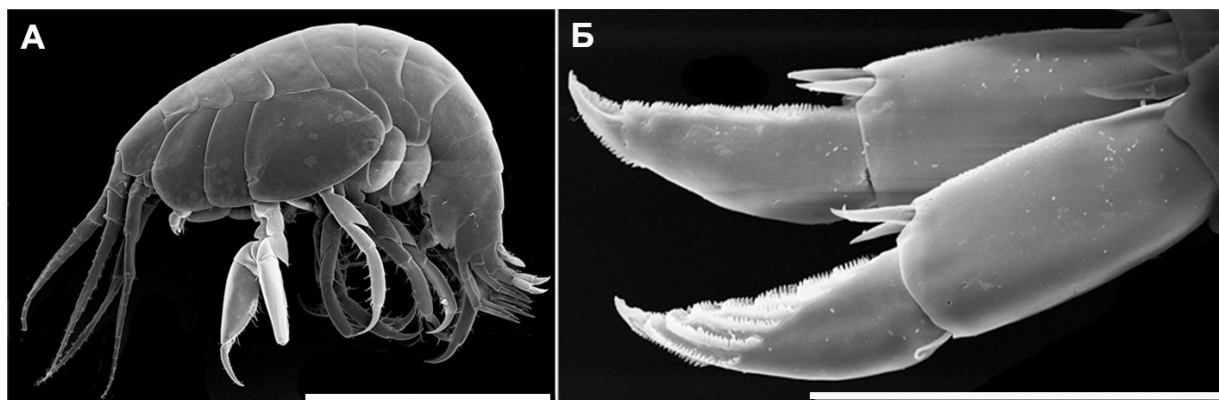


Рис. 6. Внешний вид (А) и ветви уropодов III (Б) самца *Stenothoe* cf. *tergestina* (сканирующий электронный микроскоп). Масштабные линейки — 1 мм (А) и 0,1 мм (Б); из [Grintsov, 2024]

Fig. 6. Habitus (A) and rami of uropods III (Б) of a *Stenothoe* cf. *tergestina* male (a scanning electron microscope). Scale bars are 1 mm (A) and 0.1 mm (Б); from [Grintsov, 2024]

Анализ индивидуальной вариативности ряда параметров показал, что более существенной изменчивости как взрослых самцов, так и взрослых самок подвержено соотношение длины стебелька и жгутика антенны второй пары (ЛАПСт/ЛАПЖг) (табл. 1). Анализ парных корреляций Пирсона между длиной особи и исследуемыми соотношениями не выявил значимых корреляций ни у самок, ни у самцов. Кроме вышеуказанного соотношения (ЛАПСт/ЛАПЖг), обращает на себя внимание соотношение длины антенн I и II. У одних особей самок преобладают по длине антенны I, у других — антенны II (см. табл. 1), хотя в целом доминируют по длине антенны I. У самцов либо антенны равны между собой, либо преобладают антенны I (табл. 1).

Таблица 1. Значения индивидуальной изменчивости морфологических признаков взрослых самцов и самок *Stenothoe* cf. *tergestina*

Table 1. Values of individual variability of morphological traits in adult *Stenothoe* cf. *tergestina* males and females

Анализируемый параметр	Самцы	Самки
Длина тела	2,15–3,25 2,72 ± 0,28	2,50–4,35 3,06 ± 0,47
LAI/LAII	1,00–1,41 1,16 ± 0,09	0,89–1,56 1,16 ± 0,15
ЛАПСт/ЛАПЖг	0,44–1,05 0,72 ± 0,12	0,50–1,38 0,75 ± 0,17
CoxII/CoxIII	1,05–1,39 1,24 ± 0,07	1,02–1,50 1,15 ± 0,09
LTI/LUIII	0,52–0,77 0,64 ± 0,06	0,46–0,67 0,57 ± 0,06

Примечание: над чертой — диапазон значений (min–max); под чертой — среднее ± стандартное отклонение. Расшифровку аббревиатур см. в разделе «Материал и методы».

Note: the range of values (min–max) is above the line; the mean ± standard deviation is below the line. Abbreviations are explained in “Material and Methods” section.

Экология. Вид обнаружен среди различных субстратов конструкций морской фермы — в устричных садках, на верёвках, элементах крепежа и буйах, в щётках *Bivalvia*, на колониях *Hydrozoa* и *Bryozoa*, а также среди различных макрофитов. В поселениях *S.* cf. *tergestina* преобладают самки. Результат анализа 35 проб (646 самок и 335 самцов, всего 981 взрослая особь)

показал: в 30 пробах доминировали самки, в 3 пробах число особей самцов и самок было равным, в 2 пробах преобладали самцы. В подавляющем большинстве проб (в 30 из 35) доминировали взрослые особи (981 экз. взрослых и 406 экз. молоди).

Заключение. Уточнение морфологии взрослых самок и самцов *Stenothoe* cf. *tergestina* позволяет сравнить представителей этого таксона, обнаруженных на конструкциях морской фермы, с особями разных видов этого рода из других местообитаний. Выявлена вариабельность ряда морфологических признаков взрослых особей обоих полов, отражающая степень изменчивости этих признаков, что может быть полезным в сравнительных исследованиях морфологии рода *Stenothoe*. Анализ полового состава взрослых особей показал преобладание самок в поселениях, а изучение размерного состава популяции позволило обнаружить превышение длины самок над длиной самцов. Результаты исследования свидетельствуют о высокой степени приспособленности особей данного таксона: они могут обитать в различных сообществах и на разных типах субстратов.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Комплексное исследование механизмов функционирования морских биотехнологических комплексов с целью получения биологически активных веществ из гидробионтов» (№ гос. регистрации 124022400152-1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Грезе И. И. Амфиподы Чёрного моря и их биология. Киев : Наукова думка, 1977. 154 с. [Greze I. I. *Amfipody Chernogo morya i ikh biologiya*. Kyiv : Naukova dumka, 1977, 154 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5661>
- Грезе И. И. Высшие ракообразные. Вып. 5: Бокоплавы. Киев : Наукова думка, 1985, 172 с. (Фауна Украины ; т. 26). [Greze I. I. *Vysshie rakoobraznye. Iss. 5: Bokoplavy*. Kyiv : Naukova dumka, 1985, 172 p. (Fauna Ukrainy ; vol. 26). (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1471>
- Гринцов В. А. Новые данные о морфологии, биологии и экологии *Jassa* spp. (Amphipoda, Ishyroceridae), обитающей в Чёрном море. *Вестник зоологии*. 2003а. Т. 37, № 2. С. 73–76. [Grintsov V. A. New data on morphology, biology and ecology of the amphipod *Jassa* spp. (Amphipoda, Ishyroceridae) from the Black Sea. *Vestnik zoologii*, 2003a, vol. 37, no. 2, pp. 73–76. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/dtmkup>
- Гринцов В. А. О нахождении на побережье Крыма нового для Украины вида амфипод *Orchestia platensis* (Amphipoda, Talitridae). *Вестник зоологии*. 2003b. Т. 37, № 3. С. 42. [Grintsov V. A. On the first find of *Orchestia platensis* (Amphipoda, Talitridae), a species new for Ukrainian fauna in Crimean shore. *Vestnik zoologii*, 2003b, vol. 37, no. 3, pp. 42. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/zoqfsl>
- Гринцов В. А. *Parhyale taurica* sp. nov. (Amphipoda, Hyalidae) – новый вид бокоплава из прибрежной зоны Крыма (Чёрное море). *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. 2009а. Т. 114, вып. 2. С. 73–76. [Grintsov V. A. *Parhyale taurica* sp. nov. (Amphipoda, Hyalidae) – the new species from the Crimea coastal zone (Black Sea). *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 2009a, vol. 114, iss. 2, pp. 73–76. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/pnfhvz>
- Гринцов В. А. *Ampelisca sevastopoliensis* sp. n. (Amphipoda, Ampeliscidae) – новый вид бокоплава из прибрежной зоны Крыма (Чёрное море). *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. 2011. Т. 116, вып. 1. С. 67–69. [Grintsov V. A. *Ampelisca sevastopoliensis* sp. n. (Amphipoda, Ampeliscidae) – new species from coastal zone of Crimea (Black Sea). *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii*, 2011, vol. 116, iss. 1, pp. 67–69. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/plvqbz>
- Grintsov V. A new amphipod species *Echinogammarus karadagiensis* sp. n. (Amphipoda, Gammaridae) from Crimean coasts (Black Sea, Ukraine). *Vestnik zoologii*, 2009b, vol. 43, no. 2, pp. 23–26. <https://elibrary.ru/xkirk1>

8. Grintsov V. On finding *Dexamine thea* (Amphipoda, Dexaminidae) in the Ukrainian territorial waters (Crimea, Black Sea). *Vestnik zoologii*, 2010, vol. 44, no. 3, pp. 281–283. <https://elibrary.ru/vdstwc>
9. Grintsov V. A. On finding of *Monocorophium insidiosum* Crawford, 1937 (Amphipoda, Corophiidae) in the coastal waters of Crimea (Black Sea), a new species for this region. *Marine Biological Journal*, 2018, vol. 3, no. 2, pp. 33–39. <https://doi.org/10.21072/mbj.2018.03.2.02>
10. Grintsov V., Sezgin M. *Manual for Identification of Amphipoda from the Black Sea*. Sevastopol : Digit Print, 2011, 151 p., 379 ill. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1472>
11. Grintsov V. A. First finding of *Centraloecetes* cf. *neapolitanus* (Schiecke, 1978) (Ischyroceridae, Amphipoda) in coastal zone of Sevastopol (Crimea, Black Sea). *Trudy Karadagskoi nauchnoi stantsii imeni T. I. Vyazemskogo – prirodnogo zapovednika RAN*, 2021, no. 2 (18), pp. 3–11. <https://doi.org/10.21072/eco.2021.18.01>
12. Grintsov V. A. The first record of *Stenothoe* cf. *tergestina* (Nebeski, 1881) (Crustacea, Amphipoda, Stenothoidae) in the Black Sea. *Biology Bulletin*, 2024, vol. 51, no. 7, pp. 2034–2038. <https://doi.org/10.1134/S1062359024700547>
13. Krapp-Schickel G. Genus *Stenothoe* Dana, 1852. The Amphipoda of the Mediterranean. *Mémoires de l'Institut océanographique*. Monaco, 1993, vol. 13, no. 3, pp. 692–709.

**MORPHOLOGY OF *STENOTHOE* CF. *TERGESTINA* (NEBESKI, 1881)
(CRUSTACEA, AMPHIPODA, STENOTHOIDAE),
RECENT INVADER TO THE BLACK SEA**

V. Grintsov

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

The relevance of research on species new to regions is governed by their interaction with species of local ecosystems, as it may be negative in some instances. The aim of this work is to clarify the morphology and variability of some parameters of body and appendages of adult males and females of *Stenothoe* cf. *tergestina* which is similar to *Stenothoe tergestina* (Nebeski, 1881) but has some morphological differences not allowing to classify them as different species. Methods of morphology investigations and analysis under both light and electron microscopes were used. A detailed description of adult *S. cf. tergestina* females and males, their appendages, and the sex structure of the population from fouling of constructions of a mussel-and-oyster farm near Sevastopol is provided. New data on the discovered taxon were comparatively analyzed with similar data from other habitats to clarify the species affiliation. The variability of several morphological traits was revealed. The length of females in the populations exceeded the length of males. The finding of individuals on various substrates evidences for high adaptability of the species to this habitat.

Keywords: Amphipoda, Black Sea, *Stenothoe* cf. *tergestina*, morphology

УДК 582.261.1-114.3:57.043

**ВОЗДЕЙСТВИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА РОСТ
ДВУХ ВИДОВ *PSEUDO-NITZSCHIA* Н. PERAGALLO (BACILLARIOPHYTA)
В ЛАБОРАТОРНЫХ КУЛЬТУРАХ, ИЗОЛИРОВАННЫХ ИЗ ЯПОНСКОГО МОРЯ**

© 2025 г. А. А. Зинов, И. В. Стоник

Национальный научный центр морской биологии имени А. В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток, Российская Федерация
E-mail: innast2004@mail.ru

Поступила в редакцию 03.12.2024; после доработки 30.01.2025;
принята к публикации 12.08.2025.

Диатомовые водоросли рода *Pseudo-nitzschia* Н. Peragallo, 1900, продуцирующие нейротоксичную домоевую кислоту, нередко интенсивно размножаются в дальневосточных морях России, что вызывает цветения воды. Температура известна как важный фактор, влияющий на развитие диатомей, однако его воздействие на рост этой группы микроводорослей из Японского моря исследовано недостаточно. Изучены особенности роста в лабораторной культуре двух видов диатомей — *Pseudo-nitzschia fraudulenta* (Cleve) Hasle, 1993 и *Pseudo-nitzschia hasleana* Lundholm, 2012 — в диапазоне температуры от +5 до +20 °С. Методом прямого подсчёта в камере Нажотта оценены плотность клеток, темпы роста и время генерации. Установлено, что максимальная средняя плотность клеток *P. fraudulenta* достигала $2,2 \times 10^5$ кл.·л⁻¹ на 16-е сутки опыта при +18 °С. Для этого вида при +18 °С темпы роста (0,11–0,16 дел.·сут⁻¹) оставались относительно высокими, а время генерации (4,4–6,7 сут) — относительно низким в течение большей части эксперимента. Максимальная средняя плотность клеток *P. hasleana*, 5×10^5 кл.·л⁻¹, отмечена на 16-е сутки опыта при +17 °С. Для этого вида высокие темпы роста (0,2–0,92 дел.·сут⁻¹) и низкое время генерации (0,8–3,6 сут) зарегистрированы при +17 °С с 2-х по 10-е сутки эксперимента. Средняя плотность клеток *P. fraudulenta* при +18 °С оказалась статистически достоверно выше, чем при других изученных значениях температуры (тест Тьюки, $p < 0,05$) на протяжении всего опыта. Средняя плотность клеток *P. hasleana* при +17 °С была статистически значимо выше (тест Тьюки, $p < 0,05$) таковой при других температурах на 8–12-е сутки эксперимента. Установлено, что при выращивании клонов *P. fraudulenta* при +10, +16 и +18 °С и клонов *P. hasleana* при +14, +17 и +20 °С клетки оставались в жизнеспособном состоянии и продолжали делиться. При понижении температуры культивирования *P. fraudulenta* и *P. hasleana* до +5 и +7 °С соответственно деление резко замедлялось, а плотность клеток была статистически значимо ниже, чем при более высокой температуре (тест Тьюки, $p < 0,05$). Установлены диапазоны толерантной температуры при выращивании диатомей — от +10 до +18 °С для *P. fraudulenta* и от +14 до +17 °С для *P. hasleana*. Выявленные нижние границы температурных условий для культивирования двух видов (+10 и +14 °С) согласуются с параметрами температуры воды в природной среде, при которых отмечены цветения *P. fraudulenta* (+6...+16 °С) и *P. hasleana* (+10...+16 °С). Показаны широкие адаптивные возможности изученных видов по отношению к температуре.

Ключевые слова: *Pseudo-nitzschia fraudulenta*, *Pseudo-nitzschia hasleana*, лабораторное культивирование, температура, Японское море

Диатомовые водоросли рода *Pseudo-nitzschia* Н. Peragallo, 1900 являются доминирующим таксоном токсичных планктонных микроводорослей в северо-западной части Японского моря: на его долю приходится 75–98 % от общей плотности фитопланктона в сезоны цветения [Orlova et al., 2008]. Они известны как потенциальные продуценты нейротоксичной домоевой кислоты [Bates et al., 2018; Liu et al., 2021; Zhou et al., 2024] и относятся к одной из наиболее многочисленных групп токсичного фитопланктона, регулярно вызывающей цветения воды в дальневосточных морях России [Стоник, Орлова, 2018; Stonik, 2021; Stonik et al., 2011, 2019]. Температура играет решающую роль в метаболических процессах Bacillariophyta и других микроводорослей, влияет на фотосинтез и усвоение питательных веществ, воздействует на ферментативные процессы в клетках [Ключкова, Лелеков, 2022; Кузьмин, 2025; Claquin et al., 2008; Davison et al., 1991; Raven, Geider, 1988]. Таким образом, температура — важный фактор, обуславливающий возникновение и развитие цветения диатомовых водорослей [Рябушко и др., 2008; Fu et al., 2012]. Исследователи регулярно отмечают в заливе Петра Великого Японского моря виды *Pseudo-nitzschia fraudulenta* (Cleve) Hasle, 1993 и *Pseudo-nitzschia hasleana* Lundholm, 2012 как важный компонент фитопланктона, участвующий в формировании цветений воды [Стоник, Орлова, 2018; Stonik, Zinov, 2023; Stonik et al., 2008]. Однако факторы окружающей среды, влияющие на обилие и физиологическое состояние *Pseudo-nitzschia* spp. из Японского моря, в первую очередь температура, проанализированы недостаточно.

В связи с этим цель настоящей работы — экспериментально изучить воздействие температуры на динамику плотности, скорость деления и время генерации в лабораторных культурах диатомовых водорослей *Pseudo-nitzschia fraudulenta* и *P. hasleana*, изолированных из вод российского сектора Японского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования — альгологически чистые культуры диатомовых водорослей рода *Pseudo-nitzschia*, изолированные из залива Петра Великого Японского моря. Культура *P. fraudulenta* (клон MBRU-PF-16) изолирована из Амурского залива (N43.2°, E131.91°) в ноябре 2016 г. при температуре воды +5,2 °С. Культура *P. hasleana* (клон MBRU-PH-18) изолирована из бухты Патрокл Уссурийского залива (N43.07°, E131.96°) в ноябре 2018 г. при температуре воды +6,8 °С. Культуры поддерживаются в ЦКП РК «Морской биобанк» ННЦМБ ДВО РАН [2024].

Культуры выращивали на питательной среде f/2 [Guillard, Ryther, 1962]. Перед началом эксперимента оба клона адаптировали к исследуемым температурам в течение четырёх суток. В качестве инокулята использовали культуры на экспоненциальной стадии роста. Культуры для эксперимента переносили в колбы Эрленмейера (250 мл) с объёмом культуральной суспензии 200 мл; интенсивность светового потока составляла 3500 люкс, свето-темновой период — 12 ч : 12 ч (свет : темнота). Культуры *P. fraudulenta* и *P. hasleana* выращивали при температурах +5, +10, +16, +18 °С и +7, +14, +17, +20 °С соответственно в трёх колбах при каждом значении. Для создания необходимых температурных условий использовали климатические камеры Binder KBW 400 (Германия). Освещение в камерах обеспечивали люминесцентные лампы дневного света. Интенсивность светового потока измеряли с помощью люксметра UNI-T mini UT383 00-00007443 (UNI-T, Китай). Эксперименты проводили в трёх повторностях.

Плотность клеток оценивали путём прямого подсчёта в камере Нахотта объёмом 0,05 мл, используя световой микроскоп Olympus BX41 (Япония) при увеличении 20х. Подсчёт клеток проводили каждые двое суток. Образцы для количественного анализа отбирали в трёх повторностях через 2–3 ч после окончания темнового периода, при этом суспензию тщательно перемешивали и фиксировали раствором Утермея [Фёдоров, 1979].

Удельную скорость роста культуры рассчитывали по данным концентрации клеток по формуле [Заика, 1972]:

$$\mu = \frac{\ln X_1 - \ln X_0}{T_1 - T_0},$$

где X_1 и X_0 — значения концентрации, соответствующие времени роста T_1 и T_0 .

Время удвоения плотности клеток (время генерации) определяли по формуле [Jones et al., 1963]:

$$g = \frac{\ln 2}{\mu} = \frac{0,963}{\mu},$$

где g — время генерации;

μ — удельная скорость роста.

Проверку на наличие достоверной связи между температурой, возрастом культуры и плотностью клеток выполняли с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. Данные о плотности клеток, скорости роста и времени генерации в зависимости от температуры подвергали однофакторному дисперсионному анализу. Использовали тест Тьюки для множественных сравнений средних. Все вычисления выполнены в программе Statistica 7.0 [StatSoft, 2025].

РЕЗУЛЬТАТЫ

С помощью двухфакторного дисперсионного анализа установлено, что оба рассмотренных в эксперименте фактора — температура и возраст культуры — и их взаимодействие оказались статистически значимыми ($p < 0,001$), влияющими на плотность клеток *Pseudo-nitzschia* spp. (табл. 1).

Таблица 1. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа влияния условий культивирования *Pseudo-nitzschia fraudulenta* и *P. hasleana* на плотность клеток

Table 1. Results of a two-factor analysis of variance on the effect of *Pseudo-nitzschia fraudulenta* and *P. hasleana* cultivation conditions on cell density

Фактор	<i>F</i>		<i>p</i>
	<i>Pseudo-nitzschia fraudulenta</i>	<i>Pseudo-nitzschia hasleana</i>	
	942,3	12 764,37	0,00
Температура	373,7	477,33	0,00
Возраст культуры	42,8	1238,92	0,00

Примечание: все значения коэффициентов корреляции — критерия Фишера (F) и вероятности (p) — были достоверными.

Note: all values of the correlation coefficients, the Fisher's criterion (F) and probability (p), were significant.

Динамика плотности *P. fraudulenta* и *P. hasleana* в условиях культивирования при разных значениях температуры представлена на рис. 1.

Pseudo-nitzschia fraudulenta. Начальная плотность клеток в опыте составляла $3,7 \times 10^3$ кл.·л⁻¹. На протяжении всего эксперимента по культивированию *P. fraudulenta* происходило увеличение общей плотности клеток в диапазоне температуры от +10 до +18 °C (рис. 1А). Максимальная средняя плотность ($2,2 \times 10^5$ кл.·л⁻¹) отмечена на 16-е сутки опыта при +18 °C, а минимальная ($8,6 \times 10^3$ кл.·л⁻¹) — на 2-е сутки при +5 °C. При снижении температуры культивирования до +5 °C средняя плотность составляла $2,8 \times 10^4$ кл.·л⁻¹ на 16-е сутки, что приблизительно на порядок ниже, чем в конце эксперимента при +18 °C. Средняя плотность клеток при +18 °C оказалась статистически достоверно выше (тест Тьюки, $p < 0,05$), чем при других

значениях температуры в течение всего опыта. С 4-х суток культивирования и до конца эксперимента не было выявлено статистически достоверных различий между средними значениями плотности при температуре +10 и +16 °C (рис. 1А, табл. 2).

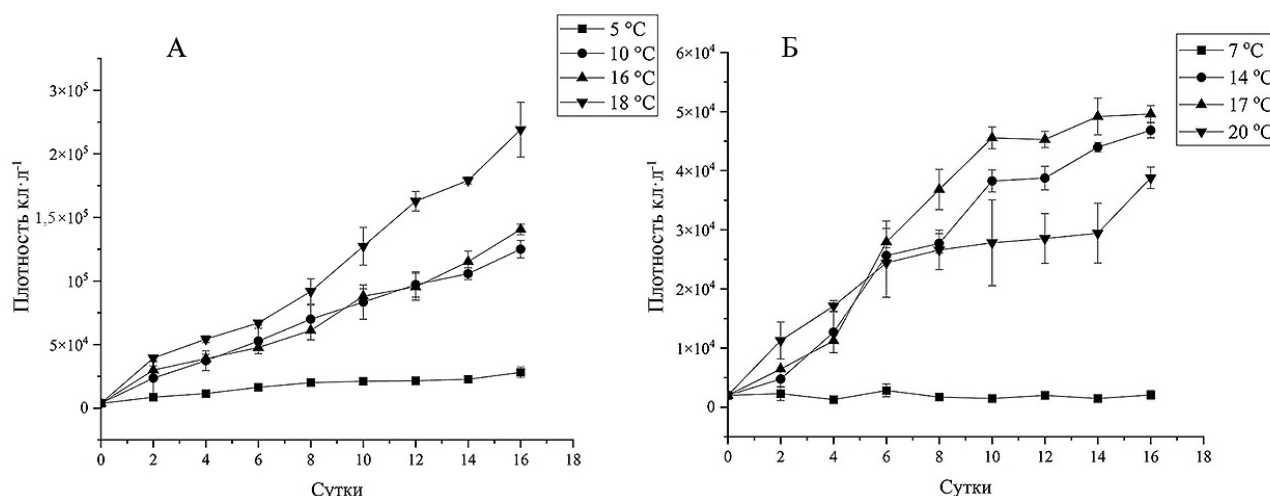


Рис. 1. Динамика плотности клеток *Pseudo-nitzschia fraudulenta* (А) и *P. hasleana* (Б) при разных значениях температуры (показаны средние значения и стандартные отклонения)

Fig. 1. Dynamics of cell densities of *Pseudo-nitzschia fraudulenta* cells (А) and *P. hasleana* cells (Б) at different temperature (the means and standard deviations are given)

Таблица 2. Статистически значимые различия между кривыми плотности клеток *Pseudo-nitzschia fraudulenta* при разной температуре на основе матрицы Тьюки при $p < 0,05$

Table 2. Statistically significant differences between *Pseudo-nitzschia fraudulenta* cell abundance curves at different temperature based on the Tukey matrix at $p < 0.05$

Сутки	Температура, °C			
	+5	+10	+16	+18
2-е	+10, +16, +18	+5, +16, +18	+5, +10, +18	+5, +10, +16
4-е	+10, +16, +18	+5, +18	+5, +18	+5, +10, +16
6-е	+10, +16, +18	+5, +18	+5, +18	+5, +10, +16
8-е	+10, +16, +18	+5, +18	+5, +18	+5, +10, +16
10-е	+10, +16, +18	+5, +18	+5, +18	+5, +10, +16
12-е	+10, +16, +18	+5, +18	+5, +18	+5, +10, +16
14-е	+10, +16, +18	+5, +18	+5, +18	+5, +10, +16
16-е	+10, +16, +18	+5, +18	+5, +18	+5, +10, +16

Средние темпы роста при культивировании при +5 °C (0,1–0,18 дел.·сут⁻¹) и +10 °C (0,14–0,23 дел.·сут⁻¹) оказались выше, чем при остальных значениях температуры с 2-х по 6–8-е сутки опыта. С 8-х по 14-е сутки темпы роста снижались, достигая минимума (0,01 дел.·сут⁻¹) при наибольшем времени генерации (40,5 сут) на 10–12-е сутки при +5 °C (табл. 3).

Культивирование при +16 и +18 °C выявило относительно высокие темпы роста (0,11–0,16 дел.·сут⁻¹) и низкие значения времени генерации (4,4–6,9 сут) на протяжении большей части опыта, с 2-х по 12-е сутки (табл. 3). На 12–14-е сутки при +16...+18 °C отмечены снижение скорости роста и увеличение времени генерации по сравнению со значениями в предыдущие периоды культивирования (с 2-х по 12-е сутки) (табл. 3).

Таблица 3. Скорость роста (дел.сут⁻¹) и время генерации (сут) при культивировании *Pseudo-nitzschia fraudulenta* при разных значениях температуры

Table 3. Growth rate (div.day⁻¹) and generation time (days) during *Pseudo-nitzschia fraudulenta* cultivation at different temperature

Сутки	+5 °C		+10 °C		+16 °C		+18 °C	
	μ	g	μ	g	μ	g	μ	g
2–4-е	0,14 ± 0,063	5,5 ± 1,902	0,23 ± 0,067	3,3 ± 0,631	0,13 ± 0,011	5,3 ± 0,234	0,16 ± 0,016	4,4 ± 0,267
4–6-е	0,18 ± 0,051	4,1 ± 1,070	0,17 ± 0,056	4,2 ± 1,187	0,1 ± 0,024	6,9 ± 1,464	0,11 ± 0,015	6,7 ± 1,039
6–8-е	0,1 ± 0,051	9,2 ± 5,016	0,14 ± 0,056	6,4 ± 4,450	0,12 ± 0,024	6,1 ± 2,258	0,16 ± 0,015	4,7 ± 1,520
8–10-е	0,03 ± 0,051	35,1 ± 17,094	0,09 ± 0,056	11,4 ± 5,253	0,11 ± 0,024	6,4 ± 1,340	0,16 ± 0,015	4,5 ± 1,548
10–12-е	0,01 ± 0,004 ^{b,c}	40,5 ± 2,428 ^{a-c}	0,08 ± 0,031	10,5 ± 5,477 ^a	0,11 ± 0,020 ^b	6,4 ± 1,240 ^b	0,12 ± 0,037 ^c	5,9 ± 2,141 ^c
12–14-е	0,03 ± 0,004 ^{b,c}	31,5 ± 12,416	0,04 ± 0,031	16,6 ± 2,056	0,1 ± 0,020 ^b	7,8 ± 2,554	0,05 ± 0,037 ^c	15,8 ± 5,026
14–16-е	0,1 ± 0,004 ^{b,c}	11 ± 5,004	0,08 ± 0,031	8,7 ± 2,199	0,1 ± 0,020 ^b	7,4 ± 2,112	0,1 ± 0,037 ^c	7,7 ± 2,535

Примечание: приведены значения скорости роста (столбец μ) и времени генерации (столбец g), а также доверительные интервалы для этих показателей. В сносках к средним значениям указаны результаты, которые статистически различаются (тест Тьюки, $p < 0,05$) при следующих условиях культивирования: +5 и +10 °C (a); +5 и +16 °C (b); +5 и +18 °C (c).

Note: the values of growth rates and generation time are provided in the columns μ and g, respectively, with confidence intervals. Footnotes to the means mark results that are statistically significantly different (Tukey's test, $p < 0.05$) under the following cultivation conditions: +5 and +10 °C (a); +5 and +16 °C (b); +5 and +18 °C (c).

Небольшое увеличение темпов роста в конце эксперимента, на 14–16-е сутки, при температуре +5, +10 и +18 °C существенно уступало этим показателям в первой половине опыта (табл. 3). Статистически значимые различия средних темпов роста (тест Тьюки, $p < 0,05$) при +5 и +16 °C, а также при +5 и +18 °C отмечены на 10–14-е сутки культивирования. Темпы роста при +5 °C в течение большей части эксперимента оказались существенно ниже, чем при более высокой температуре (табл. 3), что определило низкую плотность клеток в опыте при +5 °C (рис. 1А).

Pseudo-nitzschia hasleana. Начальная плотность клеток в опыте составляла 2×10^3 кл.·л⁻¹. На протяжении всего эксперимента по культивированию *P. hasleana* было зарегистрировано увеличение общей плотности клеток в диапазоне температуры от +14 до +20 °C (рис. 1Б).

Максимальная средняя плотность (5×10^5 кл.·л⁻¹) отмечена на 16-е сутки опыта при +17 °C, а минимальная ($1,3 \times 10^3$ кл.·л⁻¹) — на 4-е сутки при +7 °C. При температуре культивирования +7 °C на 6-е сутки плотность клеток возросла до $2,8 \times 10^3$ кл.·л⁻¹, затем снизилась; только на 12-е сутки значение увеличилось до 2×10^3 кл.·л⁻¹ и оставалось на этом уровне до конца эксперимента (рис. 1Б). Различия средней плотности при всех изученных температурах (+7, +14, +17 и +20 °C) оказались статистически значимыми (тест Тьюки, $p < 0,05$) только на 10–12-е сутки опыта (табл. 4).

Средняя плотность клеток при +17 °C была статистически значимо выше (тест Тьюки, $p < 0,05$) таковой для всех остальных температур на 8–12-е сутки опыта (табл. 4). На 14–16-е сутки эксперимента не отмечено статистически достоверных различий между средними значениями плотности при +14 и +17 °C (рис. 1Б, табл. 4).

Таблица 4. Статистически значимые различия между кривыми плотности клеток *Pseudo-nitzschia hasleana* при разной температуре на основе матрицы Тьюки при $p < 0,05$ **Table 4.** Statistically significant differences between *Pseudo-nitzschia hasleana* cell abundance curves at different temperature based on the Tukey matrix at $p < 0.05$

Сутки	Температура, °C			
	+7	+14	+17	+20
2-е	+17, +20	+20	+7, +20	+7, +14, +17
4-е	+14, +17, +20	+7	+7	+7
6-е	+14, +17, +20	+7	+7, +20	+7, +17
8-е	+14, +17, +20	+7, +17	+7, +14, +20	+7, +17
10-е	+14, +17, +20	+7, +17, +20	+7, +14, +20	+7, +14, +17
12-е	+14, +17, +20	+7, +17, +20	+7, +14, +20	+7, +14, +17
14-е	+14, +17, +20	+7, +20	+7, +20	+7, +14, +17
16-е	+14, +17, +20	+7	+7, +20	+7, +17

В условиях культивирования *P. hasleana* при температуре +14, +17 и +20 °C высокие значения скорости роста зарегистрированы в первой половине опыта, а при выращивании при +7 °C — во второй его половине (табл. 5).

Таблица 5. Скорость роста (дел.·сут⁻¹) и время генерации (сут) при культивировании *Pseudo-nitzschia hasleana* при разных значениях температуры**Table 5.** Growth rate (div.·day⁻¹) and generation time (days) during *Pseudo-nitzschia hasleana* cultivation at different temperature

Сутки	+7 °C		+14 °C		+17 °C		+20 °C	
	μ	g	μ	g	μ	g	μ	g
2–4-е	0,08 ± 0,003 ^{a-c}	8,7 ± 0,347 ^{a-c}	0,98 ± 0,075 ^{a,d,e}	0,7 ± 0,054 ^a	0,54 ± 0,164 ^{b,d,e}	1,4 ± 0,506 ^b	0,47 ± 0,130 ^{c,e}	1,6 ± 0,447 ^c
4–6-е	0,05 ± 0,023 ^{a-c}	15,5 ± 5,613 ^{a-c}	0,73 ± 0,240 ^a	1,0 ± 0,283 ^a	0,92 ± 0,159 ^b	0,8 ± 0,138 ^b	0,20 ± 0,097 ^c	4,0 ± 1,876 ^c
6–8-е	0,07 ± 0,001 ^{b,c}	9,8 ± 0,200 ^{b-e}	0,54 ± 0,031 ^{a,d-e}	6,4 ± 2,368 ^{d,e}	0,28 ± 0,033 ^{b,d}	2,5 ± 0,323 ^{b,d}	0,22 ± 0,050 ^{c,e}	3,3 ± 0,888 ^{c,e}
8–10-е	0,16 ± 0,001 ^{b,c}	4,8 ± 2,086	0,32 ± 0,031 ^{d,e}	2,1 ± 0,089 ^e	0,20 ± 0,033 ^{b,d}	3,6 ± 1,167	0,08 ± 0,010 ^{c,e}	11,4 ± 5,949 ^e
10–12-е	0,15 ± 0,049 ^{a-c}	4,9 ± 1,796 ^a	0,01 ± 0,008 ^a	7,2 ± 1,190 ^a	0,02 ± 0,016 ^b	18,3 ± 3,928	0,06 ± 0,017 ^c	12,1 ± 3,136
12–14-е	0,25 ± 0,049 ^{a-c}	2,9 ± 0,464 ^{b,c}	0,14 ± 0,008 ^a	5,3 ± 1,942	0,07 ± 0,016 ^b	12,1 ± 5,488 ^b	0,06 ± 0,017 ^c	11,0 ± 1,865 ^c
14–16-е	0,31 ± 0,049 ^{a,b}	2,3 ± 0,464 ^{b,c}	0,04 ± 0,017 ^a	9,7 ± 1,942	0,01 ± 0,020 ^b	8,1 ± 5,488 ^b	0,19 ± 0,123	5,1 ± 1,865 ^c

Примечание: приведены значения скорости роста (столбец μ) и времени генерации (столбец g), а также доверительные интервалы для этих показателей. В сносках к средним значениям приведены результаты, которые статистически различаются (тест Тьюки, $p < 0,05$) при следующих условиях культивирования: +7 и +14 °C (a); +7 и +17 °C (b); +7 и +20 °C (c); +14 и +17 °C (d); +14 и +20 °C (e).

Note: the values of growth rates and generation time are provided in the columns μ and g, respectively, with confidence intervals. Footnotes to the means mark results that are statistically significantly different (Tukey's test, $p < 0.05$) under the following cultivation conditions: +7 and +14 °C (a); +7 and +17 °C (b); +7 and +20 °C (c); +14 and +17 °C (d); +14 and +20 °C (e).

Так, при температуре +14 °C самые высокие темпы роста (0,73–0,98 дел.·сут⁻¹) отмечены с 2-х по 6-е сутки. С 6–8-х по 8–10-е сутки темпы снижались с 0,54 до 0,32 дел.·сут⁻¹. С 10–12-х суток и до конца опыта скорость роста при этой температуре оказалась относительно низкой, с минимумом (0,01 дел.·сут⁻¹) на 10–12-е сутки (табл. 5). Высокие темпы роста (0,2–0,92 дел.·сут⁻¹) зарегистрированы при +17 °C с 2-х по 10-е сутки эксперимента, а при +20 °C — с 2-х по 8-е сутки (0,2–0,47 дел.·сут⁻¹). С 10-х суток и до конца опыта темпы роста при +14, +17 и +20 °C резко снизились по сравнению с таковыми в первой части эксперимента (табл. 5). Исключением оказались относительно высокая скорость роста (0,19 дел.·сут⁻¹) и большое время генерации (5,1 сут) на 14–16-е сутки при +20 °C.

Культивирование при +7 °C показало, что с 2-х по 8-е сутки темпы роста оставались относительно низкими (0,05–0,08 дел.·сут⁻¹), а время генерации — высоким (8,7–15,5 сут). Только на 8–10-е сутки темпы роста начали увеличиваться (табл. 5). Темпы роста на протяжении большей части эксперимента при +7 °C были статистически значимо ниже (тест Тьюки, $p < 0,05$), чем при более высокой температуре, что определило невысокую плотность при минимальной из изученных температур (рис. 1Б).

ОБСУЖДЕНИЕ

Из полученных нами данных следует, что *P. fraudulenta* и *P. hasleana* способны оставаться в жизнеспособном состоянии в течение всего эксперимента и активно делиться в диапазонах температуры +10...+18 °C и +14...+20 °C соответственно. Средняя плотность клеток *P. fraudulenta* при +18 °C оказалась статистически значимо выше, чем при других температурах (тест Тьюки, $p < 0,05$) в течение всего опыта (рис. 1А, табл. 2). Средняя плотность клеток *P. hasleana* при +17 °C была статистически значимо выше (тест Тьюки, $p < 0,05$) таковой при других температурах на 8–12-е сутки опыта (рис. 1Б, табл. 4). При толерантной для культивирования *P. fraudulenta* и *P. hasleana* температуре в большинстве случаев значения скорости роста в конце опыта (с 10–12-х по 14–16-е сутки), несмотря на небольшие пики на 14–16-е сутки при +18 °C для *P. fraudulenta* и при +20 °C для *P. hasleana*, оказались ниже, а время генерации — выше, чем в предыдущей части опыта (табл. 3, 5), что указывало на замедление роста клеток к концу эксперимента. Можно предположить, что на 14–16-е сутки, вследствие выделения питательных веществ в результате разложения отмирающих клеток и воздействия бактериальных экзометаболитов, способствующих росту микроводорослей, отмечены небольшие вторичные пики плотности и скорости роста. Вследствие низких темпов роста и большего времени генерации средняя плотность клеток *P. fraudulenta* и *P. hasleana* при культивировании при +5 и +7 °C соответственно значительно уступала таковой при более высокой температуре (тест Тьюки, $p < 0,05$) (рис. 1А и Б).

Таким образом, диапазон толерантной температуры при культивировании *P. fraudulenta* и *P. hasleana* составлял от +10 до +18 °C и от +14 до +20 °C соответственно. Оптимальные значения для развития в культуре видов *P. fraudulenta* и *P. hasleana* — +18 и +17 °C соответственно. Поскольку изученные нами клоны были изолированы из природной среды при относительно низкой температуре воды (около +5...+7 °C), то, по-видимому, *P. fraudulenta* и *P. hasleana* адаптированы к выживанию в широком диапазоне температуры, что согласуется с имеющимися в научной литературе сведениями о массовом распространении этих видов в планктоне высоких, низких и умеренных широт [Bates et al., 2018].

Литературные данные подтверждают наши выводы о развитии проанализированных видов в широком диапазоне температуры культивирования. Согласно проведённым ранее исследованиям, для изолятов *P. fraudulenta* из разных районов Мирового океана оптимальный диапазон температуры воды для роста составлял +10...+15 °C [Ayache et al., 2021; Fehling et al., 2006; Gai et al., 2018; Thessen et al., 2009] и +18,5...+26,5 °C [Delegrange et al., 2018]. Другие авторы для клона

P. fraudulenta из прибрежных вод Франции указывали значения $(+20,8 \pm 0,8) ^\circ\text{C}$ [Claquin et al., 2008]. В Северной Атлантике вегетация *P. fraudulenta* начиналась при температуре воды $+9...+14,4 ^\circ\text{C}$ [Hasle, 1965], что не слишком сильно отличалось от наших данных о цветении вида в заливе Петра Великого Японского моря в диапазоне температуры $+6...+16 ^\circ\text{C}$ [Stonik et al., 2008]. Что касается *P. hasleana*, то, по литературным данным, температура воды, благоприятная для его развития у берегов Австралии, составляла более $+16 ^\circ\text{C}$ [Ajani et al., 2013]. Цветения воды, вызванные *Pseudo-nitzschia calliantha* Lundholm, Moestrup & Hasle, 2003 и *P. hasleana* в заливе Петра Великого, были зарегистрированы нами ранее при температуре воды $+10...+16 ^\circ\text{C}$ [Stonik, Zinov, 2023]. Таким образом, выявленные нами нижние границы температурных условий для культивирования двух видов ($+10$ и $+14 ^\circ\text{C}$) согласуются с параметрами температуры воды в природной среде (залив Петра Великого Японского моря), при которых отмечены цветения *P. fraudulenta* ($+6...+16 ^\circ\text{C}$) и *P. hasleana* ($+10...+16 ^\circ\text{C}$).

Наличие больших адаптивных возможностей видов *Pseudo-nitzschia* по отношению к температуре в сочетании с высокой генетической изменчивостью в природных популяциях этого рода [Evans et al., 2005] позволяет предположить, что *P. fraudulenta* и *P. hasleana* могут получить преимущества для роста в относительно широком диапазоне температуры воды — от $+10$ до $+18 ^\circ\text{C}$ и от $+14$ до $+20 ^\circ\text{C}$ соответственно — в российских водах Японского моря. Полученные данные могут быть использованы для прогнозирования случаев цветений этих диатомей в районе исследования.

Заключение. При выращивании клонов *Pseudo-nitzschia fraudulenta* при температуре $+10$, $+16$ и $+18 ^\circ\text{C}$ и клонов *Pseudo-nitzschia hasleana* при $+14$, $+17$ и $+20 ^\circ\text{C}$ клетки оставались в жизнеспособном состоянии и продолжали делиться. При понижении температуры культивирования *P. fraudulenta* и *P. hasleana* до $+5$ и $+7 ^\circ\text{C}$ соответственно деление резко замедлялось.

Диапазон толерантной температуры при выращивании *P. fraudulenta* и *P. hasleana* составлял от $+10$ до $+18 ^\circ\text{C}$ и от $+14$ до $+20 ^\circ\text{C}$ соответственно. Выявленные нижние границы температурных условий для культивирования двух видов ($+10$ и $+14 ^\circ\text{C}$) согласуются с параметрами температуры воды в природной среде (залив Петра Великого Японского моря), при которых наблюдали цветения *P. fraudulenta* ($+6...+16 ^\circ\text{C}$) и *P. hasleana* ($+10...+16 ^\circ\text{C}$).

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).

Благодарность. Авторы выражают глубокую благодарность Н. А. Айздайчер (ННЦМБ ДВО РАН) за консультации при выполнении работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Заика В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев : Наукова думка, 1972. 147 с. [Zaika V. E. *Specific Production of Aquatic Invertebrates*. Kyiv : Naukova dumka, 1972, 147 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1127>
2. Ключкова В. С., Лелеков А. С. Исследование влияния температуры на удельную скорость роста культуры *Arthrospira platensis* // Труды Карадагской научной станции имени Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН. 2022. № 1 (21). С. 40–50. [Klochkova V. S.,
3. Lelekov A. S. Study of the temperature effect on the specific growth rate of *Arthrospira platensis* culture. *Trudy Karadagskoi nauchnoi stantsii imeni T. I. Vyazemskogo – prirodnogo zapovednika RAN*, 2022, no. 1 (21), pp. 40–50. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/eco.2022.21.05>
3. Кузьмин Д. В. Разработка платформы по получению биологически активных соединений из фотосинтезирующих микроорганизмов : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 1.5.6 / Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии.

- Долгопрудный, 2025. 47 с. [Kuzmin D. V. *Razrabotka platformy po polucheniyu biologicheskii aktivnykh soedinenii iz fotosinteziruyushchikh mikroorganizmov* : avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk : 1.5.6 / Vserossiiskii nauchno-issledovatel'skii institut sel'skokhozyaistvennoi biotekhnologii. Dolgoprudny, 2025, 47 p. (in Russ.)]
4. Морской биобанк. Ресурсная коллекция. Центр коллективного пользования / Национальный научный центр морской биологии Дальневосточного отделения Российской академии наук : [сайт]. Владивосток, 2024. [Marine Biobank. Resource Collection. Core Shared Research Facility / National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences : [site]. Vladivostok, 2024. (in Russ.)]. URL: <https://marbank.dvo.ru/index.php/ru/> [accessed: 25.11.2024].
 5. Рябушко Л. И., Бесиктепе С., Едигер Д., Илмаз Д., Зенгинер А., Рябушко В. И., Ли Р. И. Токсичная диатомовая водоросль *Pseudo-nitzschia calliantha* Lundholm, Moestrup et Hasle из Чёрного моря: морфология, таксономия, экология // *Морской экологический журнал*. 2008. Т. 7, № 3. С. 51–60. [Ryabushko L. I., Besiktepe S., Ediger D., Yilmaz D., Zenginer A., Ryabushko V. I., Lee R. I. Toxic diatom of *Pseudo-nitzschia calliantha* Lundholm, Moestrup et Hasle from the Black Sea: Morphology, taxonomy, ecology. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2008, vol. 7, no. 3, pp. 51–60. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/973>
 6. Стоник И. В., Орлова Т. Ю. Продуценты домоевой кислоты рода *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo, 1900 (Bacillariophyta) из северной части Тихого океана // *Биология моря*. 2018. Т. 44, № 5. С. 299–306. [Stonik I. V., Orlova T. Y. Domoic acid-producing diatoms of the genus *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo, 1900 (Bacillariophyta) from the North Pacific. *Biologiya morya*, 2018, vol. 44, no. 5, pp. 299–306. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S0134347518050017>
 7. Фёдоров В. Д. *О методах изучения фитопланктона и его активности* : [учебное пособие]. Москва : Изд-во Моск. ун-та, 1979. 167 с. [Fedorov V. D. *O metodakh izucheniya fitoplanktona i ego aktivnosti* : [uchebnoe posobie]. Moscow : Izd-vo Mosk. un-ta, 1979, 167 p. (in Russ.)]
 8. Ajani P., Murray S., Hallegraef G., Brett S., Armand L. First reports of *Pseudo-nitzschia micropora* and *P. hasleana* (Bacillariaceae) from the Southern Hemisphere: Morphological, molecular and toxicological characterization. *Phycological Research*, 2013, vol. 61, iss. 3, pp. 237–248. <https://doi.org/10.1111/pre.12020>
 9. Ayache N., Lundholm N., Gai F., Hervé F., Amzil Z., Caruana A. Impacts of ocean acidification on growth and toxin content of the marine diatoms *Pseudo-nitzschia australis* and *P. fraudulenta*. *Marine Environmental Research*, 2021, vol. 169, art. no. 105380 (9 p.). <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105380>
 10. Bates S., Hubbard A., Lundholm N., Montresor M. *Pseudo-nitzschia*, *Nitzschia*, and domoic acid: New research since 2011. *Harmful Algae*, 2018, vol. 79, pp. 3–43. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2018.06.001>
 11. Claquin P., Probert I., Lefebvre S., Véron B. Effects of temperature on photosynthetic parameters and TEP production in eight species of marine microalgae. *Aquatic Microbial Ecology*, 2008, vol. 51, no. 1, pp. 1–11. <https://doi.org/10.3354/ame01187>
 12. Davison I. R., Greene R. M., Podolak E. J. Temperature acclimation of respiration and photosynthesis in the brown alga *Laminaria saccharina*. *Marine Biology*, 1991, vol. 110, iss. 3, pp. 449–454. <https://doi.org/10.1007/bf01344363>
 13. Delegrange A., Lefebvre A., Gohin F., Courcot L., Vincent D. *Pseudo-nitzschia* sp. diversity and seasonality in the southern North Sea, domoic acid levels and associated phytoplankton communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2018, vol. 214, pp. 194–206. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.09.030>
 14. Evans K. M., Kuhn S. F., Hayes P. K. High levels of genetic diversity and low levels of genetic differentiation in North Sea *Pseudo-nitzschia pungens* (Bacillariophyceae) populations. *Journal of Phycology*, 2005, vol. 41, iss. 3, pp. 506–514. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2005.00084.x>
 15. Fehling J., Davidson K., Bolch C., Tett P. Seasonality of *Pseudo-nitzschia* spp. (Bacillariophyceae) in western Scottish waters. *Marine Ecology Progress Series*, 2006, vol. 323, pp. 91–105. <https://doi.org/10.3354/meps323091>
 16. Fu F. X., Tatters A. O., Hutchins D. A.

- Global change and the future of harmful algal blooms in the ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 2012, vol. 470, pp. 207–233. <https://doi.org/10.3354/meps10047>
17. Gai F. F., Hedemand C. K., Louw D. C., Grobler K., Krock B., Moestrup Ø., Lundholm N. Morphological, molecular and toxicogenic characteristics of Namibian *Pseudo-nitzschia* species – including *Pseudo-nitzschia bucculenta* sp. nov. *Harmful Algae*, 2018, vol. 76, pp. 80–95. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2018.05.003>
18. Guillard R. R. L., Ryther J. H. Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt, and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. *Canadian Journal of Microbiology*, 1962, vol. 8, no. 2, pp. 229–239. <https://doi.org/10.1139/m62-029>
19. Hasle G. R. *Nitzschia* and *Fragilariopsis* species studied in the light and electron microscopes. II. The group *Pseudo-nitzschia*. *Skifter utgitt av det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo. Matematisk-Naturvitenskapelig Klasse Ny Serie*, 1965, vol. 18, pp. 1–45.
20. Jones R. F., Speen H. L., Kury W. Studies on the growth of the red alga *Porphyridium cruentum*. *Physiologia Plantarum*, 1963, vol. 16, iss. 3, pp. 636–643. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1963.tb08342.x>
21. Liu C., Ji Y., Zhang L., Qiu J., Wang Z., Liu L., Zhuang Y., Chen T., Li Y., Niu B., Li A. Spatial distribution and source of biotoxins in phytoplankton from the South China Sea, China. *Journal of Hazardous Materials*, 2021, vol. 418, art. no. 126285 (10 p.). <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2021.126285>
22. Orlova T. Yu., Stonik I. V., Aizdaicher N. A., Bates S. S., Léger C., Fehling J. Toxicity, morphology and distribution of *Pseudonitzschia calliantha*, *P. multistriata* and *P. multiseriata* (Bacillariophyta) from the northwestern Sea of Japan. *Botanica Marina*, 2008, vol. 51, no. 4, pp. 297–306. <https://doi.org/10.1515/bot.2008.035>
23. Raven J. A., Geider R. J. Temperature and algal growth. *New Phytologist*, 1988, vol. 110, no. 4, pp. 441–461. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1988.tb00282.x>
24. StatSoft : [site]. Moscow, 2025. URL: <https://statsoftai.ru/> [accessed: 25.01.2025].
25. Stonik I. V. Long-term variations in species composition of bloom-forming toxic *Pseudo-nitzschia* diatoms in the north-western Sea of Japan during 1992–2015. *Journal of Marine Science and Engineering*, 2021, vol. 9, iss. 6, art. no. 568 (13 p.). <https://doi.org/10.3390/jmse9060568>
26. Stonik I. V., Orlova T. Y., Chikalovets I. V., Aizdaicher N. A., Aleksanin A. I., Kachur V. A., Morozova T. V. *Pseudo-nitzschia* species (Bacillariophyceae) and the domoic acid concentration in *Pseudo-nitzschia* cultures and bivalves from the northwestern Sea of Japan, Russia. *Nova Hedwigia*, 2019, Bd 108, Heft 1–2, S. 73–93. https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2018/0502
27. Stonik I. V., Orlova T. Yu., Begun A. A. Potentially toxic diatoms *Pseudo-nitzschia fraudulentula* and *P. calliantha* from Russian waters of East/Japan Sea and Sea of Okhotsk. *Ocean Science Journal*, 2008, vol. 43, iss. 1, pp. 25–30. <https://doi.org/10.1007/BF03022428>
28. Stonik I. V., Orlova T. Yu., Lundholm N. Diversity of *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo from the western North Pacific. *Diatom Research*, 2011, vol. 26, iss. 1, pp. 121–134. <https://doi.org/10.1080/0269249x.2011.573706>
29. Stonik I. V., Zinov A. A. Changes in the composition of bloom-forming toxic *Pseudo-nitzschia* diatoms in surface waters in Ussuri Bay, north-western Sea of Japan, during the autumn seasons of 2017–2022. *Journal of Marine Science and Engineering*, 2023, vol. 11, iss. 5, art. no. 1024 (14 p.). <https://doi.org/10.3390/jmse11051024>
30. Thessen A. E., Bowers H. A., Stoecker D. K. Intra- and interspecies differences in growth and toxicity of *Pseudo-nitzschia* while using different nitrogen sources. *Harmful Algae*, 2009, vol. 8, iss. 5, pp. 792–810. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2009.01.003>
31. Zhou C.-Y., Pan C.-G., Peng F.-J., Zhu R.-J., Hu J.-J., Yu K. Simultaneous determination of trace marine lipophilic and hydrophilic phycotoxins in various environmental and biota matrices. *Marine Pollution Bulletin*, 2024, vol. 203, art. no. 116444 (8 p.). <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2024.116444>

**THE EFFECT OF TEMPERATURE ON THE GROWTH
OF TWO SPECIES OF *PSEUDO-NITZSCHIA* H. PERAGALLO (BACILLARIOPHYTA)
IN LABORATORY CULTURES ISOLATED FROM THE SEA OF JAPAN**

A. Zinov and I. Stonik

A. V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation
E-mail: innast2004@mail.ru

Diatoms of the genus *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo, 1900, known as producers of the neurotoxic domoic acid, regularly cause algal blooms in the Russian Far Eastern seas. Temperature is an important factor affecting diatom blooms; however, its effect on the growth of this group of microalgae from the Sea of Japan has not been sufficiently studied. In this regard, growth characteristics of two diatom species were investigated in laboratory culture within the temperature range of +5 to +20 °C. The test involved direct counting in a Nageotte chamber. Cell density, growth rates, and generation time were evaluated. As found, the maximum average density of *P. fraudulenta* reached 2.2×10^5 cells·L⁻¹ on the 16th day of the experiment at +18 °C. For this species, at +18 °C, the growth rate (0.11–0.16 div·day⁻¹) remained relatively high, and the generation time (4.4–6.7 days) was relatively low for most of the test. The maximum mean density of *P. hasleana*, 5×10^5 cells·L⁻¹, was recorded on the 16th day of the experiment at +17 °C. For this species, high growth rate (0.2–0.92 div·day⁻¹) and low generation time (0.8–3.6 days) were recorded at +17 °C from the 2nd to the 10th day of the test. The average densities of *P. fraudulenta* and *P. hasleana* were statistically significantly higher at +17 °C and +18 °C, respectively, than at the other temperatures studied (Tukey's test, $p < 0.05$). As recorded, when *P. fraudulenta* clones were grown at +10, +16, and +18 °C, and when *P. hasleana* clones were cultured at +14, +17, and +20 °C, their cells remained viable and continued to divide. When the cultivation temperature for *P. fraudulenta* and *P. hasleana* was lowered to +5 and +7 °C, respectively, division slowed down dramatically, and cell density was statistically significantly lower than at higher temperatures (Tukey's test, $p < 0.05$). Ranges of tolerant temperature during *P. fraudulenta* and *P. hasleana* cultivation were found to be within +10...+18 °C and +14...+17 °C, respectively. The revealed lower temperature tolerance limits for the two species during cultivation (+10 and +14 °C) corresponded to water temperatures under which *P. fraudulenta* and *P. hasleana* blooms were observed in the natural environment (+6...+16 and +10...+16 °C, respectively). The study demonstrated the broad adaptive potential of the investigated species to temperature changes.

Keywords: *Pseudo-nitzschia fraudulenta*, *Pseudo-nitzschia hasleana*, laboratory cultivation, temperature, Sea of Japan

УДК 591.524.11(282.257.6.05)

МАКРОЗООБЕНТОС ЭСТУАРИЯ РЕКИ СУСУЯ (ОСТРОВ САХАЛИН): II. ДОННЫЕ СООБЩЕСТВА И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КЛЮЧЕВЫХ ВИДОВ

© 2025 г. В. С. Лабай, Е. С. Корнеев, Е. В. Абрамова, О. Н. Березова,
А. И. Водопьянова, К. М. Костюченко, О. Б. Шарлай, Т. С. Шпилько

Сахалинский филиал ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии» (СахНИРО), Южно-Сахалинск, Российская Федерация

E-mail: v.labaj@yandex.ru

Поступила в редакцию 09.10.2023; после доработки 28.04.2024;
принята к публикации 12.08.2025.

Сообщества макрозообентоса и их характеристики в эстуариях рек острова Сахалин изучены недостаточно. В большинстве коротких рек Сахалина состав донных сообществ сильно ограничен по сравнению с таковым эстуариев других рек Дальнего Востока России. В сентябре 2022 г. обследован эстуарий реки Сусуя — полноразмерный по сравнению с эстуариями малых рек острова. Цель работы — описать основные закономерности распределения донных сообществ, их структуры, ключевых видов и трофических характеристик макрозообентоса вдоль градиента солёности в полноразмерном эстуарии реки Сусуя на острове Сахалин. Методами кластерного и ординационного анализа выделены донные сообщества эстуария. Описаны основные сообщества и трофическая характеристика, особенности распределения ключевых видов макрозообентоса вдоль русла эстуария реки Сусуя. Приведены главные закономерности распределения сообществ макрозообентоса, ключевых видов и трофических группировок в эстуарии реки Сусуя. Выделены 11 сообществ макрозообентоса, объединённых в пять типов: сообщество переката, ограничивающего эстуарий сверху, сообщества δ-хорогалинной зоны, сообщества средне-эстуарной олигогалинной зоны, сообщества нижеэстуарной полигалинно-мезогалинной зоны и сообщество устья реки. Сообщество уреза воды локализовано в устье реки и полигалинно-мезогалинной зоне. Основные сообщества эстуария реки Сусуя — *Corbicula japonica*, *Macoma balthica* и *Fluviocingula nipponica* + *Macoma balthica*. Основными факторами среды, влияющими на распределение ключевых видов макрозообентоса, являются солёность воды и — в меньшей степени — глубина. Тип грунта не выступает как определяющий фактор.

Ключевые слова: эстуарий, макрозообентос, донное сообщество, трофическая характеристика, остров Сахалин

Особенности гидрологических характеристик эстуариев как зон смешения пресной речной и морской воды с выделением полигалинных, мезогалинных (солонатоводных) и олигогалинных (опреснённых) частей [Аладин, 1988; Аладин, Плотников, 2013; Хлебович, 1974, 1989] определяют смену ключевых видов макробентоса и развитие там уникальных донных сообществ. Процессы лавинной седиментации взвешенного и растворённого минерального и органического вещества в зоне действия «маргинального фильтра» приводят к частой смене на ограниченном пространстве эстуария трофических группировок бентоса [Лисицын, 1994]. По этой же причине экосистемы эстуариев отличаются повышенной продуктивностью [Колпаков, 2018, Сафьянов, 1987].

Сообщества макрозообентоса и их характеристики в эстуариях рек острова Сахалин изучены недостаточно [Водотоки острова Сахалин, 2015; Лабай и др., 2022]. В наиболее исследованном эстуарии, эстуарии реки Мануй, типичном для большинства небольших рек острова Сахалин, состав донных сообществ сильно ограничен по сравнению с таковым эстуариев других рек Дальнего Востока России [Лабай и др., 2022].

В сентябре 2022 г. был изучен эстуарий реки Сусуя — полноразмерный по сравнению с эстуариями малых рек острова. Материалы этого исследования легли в основу данной работы.

Цель работы — описать основные закономерности распределения донных сообществ, их структуры, ключевых видов и трофических характеристик макрозообентоса вдоль градиента солёности в полноразмерном эстуарии реки Сусуя на острове Сахалин.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Методы отбора и обработки проб макрозообентоса, а также объём собранных данных описаны нами ранее [Лабай и др., 2024].

Для выделения донных сообществ и для ординационных построений как мера обилия видов использован показатель Q (кал·м⁻²·ч⁻¹), который эквивалентен энергетическим затратам всех особей i -го вида на дыхание [Виленкин, Виленина, 1979]:

$$Q = k \cdot B_i^{0,75} \cdot N_i^{0,25},$$

где B_i (г·м⁻²) и N_i (экз·м⁻²) — удельная биомасса и плотность i -го вида на 1 м² соответственно.

Коэффициент k принимается для Polychaeta равным 0,178; для Oligochaeta — 0,115; для Gastropoda — 0,126; для Bivalvia — 0,089; для Amphipoda — 0,302; для Cumacea, Isopoda, Mysida и Decapoda — 0,133; для Diptera — 0,189; для Agnatha — 0,115 [Алимов и др., 2013; Голубков, 2000].

Кластеризация бентических станций при описании сообществ донных гидробионтов проведена по индексу сходства, введённому Я. Чекановским [Czekanowski, 1909; Sørensen, 1948]:

$$C_{1,2} = 2 \sum (MIN_{x_{1i}, x_{2i}}) / (\sum x_{1i} + \sum x_{2i}),$$

где x_{1i} и x_{2i} — величина обилия i -го вида (Q) на условных станциях 1 и 2 соответственно.

Бентические станции объединяли в сообщество при значении индекса выше 40 %. Это значение соответствует условию, что биомасса или Q вида-доминанта составляет не менее 10 % общей при частоте встречаемости 100 %. Кластеризацию исходных матриц выполняли методом невзвешенных парно-групповых средних (unweighted pair group method with arithmetic mean) [Дюран, Одделл, 1977].

Для описания донных сообществ использованы следующие параметры: число видов (S), удельная численность (плотность) (N , экз·м⁻²), биомасса (B , г·м⁻²), относительная численность вида (N , % общей численности макрозообентоса), относительная биомасса вида (B , % общей биомассы макрозообентоса), частота встречаемости (ЧВ, %). Структура сообществ описана с применением индекса плотности [Броцкая, Зенкевич, 1939] или коэффициента относительности [Кузнецов, 1963]:

$$КО = B \cdot ЧВ,$$

где B — относительная биомасса (%) или Q (%);

ЧВ — частота встречаемости (%).

При структуризации сообществ учитывали долю каждого вида (формы) в средней общей биомассе макробентоса, ЧВ и КО. Вид считали доминирующим, если значение КО находилось

в интервале от 1000 до 10 000. Донные сообщества названы по доминирующим видам.

Описание основных закономерностей распределения бентоса выполнено с применением ординационных графов, построенных методом главных компонент [Калинина, Соловьев, 2003] в программе Statistica v. 8.

Для сравнительных процедур использованы индекс видового разнообразия (энтропийный индекс) Шеннона (I , бит·вид⁻¹) [Shannon, 1948; Shannon, Weaver, 1949], отдельно для плотности (I_N) и биомассы (I_B), и АВС-метод (abundance/biomass comparison method) [Warwick, 1986] по АВС-индексу [Meire, Dereu, 1990].

Тип питания отдельных видов макрозообентоса определён по литературным данным [Извекова, 1980; Константинов, 1959; Kanaya et al., 2008; Macdonald et al., 2010; Nielsen et al., 1995; Riisgård, 1991; Toba, Sato, 2013; Vedel, Riisgård, 1993]. По типу питания применена номенклатура наименований: Br — макроизмельчитель; De — грунтоед; Dt — собирающий детритофаг; Gr — скобильщик; Pr — хищник; Sc — падальщик; Sp — сосущий паразит; Su — сестонофаг (фильтратор). Для некоторых видов характерно совмещение нескольких типов питания, что отражено в смешанной характеристике, например Dt, Br, Sc, или Dt, Su, или De, Su.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Основные сообщества. В соответствии с дендрограммой сходства бентических станций выделены 8 кластеров (при условии объединения ст. 34 с кластером 29–14) и 3 отдельных станции, сопоставимых с донными сообществами (рис. 1).

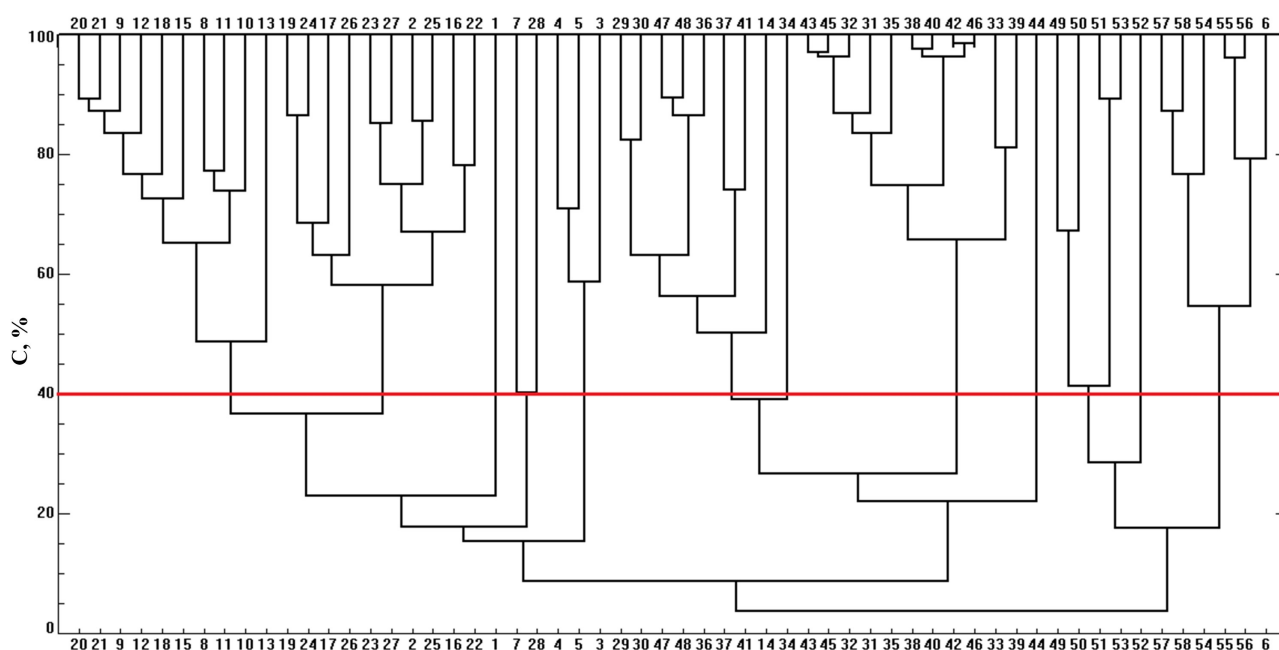


Рис. 1. Дендрограмма ценотического сходства станций макрозообентоса

Fig. 1. Dendrogram of the similarity for macrozoobenthos sampled at various stations

Кластер 4, 5, 3, (6) выделяет донное сообщество с доминированием кистеносного прибрежного краба *Hemigrapsus takanoi* Asakura & Watanabe, 2005 (74,5 % общей биомассы). Субдоминантами в этом сообществе выступают гастропода *Fluviocingula nipponica* Kuroda & Habe, 1954 и двустворчатый моллюск *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758) (совместно 10,4 % общей биомассы). Сообщество локализовано в полигалинной устьевой зоне (табл. 1, рис. 2). Нижнеэстуарной полигалинно-мезогалинной зоне соответствует второй кластер, 20, 21, 9, 12, 18, 15, 8, 11, 10, 13,

идентифицированный как сообщество *Fluviocingula nipponica* + *Macoma balthica* (на долю преобладающих видов приходится 79,5 % общей биомассы). В нём в качестве субдоминант выступают полихеты *Hediste japonica* (Izuka, 1908) и Capitellidae indet. (совместно 4,7 % общей биомассы). Сообщество локализовано в прибрежных зарослях zostеры — субстрата для гастропод *F. nipponica*. Оба сообщества являются скорее прибрежными, чем эстуарными: преобладающие в них виды массовы на прибрежных мелководьях Южного Сахалина [Голиков и др., 1985].

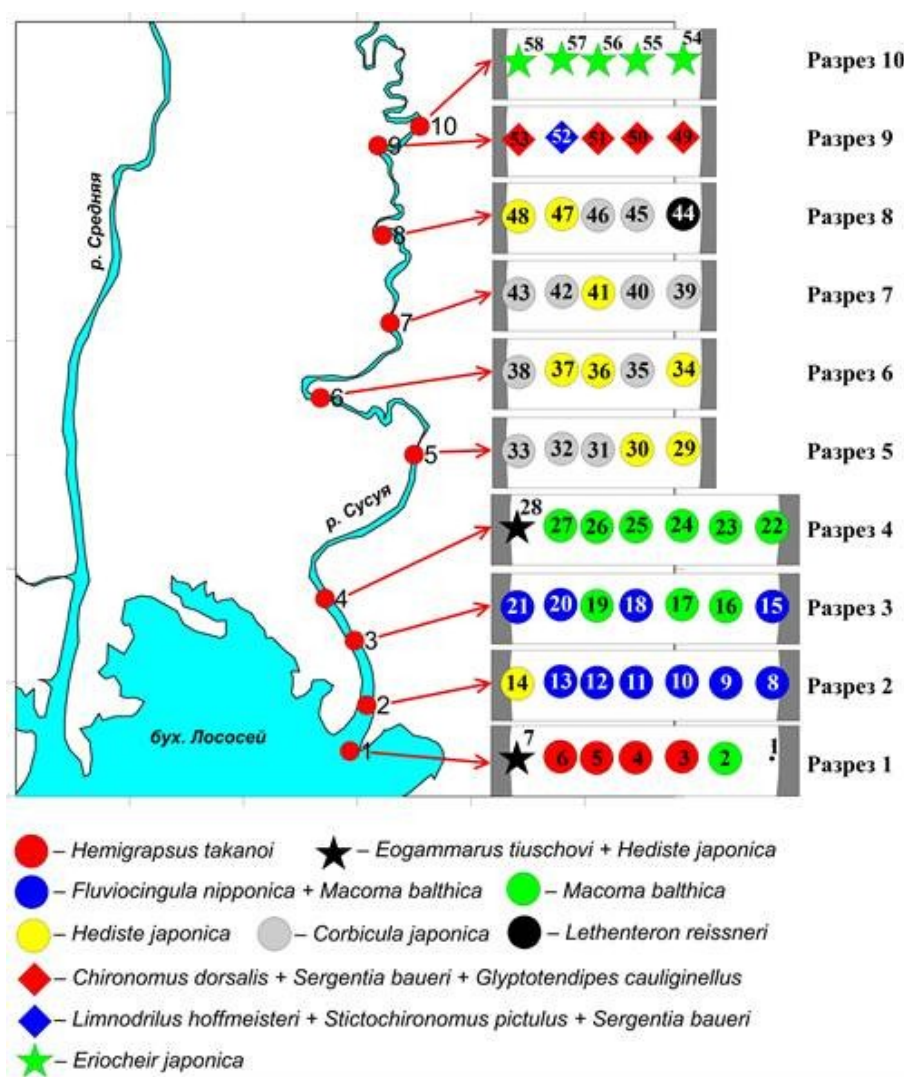


Рис. 2. Распределение сообществ макробентоса в эстуарии реки Сусуя

Fig. 2. Location of the major macrobenthic communities in the Susuya River estuary

Разрез 4 в нижней части эстуария, полностью заполненной мезогалинными водами, оккупирует сообщество *Macoma balthica*, которое выделено по кластеру 19, 24, 17, 26, 23, 27, 2, 25, 16, 22 (см. рис. 2). Это сообщество частично проникает на разрез 3, также оно выявлено на литорали устьевого разреза. Доминирующий вид формирует 84,4 % общей биомассы. Ещё 5,5 % приходится на долю субдоминант — гастроподы *F. nipponica* и полихеты *H. japonica*. Описываемое сообщество типично для солоноватых и морских лагун острова Сахалин, иногда его регистрируют в морском побережье [Голиков и др., 1985; Кафанов и др., 2003; Лабай, 2009; Лабай и др., 2016]. В речных эстуариях острова оно отмечено впервые.

Таблица 1. Показатели обилия макробентоса донных сообществ эстуария реки Суэя
Table 1. Indicators of macrobenthic abundance in bottom communities of the Susuya River estuary

Параметр		Сообщество (по доминанту)										
		—	<i>Eogammarus tiuschovi</i> + <i>Hediste japonica</i>	<i>Hemigrapsus takanoi</i>	<i>Fluviocingula nipponica</i> + <i>Macoma balthica</i>	<i>Macoma balthica</i>	<i>Hediste japonica</i>	<i>Corbicula japonica</i>	<i>Lethenteron reissneri</i>	<i>Chironomus dorsalis</i> + <i>Sergentia baueri</i> + <i>Glyptotendipes cauliginellus</i>	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> + <i>Stictochironomus pictulus</i> + <i>Sergentia baueri</i>	<i>Eriocheir japonica</i>
Номера станций		1	7, 28	4, 5, 3, 6	20, 21, 9, 12, 18, 15, 8, 11, 10, 13	19, 24, 17, 26, 23, 27, 2, 25, 16, 22	29, 30, 47, 48, 36, 37, 41, 14, 34	43, 45, 32, 31, 35, 38, 40, 42, 46, 33, 39	44	49, 50, 51, 53	52	57, 58, 54, 55, 56
Глубина, м		0,12	0,15–0,4	0,25–0,75	0,1–2	0,5–2,1	0,15–2	0,25–1,8	0,2	0,3–1,6	1,3	0,08–0,15
Тип грунта		мелкий песок, чёрный и серый ил	от алевроита до гальки с песком	мелкий песок с примесью алеврита и гальки	чёрный ил, часто с примесью алеврита и мелкого песка	чёрный ил	чёрный ил, алеврит, песок, глина, галька	крупный песок, галька, ил	чёрный ил	алеврит, детрит	алеврит, детрит	галька, гравий, песок
Солёность, PSU		15,2	15,2–24,8	15,2–22,3	18,1–21,7	21,7–25	3,8–11,7	0,6–11,7	0,6	0,1	0,1	0,1
Биотоп		устье	устье, нижняя часть эстуария (урез воды)	устье	нижняя часть эстуария	нижняя часть эстуария	средняя часть эстуария	средняя часть эстуария	верхняя часть эстуария	верхняя часть эстуария	верхняя часть эстуария	верхняя часть эстуария, перекат
Число видов (S)		12	19	27	27	27	23	24	11	12	7	20
Удельная числен- ность (N), экз.·м ^{–2}		350	1870 ± 243	419 ± 57	5745 ± 776	2134 ± 297	1253 ± 163	1206 ± 134	1787	2940 ± 334	2040	3529 ± 336
Биомасса (B), г·м ^{–2}		0,145	3,27 ± 0,42	6,25 ± 0,98	41,9 ± 4,88	35,1 ± 4,41	17,0 ± 2,69	357 ± 62,6	149,6	3,08 ± 0,293	1,051	23,4 ± 2,78
Биомасса (B) доминанты, %		—	58,4	74,5	79,5	88,4	24,8	98,7	88,4	86,2	77,5	91,7
Биомасса (B) отдельных групп, %	Ol	0	0,1	0	0,1	0,5	0,02	0,03	0,6	6,0	37,7	4,6
	Po	16,3	25,4	1,8	5,0	2,6	26,2	0,8	9,4	0,5	7,4	1,0
	Ga	23,3	7,6	11,4	59,6	7,5	11,4	0,3	0	0	0	0
	Bi	28,5	0,2	5,5	25,8	88,8	37,7	98,7	0	0	0	0,002
	Am	9,8	44,9	2,2	1,4	0,3	0,4	0,02	0	0	0	0,4
	Is	2,1	5,5	0,7	0,4	0,04	0,9	0,04	0	0	0	0,003
	My	0	1,9	0,01	0,5	0,01	0,3	0,002	0	0,6	0	0,02
	De	0	13,8	78,3	7,2	0,1	22,4	0,2	1,0	0	0	91,7
	Di	0	0,1	0	0,003	0,01	0,1	0,01	0,6	93,0	54,9	2,3
Ag	0	0	0	0,0	0,0	0	0	88,4	0	0	0	
<i>I</i> , бит·вид ^{–1}	<i>I_N</i>	0,64	1,72	2,20	1,75	1,91	1,86	1,92	1,32	1,40	1,46	1,35
	<i>I_B</i>	2,15	1,87	1,12	1,47	0,57	1,65	0,09	0,45	1,40	1,59	0,40
<i>I_{ABC}</i> , %		17,9	5,8	33,2	14,6	22,6	13,5	19,0	31,2	15,4	7,7	11,8

Примечание: OI — Oligochaeta; Po — Polychaeta; Ga — Gastropoda; Bi — Bivalvia; Am — Amphipoda; Is — Isopoda; My — Mysida; De — Decapoda; Di — Diptera; Ag — Agnatha.

Note: OI, Oligochaeta; Po, Polychaeta; Ga, Gastropoda; Bi, Bivalvia; Am, Amphipoda; Is, Isopoda; My, Mysida; De, Decapoda; Di, Diptera; Ag, Agnatha.

Сообщество *Eogammarus tiuschovi* (Derzhavin, 1927) + *Hediste japonica* отмечено на литоральных ст. 7 и 28 в устье и на нижнем участке эстуария (см. рис. 2). При доле доминирующих видов в 58,4 % общей биомассы это сообщество характеризуется длинным списком субдоминант (6 видов, 38,3 % общей биомассы), среди которых песчаный шримс *Crangon amurensis* Bražnikov, 1907, изопода *Gnorimosphaeroma ovatum* (Gurjanova, 1933), амфипода *Ampithoe lacertosa* Spence Bate, 1858, мизиды *Neomysis awatschensis* (Brandt, 1851), полихета Capitellidae indet. и гастропода *Assiminea lutea* A. Adams, 1861. На ст. 1, также входящей в суперкластер станций устья — нижнего участка эстуария, доминирующие виды не выделены.

На разрезах 5–8 среднеэстуарной зоны локализовано всего два донных сообщества (см. рис. 2). Первое из них выделено по кластеру 29, 30, 47, 48, 36, 37, 41, 14, 34. В сообществе доминируют полихеты *H. japonica* (24,8 %). Близкое сообщество с преобладанием этого же вида полихет типично для эстуариев рек острова Сахалин [Водотоки острова Сахалин, 2015; Лабай и др., 2022], но в эстуарии реки Сусуя описываемое сообщество кардинально отличается по структуре. В список субдоминант здесь входят двустворчатый моллюск *Corbicula japonica* Prime, 1864, краб-привидение *Deiratonotus cristatum* (De Man, 1895) и гастропода *As. lutea* (совместно 65,8 % общей биомассы). Данное сообщество отмечено во всём диапазоне обследованной глубины, от литорали до фарватера, преимущественно на мелкозернистых песках и илах. Определяющий фактор в его распространении — солёность воды, которая находится в интервале между α - и δ -хорогалинными границами. Второе сообщество ассоциируется с кластером 43, 45, 32, 31, 35, 38, 40, 42, 46, 33, 39 и характеризуется доминированием двустворчатого моллюска *C. japonica* (98,7 % общей биомассы), а также отсутствием субдоминант. Оно локализовано в интервале глубины 0,25–1,8 м преимущественно на крупном песке с галькой и илом. Данное сообщество типично для олигогалинных участков лагун и лагунных озёр острова Сахалин, Японии и Приморья, где существует при оптимуме солёности воды от 1,2 до 2,5 PSU [Водная биота озера Тунайча, 2016; Водоёмы острова Сахалин, 2014; Кафанов и др., 2003; Явнов, Раков, 2002; Baba et al., 1999]. В речных эстуариях острова Сахалин и Дальнего Востока в целом этот вид обитает в широком диапазоне солёности от почти 0 (практически пресная вода) до 18 PSU [Водотоки острова Сахалин, 2015; Явнов, Раков, 2002]. В эстуарии реки Сусуя корбикула характеризуется первым типом распределения по солёности — в олигогалинной среднеэстуарной зоне.

На ст. 44 в среднеэстуарной олигогалинной зоне у берега отмечено доминирование мидии *Lethenteron reissneri* (Dybowski, 1869). Данное сообщество — локальное — типично для олигогалинной части эстуариев рек острова Сахалин [Лабай и др., 2022].

Резкая смена облика донных сообществ наблюдается в δ -хорогалинной зоне, на разрезе 9. Здесь локализованы два сообщества с преобладанием хирономид и олигохет. Основным является сообщество *Chironomus dorsalis* Meigen, 1818 + *Sergentia baueri* Wulker, Kiknadze & Kerkis, 1999 + *Glyptotendipes cauliginellus* (Kieffer, 1913), занимающее большую часть плёса от уреза воды до глубины 1,6 м на детрито-алевритовых грунтах при скорости течения в момент съёмки $0,01 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$ и ниже. В отличие от описанных выше сообществ, где основную роль играли моллюски, полихеты и десятиногие раки, здесь превалируют двукрылые (см. табл. 1). При доле доминирующих видов хирономид в 86,2 % общей биомассы это сообщество характеризуется небольшим списком субдоминант (3 вида, 10,3 % общей биомассы), включающим олигохету *Limnodrilus hoffmeisteri* f. *typica* Claparede, 1862 и хирономид *Trissopelopia longimana* (Staeger, 1839) и *Paratendipes albianus* (Meigen, 1804). Второе сообщество, *Limnodrilus hoffmeisteri* + *Stictochironomus pictulus* (Meigen, 1830) + *Sergentia baueri*, отмечено на фарватере на глубине 1,3 м на алевритах с детритом. В этом сообществе доля олигохет возрастает до 37,7 % общей биомассы, а доля хирономид составляет 54,9 %. Вклад доминирующих видов в общую биомассу — 77,5 %. Три вида субдоминант формируют ещё 22,3 % интегральной биомассы — хирономиды *Gl. cauliginellus*

и *P. albimanus*, а также полихета *H. japonica*. Общими характеристиками донных сообществ переходной δ -хорогалинной зоны являются высокая плотность (более 2000 экз. $\cdot$ м⁻²) при низкой биомассе (несколько г $\cdot$ м⁻²) и полидоминантность (по три доминирующих вида в каждом сообществе).

Необычное для нижней ритрали острова Сахалин донное сообщество с превалированием молодёжи японского мохнаторукого краба *Eriocheir japonica* (De Haan, 1835) отмечено на всех станциях на перекате, ограничивающем сверху эстуарий реки Сусуя (см. табл. 1). Данное сообщество является временным, что обусловлено жизненным циклом доминирующих на этом участке крабов *Er. japonica*. В Приморье их размножение происходит в солоноватой воде эстуариев при солёности от 5 до 27 PSU с мая по август; развитие планктонных личинок и оседание мальков на дно регистрируют в этот же период в прилегающем морском побережье; миграция ювенилов вверх по реке приходится на август — октябрь [Колпаков, Семенькова, 2012]. Концентрация молодёжи японского мохнаторукого краба на первом снизу перекате в реке Сусуя, следовательно, вписывается в жизненный цикл этого вида. Перед началом зимы подростки крабы покинут перекат, что приведёт к смене донных сообществ.

Сообщество *Eriocheir japonica*, вероятно, регистрируют на перекате в конце лета — начале осени. В нём, как и ниже по течению, основу плотности формируют олигохеты и двукрылые (49,7 и 45,6 % соответственно), а основу биомассы (91,7 %) — десятиногие раки, представленные только доминирующим видом. Два вида субдоминант — олигохета *L. hoffmeisteri* и хирономида *St. pictulus* — формируют ещё 6,4 % общей биомассы.

В целом в пределах эстуария реки Сусуя выделяются пять типов донных сообществ: сообщество переката, ограничивающего эстуарий сверху (*Eriocheir japonica*), сообщества δ -хорогалинной зоны (*Chironomus dorsalis* + *Sergentia baueri* + *Glyptotendipes cauliginellus* и *Limnodrilus hoffmeisteri* + *Stictochironomus pictulus* + *Sergentia baueri*), сообщества среднеэстуарной олигогалинной зоны (*Corbicula japonica*, *Hediste japonica* и *Lethenteron reissneri*), сообщества нижеэстуарной полигалинно-мезогалинной зоны (*Fluviocingula nipponica* + *Macoma balthica* и *Macoma balthica*) и сообщество устья реки (*Hemigrapsus takanoi*). Сообщество уреза воды (*Eogammarus tiuschovi* + *Hediste japonica*) оккупирует устье реки и полигалинную зону. Тип и расположение сообществ в пределах эстуария определяются режимом солёности и типом грунта (последний — для сообществ верхнеэстуарной пресноводной зоны).

Зафиксированы высокие значения индекса видового разнообразия по плотности в сообществах, локализованных в устье, в полигалинно-мезогалинной и олигогалинной зонах (1,72–2,20 бит $\cdot$ вид⁻¹). В сообществах, расположенных выше по течению, в зоне δ -хорогалиникума при солёности от 0,08 до 1,6 PSU, отмечено значительное снижение I_N , до 1,32–1,46 бит $\cdot$ вид⁻¹. Данное явление обусловлено тем, что в сообществах δ -хорогалинной зоны нарушается принцип энтропийности с равномерным распределением показателя по видам и формируется выраженная структурированность внутри сообщества по плотности, когда 62–92 % приходится на 1–3 доминирующих вида.

Высокие значения индекса видового разнообразия по биомассе отмечены для полидоминантных сообществ (*Eogammarus tiuschovi* + *Hediste japonica*, *Fluviocingula nipponica* + *Macoma balthica*, *Chironomus dorsalis* + *Sergentia baueri* + *Glyptotendipes cauliginellus* и *Limnodrilus hoffmeisteri* + *Stictochironomus pictulus* + *Sergentia baueri*) и для сообществ с низкой относительной биомассой доминирующего вида (*Hediste japonica* и сообщество без названия). По-видимому, они локализованы на участках, переходных к ядрам выделенных по солёности зон.

По ABC-показателю выявлены несколько пиков, приходящихся на сообщества с превалированием крупноразмерных видов, независимо от солёности: *Hemigrapsus takanoi*, *Macoma balthica*, *Corbicula japonica* и *Lethenteron reissneri* (от 19 до 33,2 %). По сути, ABC-показатель

маркирует типичные сообщества эстуария, соответствующие ядрам устьевой, полигалинно-мезогалинной и олигогалинной зон. Динамика индекса видового разнообразия по биомассе находится в противофазе с динамикой АВС-показателя.

С помощью ординационного анализа по методу главных компонент постанционной структуры макробентоса в области действия трёх ключевых независимых факторов, на долю которых совместно приходится 58,9 % дисперсии, выделены четыре основных совокупности станций (рис. 3). Компактный выдел, объединяющий ст. 29–33, 35, 38–40, 42, 43, 45 и 46, характеризуется доминированием двустворчатого моллюска *C. japonica* и ассоциируется с одноимённым сообществом, описанным выше. Вторая совокупность — ст. 2, 13, 16, 17, 19 и 22–27 — включает станции, относящиеся к сообществу *Macoma balthica*. Ст. 1, 6, 8–12, 14, 15, 18, 20 и 21 близки к набору станций для сообщества *Fluviocingula nipponica* + *Macoma balthica*. Прочие станции, на которых локализованы остальные донные сообщества, концентрируются в близкой к нулевым значениям координат области и не подчиняются ключевым обнаруженным закономерностям. Полученная картина подтверждает выделение основных сообществ бентоса в олигогалинной, мезогалинной и полигалинной зонах эстуария, находящихся под воздействием меняющейся солёности при приливотливно-отливных явлениях.

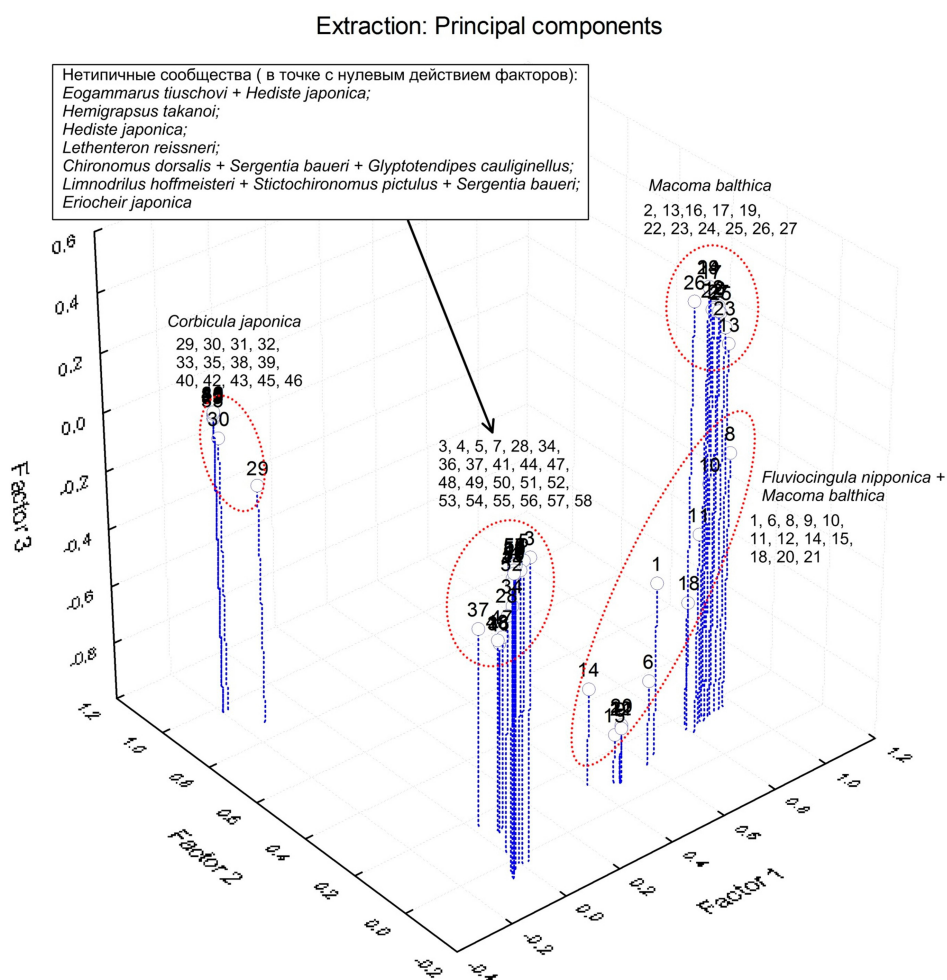


Рис. 3. 3D-ординация станций бентоса методом главных компонент

Fig. 3. Principal components analysis (3D ordination) for benthic stations

Соответствие распределения ключевых видов макрозообентоса основным факторам среды показано на рис. 4.

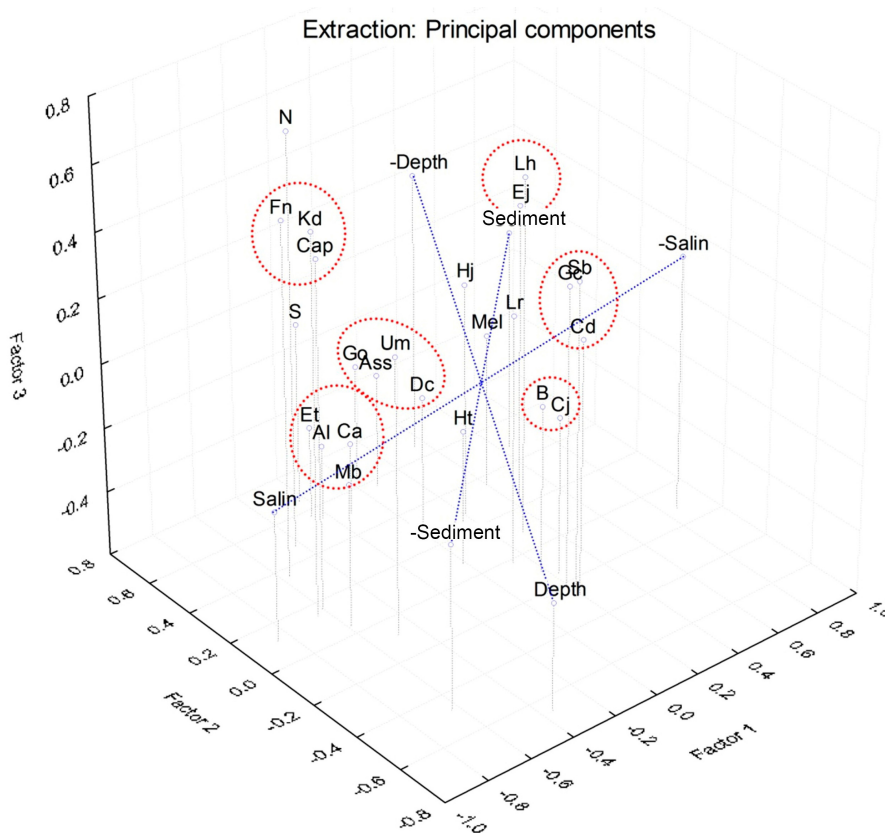


Рис. 4. 3D-ординация массовых видов макробентоса, показателей его обилия и известных факторов среды методом главных компонент. Hj — *Hediste japonica*; Cap — Capitellidae; Lh — *Limnodrilus hoffmeisteri*; Fn — *Fluviocingula nipponica*; Ass — *Assiminea lutea*; Mb — *Macoma balthica*; Cj — *Corbicula japonica*; Et — *Eogammarus tiuschovi*; Kd — *Kamaka derzhavini*; Mel — *Melita shimizui* / *Melita* sp.; Al — *Ampithoe lacertosa*; Go — *Gnorimosphaeroma ovatum*; Ej — *Eriocheir japonica*; Ht — *Hemigrapsus takanoi*; Ca — *Crangon amurensis*; Dc — *Deiratonotus cristatum*; Um — *Upogebia major*; Cd — *Chironomus dorsalis*; Sb — *Sergentia baueri*; Gc — *Glyptotendipes cauliginellus*; Lr — *Lethenteron reissneri*. Salin — солёность воды; depth — глубина; sediment — тип грунта; S — количество видов; N — плотность; B — биомасса

Fig. 4. Principal components analysis (3D ordination) for macrozoobenthic species abundance and biomass and for environmental parameters. Hj, *Hediste japonica*; Cap, Capitellidae; Lh, *Limnodrilus hoffmeisteri*; Fn, *Fluviocingula nipponica*; Ass, *Assiminea lutea*; Mb, *Macoma balthica*; Cj, *Corbicula japonica*; Et, *Eogammarus tiuschovi*; Kd, *Kamaka derzhavini*; Mel, *Melita shimizui* / *Melita* sp.; Al, *Ampithoe lacertosa*; Go, *Gnorimosphaeroma ovatum*; Ej, *Eriocheir japonica*; Ht, *Hemigrapsus takanoi*; Ca, *Crangon amurensis*; Dc, *Deiratonotus cristatum*; Um, *Upogebia major*; Cd, *Chironomus dorsalis*; Sb, *Sergentia baueri*; Gc, *Glyptotendipes cauliginellus*; Lr, *Lethenteron reissneri*. Salin, water salinity; depth, depth studied; sediment, sediment type; S, number of species; N, density; B, biomass

Распределение биомассы большинства видов, как и следовало ожидать, определяется фактором солёности. Отдельную совокупность в положительной области действия этого фактора (рост биомассы видов с увеличением значений солёности) формируют виды полигалинно-мезогалинной зоны — *M. balthica*, *E. tiuschovi*, *Am. lacertosa* и *Cr. amurensis* (рис. 5, 6). Вторую совокупность, также лежащую на отрезке влияния солёности в положительной области воздействия фактора, формируют виды, которые распространены в мезогалинных и олигогалинных водах, — *As. lutea*, *Gn. ovatum*, *D. cristatum* и *Upogebia major* (De Haan, 1841) (см. рис. 5, 6). Негативное отношение к росту солёности воды демонстрируют хирономиды *C. dorsalis*, *S. baueri* и *Gl. cauliginellus*, массовые в δ-хорогалинной зоне (см. рис. 6).

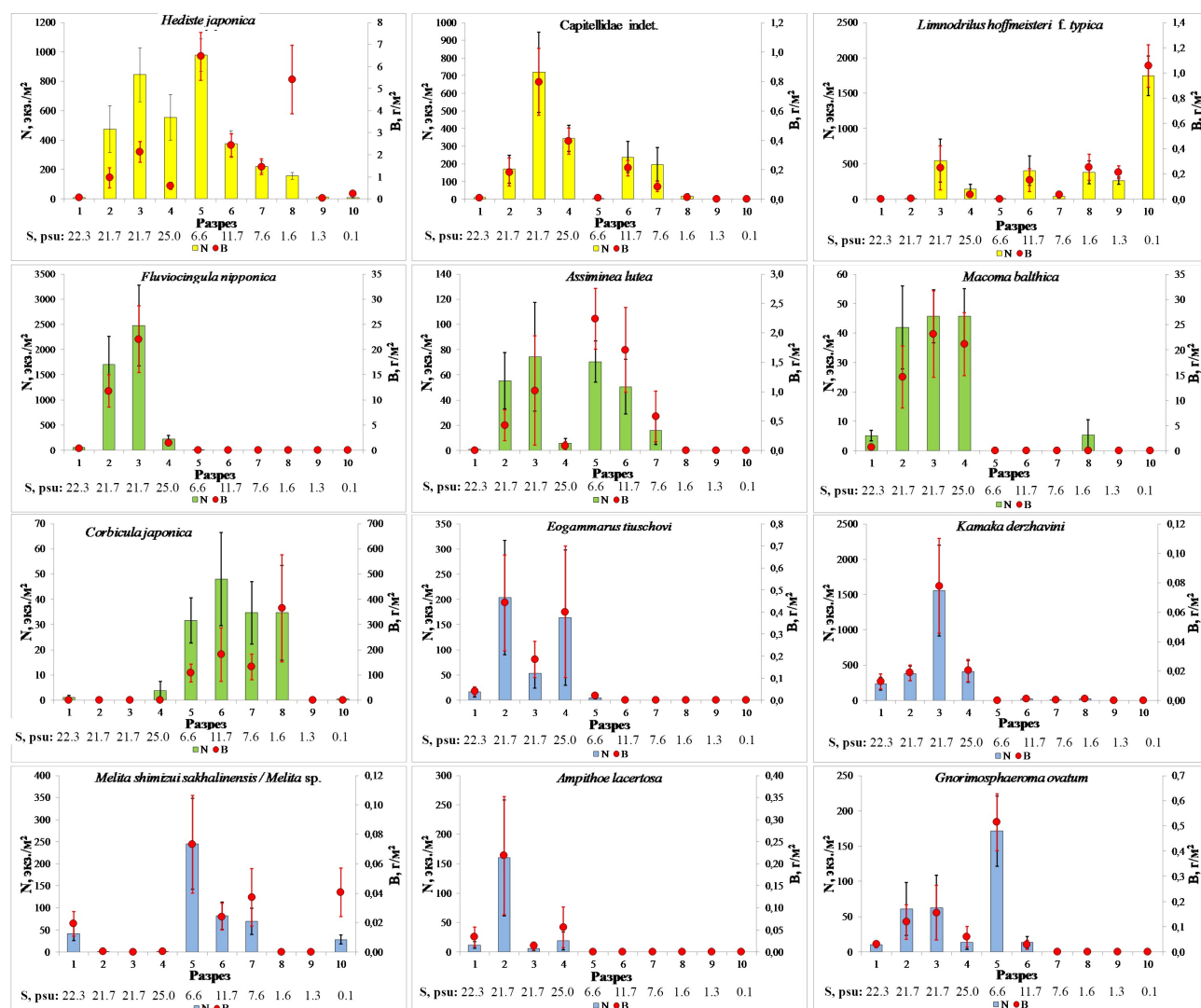


Рис. 5. Распределение массовых видов макрозообентоса вдоль эстуария реки Сусуя (Annelida — жёлтые; Mollusca — зелёные; Amphipoda — синие)

Fig. 5. Distribution of abundant macrozoobenthic species in the Susuya River estuary (Annelida, yellow; Mollusca, green; Amphipoda, blue)

Две группы видов находятся под влиянием сразу двух абиотических факторов — солёности и глубины. Первая группа, включающая массовые в устье реки и на прилежащих к нему разрезах виды полихет *Capitellidae*, гастроподу *F. nipponica* и амфиподу *Kamaka derzhavini* Gurjanova, 1951, показывает положительную связь с солёностью и отрицательную с глубиной, то есть биомасса этих видов растёт с увеличением солёности и уменьшением глубины (см. рис. 5). Вторая группа, представленная одним видом, *C. japonica*, демонстрирует противоположную зависимость — отрицательную связь с солёностью и положительную с глубиной (см. рис. 5).

Два вида — олигохета *L. hoffmeisteri* и краб *Er. japonica* — находятся далеко над плоскостью действия известных факторов среды. Оба широко распространены по эстуарию (см. рис. 5, 6). Для крабов такое распределение определяется биологическим показателем — особенностью жизненного цикла.

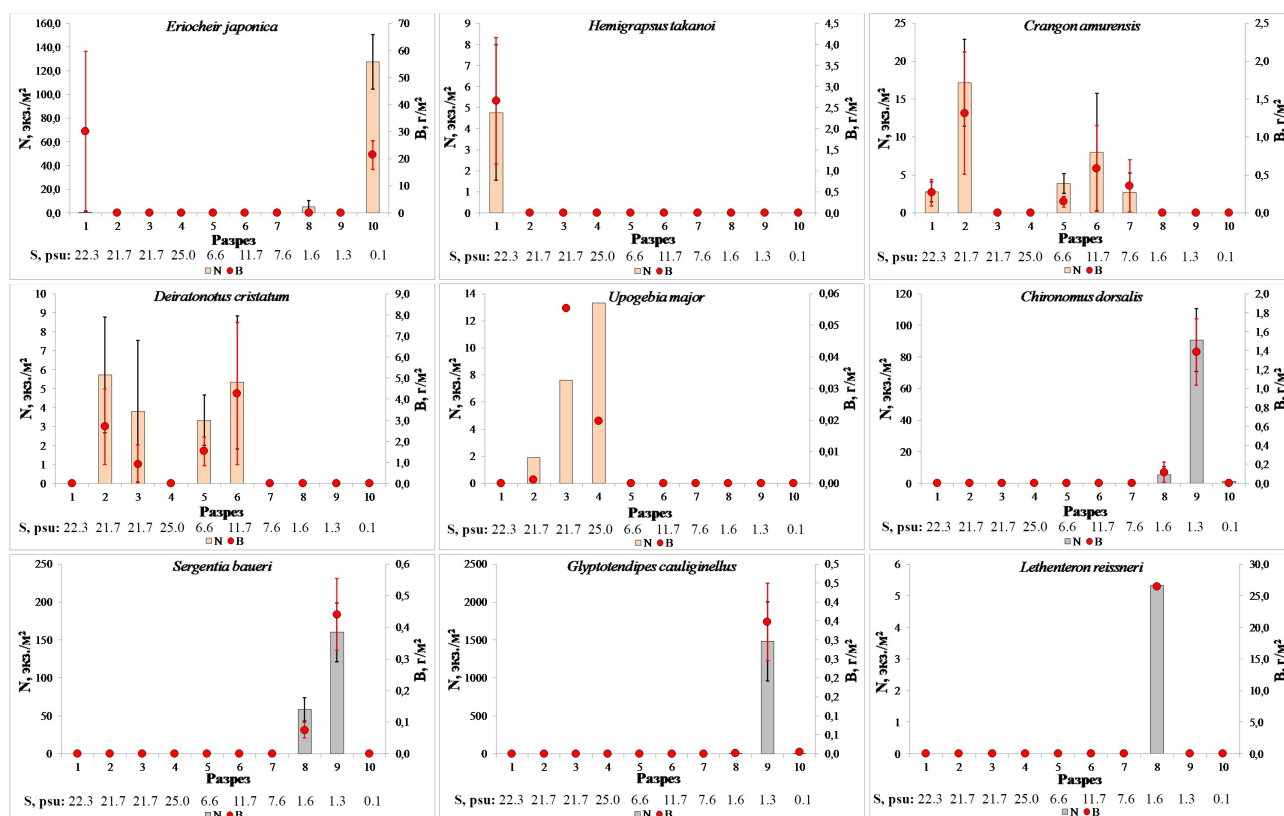


Рис. 6. Распределение массовых видов макрозообентоса вдоль эстуария реки Сусуя (Decapoda — светло-коричневый; Diptera — серый; Agnatha — серый)

Fig. 6. Distribution of abundant macrozoobenthic species in the Susuya River estuary (Decapoda, light brown; Diptera, grey; Agnatha, grey)

Прочие виды на 3D-плоте расположены близ центра осей (в области, близкой к нулевым значениям всех трёх ортогональных факторов). Следовательно, их распределение в эстуарии подчиняется иным закономерностям, нам неизвестным.

Трофическая характеристика. Всего несколько трофических групп из 11 обнаруженных формируют основу биомассы по отдельным разрезам (рис. 7). По представленности трофических групп весь эстуарий отчётливо разделяется на пять участков. Группа со смешанным типом питания — детритофаги, измельчители грубой органики и падальщики — доминирует в макрозообентосе на устьевом участке (94,9 % общей биомассы). Основу её биомассы формируют краб *H. takanoi* и взрослые особи *Er. japonica*, а также бокоплавы *E. tiuschovi* и *Eogammarus possjeticus* (Tzvetkova, 1967).

На протяжении 1,5 км от устья, на разрезах 2–4, наиболее значимыми трофическими группами являются собирающие детритофаги (46,6–82,6 % общей биомассы) и скоблильщики (5,9–45,1 %). Первые представлены двустворчатым моллюском *M. balthica* (41,2–80,7 %), полихетами Capitellidae, шримсом *Cr. amurensis*, бокоплавом *K. derzhavini*, изоподой *Gn. ovatum*, мизидой *N. awatschensis* и др. Скоблильщиками являются преимущественно эпифитные гастроподы *F. nipponica* (5,4–43,1 %) и *As. lutea*, амфипода *Am. lacertosa* и др.

Между разрезами 4 и 5 происходит очередная перестройка трофического облика макрозообентоса (см. рис. 7). На удалении от устья, в 3–7 км от него, на разрезах 5–8, основу биомассы формируют сестонофаги. Главным сестонофагом на этом участке эстуария является *C. japonica* (90,8–98,1 %). Резкий переход от одного типа

питания к другому соответствует положениям теории «маргинального фильтра» и средней за тёплый период позиции солёностного барьера в 5–9 PSU [Лисицын, 1994]. Выше по течению от этого солёностного барьера в воде отмечено большое количество взвешенного органического вещества, изымаемого сестонофагами; ниже барьера после процесса лавинной седиментации преобладает осаждённое на дно органическое вещество, доступное для детритофагов.

Выше олигогалинной зоны, в области действия δ -хорогалиникума, на разрезе 9, на плёсе, ведущая роль вновь переходит к детритофагам (87,5 % общей биомассы) при значительном вкладе грунтоедов (8,5 %). Основу биомассы детритофагов здесь формируют преимущественно хирономиды: *Ch. dorsalis*, *S. baueri*, *Gl. cauliginellus*, *P. albimanus*, *St. pictulus* и др. Грунтоеды представлены олигохетами *L. hoffmeisteri* и *Tubifex tubifex* (O. F. Müller, 1773).

В области речного переката, ограничивающего эстуарий сверху, трофическую структуру макрозообентоса определяет группа со смешанным типом питания — детритофаги, измельчители грубой органики и падальщики (92,0 % общей биомассы). Она представлена молодью краба *Er. japonica* (91,7 %) и амфиподой *Eogammarus kygi* (Derzhavin, 1923).

Все остальные трофические группы были малозначимы.

Заключение. В эстуарии реки Сусуя по распределению основных сообществ чётко выделяются пять зон: устьевая, нижеэстуарная полигалинно-мезогалинная, среднеэстуарная олигогалинная, верхнеэстуарная δ -хорогалинная и пресноводная.

Влияние солёности приводит к ограничению состава донных сообществ. С помощью кластерного анализа выделено 11 сообществ макрозообентоса, объединённых в пять типов: сообщество переката, ограничивающего эстуарий сверху (*Eriocheir japonica*), сообщества δ -хорогалинной зоны (*Chironomus dorsalis* + *Sergentia baueri* + *Glyptotendipes cauliginellus* и *Limnodrilus hoffmeisteri* + *Stictochironomus pictulus* + *Sergentia baueri*), сообщества среднеэстуарной олигогалинной зоны (*Corbicula japonica*, *Hediste japonica* и *Lethenteron reissneri*), сообщества нижеэстуарной полигалинно-мезогалинной зоны (*Fluviocingula nipponica* + *Macoma balthica* и *Macoma balthica*) и сообщество устья реки (*Hemigrapsus takanoi*). Сообщество уреза воды *Eogammarus tiuschovi* + *Hediste japonica* локализовано в устье реки и в полигалинно-мезогалинной зоне. Методами ординационного анализа сообщества *Corbicula japonica*, *Macoma balthica* и *Fluviocingula nipponica* + *Macoma balthica* идентифицируются как основные сообщества эстуария.

Основными факторами среды, влияющими на распределение ключевых видов макрозообентоса, выступают солёность воды и — в меньшей степени — глубина. Тип грунта не является определяющим фактором в зоне действия солёности.

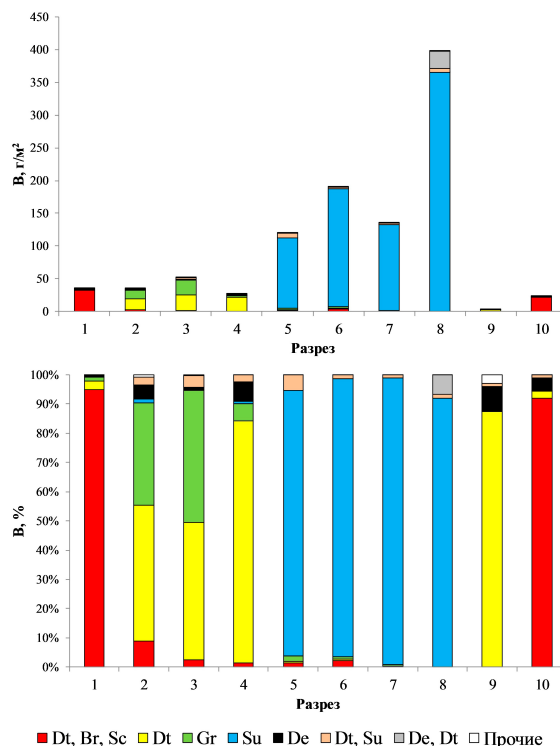


Рис. 7. Изменчивость биомассы (B , $\text{г}\cdot\text{м}^{-2}$) трофических групп макробентоса вдоль эстуария реки Сусуя (сокращения расшифрованы в примечании к табл. 1)

Fig. 7. Spatial distribution of the biomass (B , $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) of macrobenthic trophic groups across the Susuya River estuary (abbreviations are explained in the Table 1 note)

Разделение эстуария на пять зон наблюдается также по результатам анализа распределения трофических групп макробентоса. Основу биомассы макрозообентоса в устье реки формирует группа со смешанным типом питания — детритофаги, измельчители грубой органики и падальщики. В нижеэстуарной зоне наиболее значимыми трофическими группами являются собирающие детритофаги и скоблильщики. Сестонофаги определяют трофическую структуру среднеэстуарной олигогалинной зоны. В области действия δ -хорогалиникума ведущая роль вновь переходит к детритофагам при значительном вкладе грунтоедов. На речном перекате основу биомассы макробентоса формирует группа со смешанным типом питания — детритофаги, измельчители грубой органики и падальщики; она представлена молодью крабов и амфиподами.

Исследование не имело спонсорской поддержки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Аладин Н. В. Концепция относительности и множественности зон барьерных солёностей // *Журнал общей биологии*. 1988. Т. 49, № 6. С. 825–833. [Aladin N. V. The concept of relativity and plurality of barrier salinity zones. *Zhurnal obshchei biologii*, 1988, vol. 49, no. 6, pp. 825–833. (in Russ.)]
2. Аладин Н. В., Плотников И. С. Концепция относительности и множественности зон барьерных солёностей и формы существования гидросферы // *Труды Зоологического института РАН*. 2013. Т. 317, приложение S3. С. 7–21. [Aladin N. V., Plotnikov I. S. The concept of relativity and plurality of barrier salinity zones and forms of existence of the hydrosphere. *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN*, 2013, vol. 317, suppl. S3, pp. 7–21. (in Russ.)]
3. Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. *Продукционная гидробиология*. Санкт-Петербург : Наука, 2013. 339 с. [Alimov A. F., Bogatov V. V., Golubkov S. M. *Produktsionnaya gidrobiologiya*. Saint Petersburg : Nauka, 2013, 339 p. (in Russ.)]
4. Броцкая В. А., Зенкевич Л. А. Количественный учёт донной фауны Баренцева моря // *Труды ВНИРО*. 1939. Т. 4. С. 5–126. [Brotskaya V. A., Zenkevich L. A. Kolichestvennyi uchet donnoi fauny Barentseva morya. *Trudy VNIRO*, 1939, vol. 4, pp. 5–126. (in Russ.)]
5. Виленкин Б. Я., Виленкина М. Н. Дыхание водных беспозвоночных // *Итоги науки и техники. Серия «Зоология беспозвоночных»*. Москва : ВИНТИ АН СССР, 1979. Т. 6. 144 с. [Vilenkin B. Ya., Vilenkina M. N. Dykhanie vodnykh bespozvonochnykh. In: *Itogi nauki i tekhniki. Seriya "Zoologiya bespozvonochnykh"*. Moscow : VINITI AN SSSR, 1979, vol. 6, 144 p. (in Russ.)]
6. *Водная биота озера Тунайча (Южный Сахалин) и условия её существования* / ред. В. С. Лабай. Южно-Сахалинск : Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 2016. 240 с. [Water Biota of Tunaicha Lake (Southern Sakhalin) and Conditions of Its Dwelling / V. S. Labay (Ed.). Yuzhno-Sakhalinsk : Sakhalin Research Institute of Fisheries and Oceanography, 2016, 240 p. (in Russ.)]
7. *Водоёмы острова Сахалин: от лагун к озёрам* / В. С. Лабай, И. А. Атаманова, Д. С. Заварзин и др. ; [отв. ред. Г. В. Матюшков]. Южно-Сахалинск : Сахалинский областной краеведческий музей, 2014. 208 с. [Reservoirs of Sakhalin Island: From Lagoons to Lakes / V. S. Labay, I. A. Atamanova, D. S. Zavarzin, et al. ; [G. V. Matyushkov (Ed.)]. Yuzhno-Sakhalinsk : Sakhalinskii oblastnoi kraevedcheskii muzei, 2014, 208 p. (in Russ.)]
8. *Водотоки острова Сахалин: жизнь в текущей воде* / В. С. Лабай, Л. А. Живоглядова, А. В. Полтева и др. ; [отв. ред. Г. В. Матюшков]. Южно-Сахалинск : Сахалинский областной краеведческий музей, 2015. 236 с. [Watercourses of Sakhalin Island: Life in the Running Water / V. S. Labay, L. A. Zhivogljadova, A. V. Polteva, et al. ; [G. V. Matyushkov (Ed.)]. Yuzhno-Sakhalinsk : Sakhalinskii oblastnoi kraevedcheskii muzei, 2015, 236 p. (in Russ.)]
9. Голиков А. Н., Скарлато О. А., Табунков В. Д. Некоторые биоценозы верхних отделов шельфа Южного Сахалина и их распределение // *Биоценозы и фауна шельфа Южного Сахалина* : [сборник научных трудов] / отв. ред. А. Н. Голиков. Ленинград : Наука, Ленингр. отделение, 1985. С. 4–69. [Golikov A. N., Skarlato O. A., Tabunkov V. D. Nekotorye biotsenozы верхних отделов шельфа Южного Сахалина и их распределение // *Биоценозы и фауна шельфа Южного Сахалина* : [сборник научных трудов] / отв. ред. А. Н. Голиков. Ленинград : Наука, Ленингр. отделение, 1985. С. 4–69. [Golikov A. N., Skarlato O. A., Tabunkov V. D. Nekotorye biotsenozы

- verkhnikh otделov shel'fa Yuzhnogo Sakhalina i ikh raspredelenie. *Biotsenozy i fauna shel'fa Yuzhnogo Sakhalina* : [sbornik nauchnykh trudov] / A. N. Golikov (Ed.). Leningrad : Nauka, Leningr. otd-nie, 1985, pp. 4–69. (in Russ.)]
10. Голубков С. М. *Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых* / ред. А. Ф. Алимов. Санкт-Петербург : Зоологический институт РАН, 2000. 294 с. (Труды Зоологического института ; т. 284). [Golubkov S. M. *Funktsional'naya ekologiya lichinok amfibioteskich nasekomykh* / A. F. Alimov (Ed.) Saint Petersburg : Zoologicheskii institut RAN, 2000, 294 p. (Trudy Zoologicheskogo instituta ; vol. 284). (in Russ.)]
 11. Дюран Б., Оделл П. *Кластерный анализ* / пер. с англ. Е. З. Демиденко ; под ред. и с предисл. А. Я. Боярского. Москва : Статистика, 1977. 128 с. [Duran B. S., Odell P. L. *Cluster Analysis: A Survey* / transl. from Engl. by E. Z. Demidenko ; A. Ya. Boyarskii (Ed., Introd.). Moscow : Statistika, 1977, 128 p. (in Russ.)]
 12. Извекова Э. И. Питание хирономид // *Бентос Учинского водохранилища*. Москва : Наука, 1980. С. 72–101. (Труды Всесоюзного гидробиологического общества ; т. 23). [Izvekova E. I. Pitaniye khironomid. In: *Bentos Uchinskogo vodokhranilishcha*. Moscow : Nauka, 1980, pp. 72–101. (Trudy Vsesoyuznogo gidrobiologicheskogo obshchestva ; vol. 23). (in Russ.)]
 13. Калинина В. Н., Соловьев В. И. *Введение в многомерный статистический анализ* : учебное пособие для студентов всех специальностей. Москва : Государственный университет управления, 2003. 66 с. [Kalinina V. N., Soloviev V. I. *Vvedenie v mnogomernyi statisticheskii analiz* : uchebnoye posobie dlya studentov vsekh spetsial'nostei. Moscow : Gosudarstvennyi universitet upravleniya, 2003, 66 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/qirgcp>
 14. Кафанов А. И., Лабай В. С., Печенева Н. В. *Биота и сообщества макробентоса лагун Северо-Восточного Сахалина*. Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2003. 175 с. [Kafanov A. I., Labay V. S., Pecheneva N. V. *Biota and Macrobenthic Communities of the Northeast Sakhalin Lagoons*. Yuzhno-Sakhalinsk : SakhNIRO, 2003, 175 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/qkmhzj>
 15. Колпаков Н. В. *Эстуарные экосистемы северо-западной части Японского моря: структурно-функциональная организация и биоресурсы* / Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр. Владивосток : ТИНРО-Центр, 2018. 428 с. [Kolpakov N. V. *Estuarnye ekosistemy severo-zapadnoi chasti Yaponskogo morya: strukturno-funktsional'naya organizatsiya i bioresursy* / Tikhookeanskii nauchno-issledovatel'skii rybokhozyaistvennyi tsentr. Vladivostok : TINRO-Tsentr, 2018, 428 p. (in Russ.)]
 16. Колпаков Н. В., Семенкова Е. Г. *Японский мохнаторукий краб Приморья* / Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр. Владивосток : ТИНРО-Центр, 2012. 160 с. [Kolpakov N. V., Semenkova E. G. *Japanese Mitten Crab of Primorye*. Vladivostok : TINRO-Centre, 2012, 160 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/xmwntf>
 17. Константинов А. С. Питание личинок хирономид и некоторые пути повышения кормности водоёмов // *Труды VI совещания по проблемам биологии внутренних вод*. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1959. С. 260–269. [Konstantinov A. S. Pitaniye lichinok khironomid i nekotorye puti povysheniya kormnosti vodoemov. *Trudy VI soveshchaniya po problemam biologii vnutrennikh vod*. Moscow ; Leningrad : Izd-vo AN SSSR, 1959, pp. 260–269. (in Russ.)]
 18. Кузнецов А. П. *Фауна донных беспозвоночных прикамчатских вод Тихого океана и северных Курильских островов*. Москва : Изд-во АН СССР, 1963. 272 с. [Kuznetsov A. P. *Fauna donnykh bespozvonochnykh prikamchatskikh vod Tikhogo okeana i severnykh Kuril'skikh ostrovov*. Moscow : Izd-vo AN SSSR, 1963, 272 p. (in Russ.)]
 19. Лабай В. С. Реакция макрозообентоса лагунного озера Изменчивое (остров Сахалин) на прекращение водообмена с морем // *Биология моря*. 2009. Т. 35, № 3. С. 167–174. [Labay V. S. Response of macrozoobenthos of lagoon lake Izmenchivoye (Sakhalin Island) to the discontinuance of water exchange with the sea. *Biologiya morya*, 2009, vol. 35, no. 3, pp. 167–174. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/owkyiv>
 20. Лабай В. С., Корнеев Е. С., Абрамова Е. В., Березова О. Н., Водопьянова А. И., Костюченко К. М., Шарлай О. Б., Шпилько Т. С. Макрозообентос эстуария реки Сусуя (остров

- Сахалин): I. Гидрологическая характеристика эстуария, видовой состав и распределение макрозообентоса // *Морской биологический журнал*. 2024. Т. 9, № 4. С. 64–80. [Labay V., Korneev E., Abramova E., Berezova O., Vodop'janova A., Kostyuchenko K., Sharlay O., Shpilko T. Macrozoobenthos of the Susuya River estuary (Sakhalin Island): I. Hydrological characteristics of the estuary, species composition and distribution of macrozoobenthos. *Marine Biological Journal*, 2024, vol. 9, no. 4, pp. 64–80. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/afflnw>
21. Лабай В. С., Корнеев Е. С., Абрамова Е. В., Ушаков А. А., Ахмадеева Е. С. Макробентос эстуария типичной «лососёвой» реки острова Сахалин (на примере р. Мануй) // *Известия ТИНРО*. 2022. Т. 202, № 3. С. 640–660. [Labay V. S., Korneev E. S., Abramova E. V., Ushakov A. A., Akhmadeeva E. S. Macrozoobenthos in the estuary of a typical “salmon” river of Sakhalin Island (on example of the Manuy River). *Izvestiya TINRO*, 2022, vol. 202, no. 3, pp. 640–660. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2022-202-640-660>
 22. Лабай В. С., Курилова Н. В., Шпилко Т. С. Сезонная изменчивость макрозообентоса в лагуне с периодической связью с морем (озеро Птичье, Южный Сахалин) // *Зоологический журнал*. 2016. Т. 95, № 5. С. 524–539. [Labay V. S., Kurilova N. V., Shpilko T. S. Seasonal variability of macrozoobenthos in a lagoon with periodic connection to the sea (Lake Ptychje, Southern Sakhalin). *Zoologicheskii zhurnal*, 2016, vol. 95, no. 5, pp. 524–539. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0044513416050068>
 23. Лисицын А. П. Маргинальный фильтр океанов // *Океанология*. 1994. Т. 34, № 5. С. 735–747. [Lisitsyn A. P. A marginal filter of the oceans. *Okeanologiya*, 1994, vol. 34, no. 5, pp. 735–747. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/yjgohj>
 24. Сафьянов Г. А. *Эстуарии*. Москва : Мысль, 1987. 189 с. [Saf'yanov G. A. *Estuarii*. Moscow : Mysl', 1987, 189 p. (in Russ.)]
 25. Хлебович В. В. *Критическая солёность биологических процессов*. Ленинград : Наука, 1974. 236 с. [Khlebovich V. V. *The Critical Salinity of Biological Processes*. Leningrad : Nauka, 1974, 236 p. (in Russ.)]
 26. Хлебович В. В. Критическая солёность и хориалиникум: современный анализ понятий // *Биология солоноватых вод*. Ленинград : ЗИН АН СССР, 1989. С. 5–11. (Труды Зоологического института АН СССР ; т. 196). [Khlebovich V. V. Kriticheskaya solenost' i khorogalinikum: sovremennyi analiz ponyatii. In: *Biologiya solonovatykh vod*. Leningrad : ZIN AN SSSR, 1989, pp. 5–11. (Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR ; vol. 196). (in Russ.)]
 27. Явнов С. В., Раков П. В. *Корбикула*. Владивосток : ТИНРО-Центр, 2002. 145 с. [Yavnov S. V., Rakov P. V. *Korbikula*. Vladivostok : TINRO-Tsentr, 2002, 145 p. (in Russ.)]
 28. Baba K., Tada M., Kawajiri T., Kuwahara Y. Effects of temperature and salinity on spawning of the brackish water bivalve *Corbicula japonica* in Lake Abashiri, Hokkaido, Japan. *Marine Ecology Progress Series*, 1999, vol. 180, pp. 213–221. <https://doi.org/10.3354/meps180213>
 29. Czekanowski J. Zur differential Diagnose der Neandertalgruppe. *Korrespondenzblatt der Deutschen Gesellschaft für Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte*, 1909, Bd 40, S. 44–47.
 30. Kanaya G., Takagi Sh., Kikuchi E. Spatial dietary variations in *Laternula marilina* (Bivalva) and *Hediste* spp. (Polychaeta) along environmental gradients in two brackish lagoons. *Marine Ecology Progress Series*, 2008, vol. 359, pp. 133–144. <https://doi.org/10.3354/meps07356>
 31. Macdonald T. A., Burd B. J., Macdonald V. I., van Roodselaar A. Taxonomic and feeding guild classification for the marine benthic macroinvertebrates of the Strait of Georgia, British Columbia. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2010, no. 2874, 63 p.
 32. Meire P. M., Dereu J. Use of the abundance/biomass comparison method for detecting environmental stress: Some considerations based on intertidal macrozoobenthos and bird communities. *Journal of Applied Ecology*, 1990, vol. 27, no. 1, pp. 210–223. <https://doi.org/10.2307/2403579>
 33. Nielsen A. M., Eriksen N. T., Iversen J. J. L., Riisgård H. U. Feeding, growth and respiration in the polychaetes *Nereis diversicolor* (facultative filter-feeder) and *N. virens* (omnivorous) – a comparative study. *Marine Ecology Progress Series*, 1995, vol. 125, pp. 149–158. <https://doi.org/10.3354/meps125149>

34. Riisgård H. U. Suspension feeding in the polychaete *Nereis diversicolor*. *Marine Ecology Progress Series*, 1991, vol. 70, pp. 29–37. <https://doi.org/10.3354/meps070029>
35. Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. *Biologiske Skrifter/Kongelige Danske Videnskabernes Selskab*, 1948, Bd 5, no. 4, S. 1–34.
36. Shannon C. E. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal*, 1948, vol. 27, iss. 3, pp. 379–423. <https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x>
37. Shannon C. E., Weaver W. *The Mathematical Theory of Communication*. Vol. 1. Urbana, IL : University of Illinois Press, 1949, 117 p.
38. Toba Y., Sato M. Filter-feeding behavior of three Asian *Hediste* species (Polychaeta: Nereididae). *Plankton and Benthos Research*, 2013, vol. 8, iss. 4, pp. 159–165. <https://doi.org/10.3800/pbr.8.159>
39. Vedel A., Riisgård H. U. Filter-feeding in the polychaete *Nereis diversicolor*: Growth and bioenergetics. *Marine Ecology Progress Series*, 1993, vol. 100, pp. 145–152. <https://doi.org/10.3354/meps100145>
40. Warwick R. M. A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Marine Biology*, 1986, vol. 92, iss. 4, pp. 557–562. <https://doi.org/10.1007/BF00392515>

MACROZOOBENTHOS OF THE SUSUYA RIVER ESTUARY (SAKHALIN ISLAND): II. BOTTOM COMMUNITIES AND DISTRIBUTION OF KEY SPECIES

**V. Labay, E. Korneev, E. Abramova, O. Berezova, A. Vodop'janova,
K. Kostyuchenko, O. Sharlay, and T. Shpilko**

Sakhalin Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (SakhNIRO),
Yuzhno-Sakhalinsk, Russian Federation
E-mail: v.labaj@yandex.ru

Communities of macrozoobenthos and their characteristics in river estuaries of Sakhalin Island have not been studied properly. The composition of bottom communities in most estuaries of short rivers on the island is very limited in contrast with that of estuaries of other rivers in the Russian Far East. The Susuya River estuary – a full-sized one compared to estuaries of small rivers of the island – was surveyed in September 2022. The aim of the work is to describe major patterns of distribution of bottom communities, their structure, key species, and trophic characteristics of macrozoobenthos along the salinity gradient in the full-size Susuya River estuary on Sakhalin Island. Bottom communities of the estuary were identified by cluster and ordination analysis. The main communities, trophic characteristics, and distribution features of key macrozoobenthic species along the Susuya River estuary are described. Data on major patterns of distribution of macrozoobenthic communities, key species, and trophic groupings in the Susuya River estuary are provided. In total, 11 communities of macrozoobenthos were identified and united into five types: a community of the riffle separating the estuary from above, communities of the δ -chorohaline zone, communities of the middle estuary oligohaline zone, communities of the lower estuary polyhaline–mesohaline zone, and a community of the river mouth. The community of the water's edge is confined to the river mouth and to the polyhaline–mesohaline zone. The main communities of the estuary are *Corbicula japonica*, *Macoma balthica*, and *Fluviocingula nipponica* + *Macoma balthica*. Environmental factors most affecting the distribution of key macrozoobenthic species are the water salinity and, to a lesser extent, the depth. The type of sediment is not a determining factor.

Keywords: estuary, macrozoobenthos, bottom community, trophic characteristics, Sakhalin Island

УДК 582.261.1-152.632.3(262.5.04)

БЕНТОСНЫЕ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (BACILLARIOPHYTA): РАЗНООБРАЗИЕ И ИЕРАРХИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ТАКСОЦЕНОВ НА РЫХЛЫХ ГРУНТАХ БУХТЫ КРУГЛАЯ (ЧЁРНОЕ МОРЕ, КРЫМ)

© 2025 г. **Е. Л. Неврова**

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

E-mail: el_nevrova@mail.ru

Поступила в редакцию 04.10.2024; после доработки 18.02.2025;
принята к публикации 12.08.2025.

Бухта Круглая, или бухта Омега, имеет большое рекреационное значение в связи со своим внутренним расположением в регионе Севастополя, протяжённой пляжной зоной и мелководной акваторией с песчаным дном. Эти особенности определяют необходимость контроля состояния морской биоты. Целью работы стало выявление видового богатства и иерархической структуры таксоценов бентосных диатомовых водорослей (Bacillariophyta) в недостаточно изученной ранее бухте Круглая и сравнительный анализ с прибрежными биотопами Крыма, находящимися под антропогенным влиянием различного уровня. По результатам пробоотбора 2004 г. исследовано видовое богатство бентосных диатомовых водорослей бухты Круглая и проанализировано таксономическое разнообразие на основе флористических и формализованных методов с использованием индексов таксономической отличительности TaxDI (AvTD и VarTD). Выявлено 264 вида и внутривидовых таксона донных диатомовых водорослей, представленных 256 видами, 73 родами, 35 семействами, 21 порядком и 3 классами. Обнаружено 70 видов и 5 родов, ранее отмеченных нами как новые для флоры Bacillariophyta северного шельфа Чёрного моря, а также 5 видов, описанных нами ранее как новые для науки. Наибольшее сходство видового состава зарегистрировано как между биотопами с наименьшим уровнем техногенного воздействия (бухта Омега — бухта Двукорная и бухта Омега — бухта Ласпи), так и между акваториями, сильно загрязнёнными техногенными поллютантами (Севастопольская бухта — бухта Карантинная и Севастопольская бухта — Балаклавская бухта), независимо от их удалённости и различий в гидрологических и гидрофизических условиях. Таксоцены Bacillariophyta сильно загрязнённых полигонов характеризуются невысоким богатством видов и большой долей моно- и олиговидовых ветвей вследствие редуцирования низкорезистентных к поллютантам таксонов. Показатели AvTD превышают среднеожидаемый уровень для черноморской флоры Bacillariophyta. В условно чистых акваториях таксоцены диатомовых водорослей характеризуются высоким видовым богатством, большим количеством поливидовых ветвей и малой долей моно- и олиговидовых ветвей, агрегирующихся на разных уровнях иерархического дерева. Значения AvTD находятся ниже среднеожидаемого уровня для флоры диатомовых водорослей Чёрного моря. Особенности структуры таксоценов Bacillariophyta сравниваемых полигонов обусловлены видоспецифической реакцией различных таксонов на сочетанные факторы влияния среды. Использование TaxDI при анализе таксономического разнообразия Bacillariophyta позволяет статистически достоверно оценивать состояние морских прибрежных акваторий с различным статусом загрязнения.

Ключевые слова: бухта Омега, TaxDI, видовое богатство, антропогенное воздействие

В комплексе бухт города Севастополя бухта Круглая, или бухта Омега, обладает высокой рекреационной ценностью вследствие своего расположения в городской черте, песчаного мелководного дна и отсутствия промышленных объектов на прилегающей территории. На её берегах находятся обширный пляж и множество кафе, зон отдыха и пансионатов, что подвергает акваторию бухты антропогенной нагрузке и актуализирует необходимость мониторинга состояния морской биоты. Основными задачами контроля за прибрежной экосистемой являются инвентаризация и анализ разнообразия биоты, по результатам которых возможно отследить изменения морской среды. Важным звеном в прибрежных экосистемах служат бентосные диатомовые водоросли (Bacillariophyta). Оценка их видового богатства необходима для биоиндикации и анализа состояния водной среды [Барина и др., 2006; Blanco et al., 2012; Borja et al., 2013; Keck et al., 2016; Stenger-Kovács et al., 2016; Tokatli et al., 2020]. Изучение разнообразия бентосных диатомовых водорослей приобретает особое значение вследствие усиления техногенного загрязнения и антропогенного влияния на шельфе Чёрного моря, что ведёт к изменению структуры таксоценов и к уменьшению видового богатства Bacillariophyta [Неврова, 2022; Петров, Неврова, 2004; Петров и др., 2005; Руководство, 2015; Petrov, Nevrova, 2007; Petrov et al., 2010]. Для выявления различных аспектов таксономического разнообразия Bacillariophyta необходимы обобщение результатов и комплексный анализ на основе флористических и формализованных методов. В связи с этим целью нашей работы стало проведение сравнительной оценки с помощью индексов таксономической отличительности TaxDI (taxonomic distinctness indices) [Неврова, 2022; Warwick, Clarke, 1998, 2001] современного состояния разнообразия и иерархической структуры таксоценов бентосных диатомовых водорослей в недостаточно изученной ранее бухте Круглая и в прибрежных местообитаниях Крыма с различным статусом техногенного загрязнения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Бентосные диатомовые водоросли исследованы на полигоне в бухте Омега, расположенной в северо-западной части региона города Севастополя и входящей в систему севастопольских бухт (рис. 1). Берега бухты невысокие и пологие, сложены из сарматских известняков и слоёв мергеля, классифицируются как абразионно-аккумулятивные, с чередованием абразионно-эрозионных и аккумулятивных участков выровненного берега [Агаркова-Лях, Лях, 2019; Игнатов и др., 2014]. Средние значения глубины в кутовой части бухты составляют примерно 0,5–1 м, в центральной её части — 5 м, в устьевой части — 16 м. Донные грунты сложены в основном илами и мелкозернистым песком, а также битой и цельной ракушкой [Зенкович, 1960]. По сравнению с открытым побережьем, акватория бухты характеризуется спокойным волновым режимом, что обусловлено её закрытым типом и сужением устьевой части. Бухта Круглая имеет протяжённость около 1 км. Она характеризуется относительно слабым водообменом и мелководностью, вследствие чего в летний сезон вода быстро нагревается. Поскольку берега бухты Омега являются одним из наиболее популярных пляжей города Севастополя и на её побережье расположены многочисленные объекты туристической инфраструктуры, в летний сезон акватория подвержена интенсивной рекреационной нагрузке, что обуславливает необходимость контроля состояния биоты.

Биоматериал отобран в ходе комплексной съёмки отдела экологии бентоса ИнБЮМ 28.07.2004 на песчано-илистых грунтах акватории бухты Омега (44°35'N, 33°26'E), на глубине от 1,5 до 16 м. Всего обработано 10 проб донных диатомовых водорослей с пяти станций. В ходе ранее осуществлённого прогноза видового богатства диатомовых водорослей в зависимости от количества обработанных проб на полигоне со сходными биотопическими условиями было выявлено: при анализе только одной станции возможно отметить примерно 35 % общего количества видов, при анализе пяти станций — около 80 % [Petrov, Nevrova, 2013, 2014]. Предварительные

результаты изучения видового богатства диатомовых водорослей бухты Омега изложены в монографии [Неврова, 2022]; в данной же работе с привлечением дополнительного иллюстративного материала дискутируются новые исследования и проводится дальнейший сравнительный анализ иерархического разнообразия Bacillariophyta в иных биотопах крымского побережья.

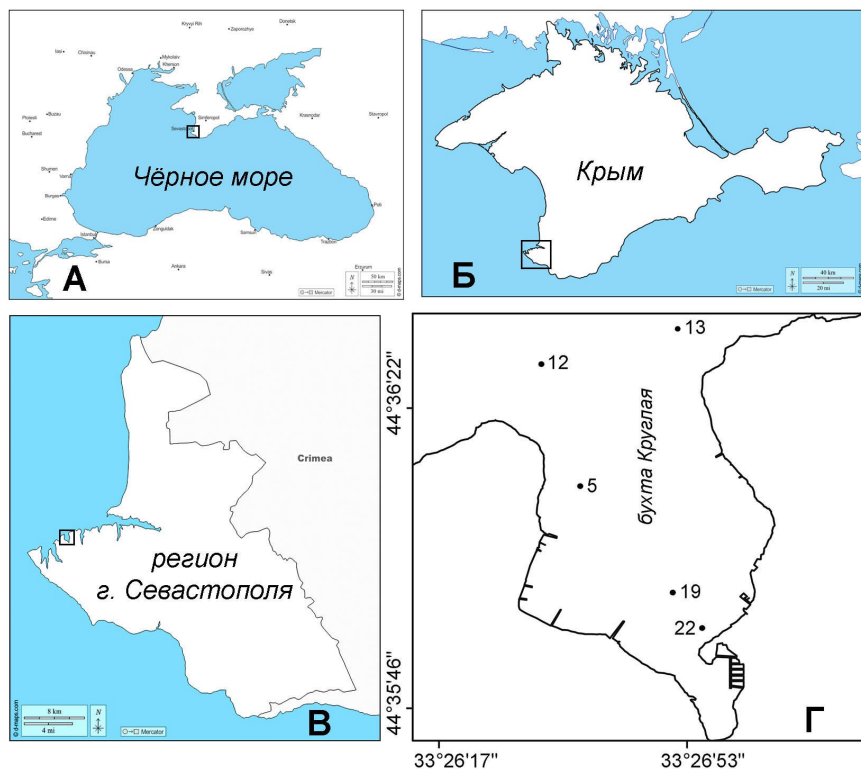


Рис. 1. Карта района работ: А — Чёрное море; Б — Крымский полуостров; В — Севастопольский регион; Г — схема станций отбора проб в бухте Омега

Fig. 1. Map of the study area: А, the Black Sea; Б, the Crimean Peninsula; В, the Sevastopol region; Г — схема станций отбора проб в бухте Омега

Карта района пробоотбора компилирована с сайтов <https://d-maps.com/> [2024] и <https://www.sasgis.org/> [2023], затем отредактирована с помощью программ SAS.Планета и Adobe Photoshop (рис. 1).

Биоматериал получен легководолазом путём отбора мейобентосной трубкой ($S = 15,9 \text{ м}^2$) верхнего слоя рыхлых донных отложений. Далее субстрат подвергнут 20-минутному ультразвуковому воздействию с целью отделения эпипелона и эпипсаммона. Постоянные препараты для светового и сканирующего электронного микроскопов (далее — СМ и СЭМ соответственно) изготовлены по общепринятой методике, подробно изложенной в [Неврова, 2022].

Микрофотографирование створок и идентификация видов каждой пробы проведены на постоянных препаратах под СМ Nikon Eclipse E600 с объективом PlanAPO $\times 100$ и цифровой камерой Nikon DS-Fi1 (Институт морских наук при Щецинском университете, Польша) автором работы. Ультраструктурное микрофотографирование выполнили на СЭМ Hitachi S-4500 (Япония) (Франкфуртский университет имени И.-В. Гёте, Германия) профессор Х. Ланге-Берталот и инженер-магистр М. Руппель, а также на СЭМ Hitachi SU3500 (Япония) (ФИЦ ИнБЮМ, Севастополь) — автор работы и начальник лаборатории микроскопии В. Н. Лишаев.

Препараты для СМ хранятся в отделе экологии бентоса ФИЦ ИнБЮМ в коллекции Е. Л. Невровой и частично — в отделе палеоокеанологии Института морских наук в коллекции профессора А. Витковски. Препараты для СЭМ хранятся во Франкфуртском университете имени И.-В. Гёте в коллекции профессора Х. Ланге-Берталот и частично — в ФИЦ ИнБЮМ в коллекции Е. Л. Невровой.

Для работы использованы определители [Гусяков и др., 1992; Прошкина-Лавренко, 1963; Levkov, 2009; Witkowski et al., 2000], а также многие другие публикации. Систематическое положение донных диатомовых водорослей приведено в соответствии с [Round et al., 1990] с дополнениями [Гусяков и др., 1992; AlgaeBase, 2024; Catalogue of Diatom Names, 2011; Nevrova et al., 2013; Witkowski et al., 2000 и др.]. Номенклатурные названия указаны согласно International Plant Names Index [2024].

Морфометрические измерения клеток Bacillariophyta выполнены с помощью программы ImageJ (v1.4.3.67) [2025].

В летний период в придонном слое воды бухты Омега ранее отмечены высокие значения концентрации аммонийного азота, фосфора и нитратов, а также БПК₅ (биохимического потребления кислорода) [Павлова и др., 2001]. Донные грунты бухты характеризуются слабым загрязнением техногенными поллютантами, поступающими только с ливневыми стоками, но при этом высоким содержанием нитратов аммония, фосфора и большими значениями БПК₅, в некоторых точках примерно в 10 раз превосходящими таковые в открытых акваториях [Миронов и др., 2003]. В жаркий летний период интенсивная рекреационная нагрузка в акватории бухты приводит к дефициту кислорода в придонной воде и в верхнем слое донных отложений. Тем не менее по уровню техногенного загрязнения бухту Круглая можно отнести к условно чистым акваториям, аналогично бухтам Двужкорная и Ласпи, в отличие от сильно загрязнённых бухт Карантинная, Севастопольская и Балаклавская, где средние значения содержания в рыхлых донных отложениях тяжёлых металлов и органических поллютантов превышают фоновые показатели в 2–10 раз [Неврова, 2022]. Вышеуказанные акватории были выбраны для сравнительного анализа именно по критерию уровня загрязнения.

Иерархическая структура таксонов диатомовых водорослей в бухте Круглая и в иных районах крымского побережья Чёрного моря проанализирована с помощью программы PRIMER v6 [Clarke, Gorley, 2006] с применением TaxDI. Методика расчётов индекса средней таксономической отличительности AvTD (average taxonomic distinctness index, Δ^+) и его вариабельности VarTD (variation in taxonomic distinctness index, Δ^+) изложена в работах [Неврова, 2022; Warwick, Clarke, 1998, 2001].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовое богатство диатомовых водорослей бентоса в бухте Омега. В таксоцене бентосных Bacillariophyta обнаружено 264 вида и внутривидовых таксона (далее — BBT), представленных 256 видами, 73 родами, 35 семействами, 21 порядком и 3 классами (табл. 1).

Таблица 1. Диатомовые водоросли бентоса рыхлых грунтов в бухте Омега

Table 1. Benthic diatoms on soft bottom off the Omega Bay

Таксон	Виды
Класс	<i>Actinocyclus subtilis</i> (W. Greg.) Ralfs; <i>Amphitetras antediluvianum</i> Ehrenb.; <i>Auliscus sculptus</i> (W. Sm.) Ralfs; <i>Biddulphia rostrata</i> var. <i>alata</i> Proschk.-Lavr.; <i>Coscinodiscus radiatus</i> Ehrenb.; <i>Cyclotella choctawhatcheeana</i> Prasad*; <i>C. comensis</i> Grunow; <i>C. meneghiniana</i> Kütz.; <i>C. operculata</i> (C. Agardh) Kütz.; <i>Dimeregramma fulvum</i> (W. Greg.) Ralfs; <i>D. minor</i> (W. Greg.) Ralfs; <i>Glyphodesmis distans</i> (W. Greg.) Grunow; <i>Hyalodiscus scoticus</i> (Kütz.) Grunow; <i>Paralia sulcata</i> (Ehrenb.) Cleve; <i>Plagiogramma</i> sp.; <i>Puncticulata radiosa</i> (Lemmerm.) Håk.; <i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grunow; <i>Thalassiosira eccentrica</i> (Ehrenb.) Cleve; <i>T. parva</i> Proschk.-Lavr.; <i>T. parvula</i> I. V. Makarova
Coscinodiscophyceae	
Порядки — 6	
Семейства — 8	
Роды — 14	
Виды — 20	
Виды и BBT — 20	

Продолжение на следующей странице...

Таксон	Виды
Класс Fragilariophyceae Порядки — 7 Семейства — 7 Роды — 11 Виды — 18 Виды и ВБТ — 18	<i>Ardissonea baculus</i> (W. Greg.) Grunow; <i>A. crystallina</i> (C. Agardh) Grunow; <i>Fragilaria</i> sp. 1; <i>Grammatophora marina</i> (Lyngbye) Kütz.; <i>G. oceanica</i> Ehrenb.; <i>Hyalosira aberrans</i> (Giffen) Navarro*; <i>Licmophora abbreviata</i> C. Agardh; <i>L. gracilis</i> (Ehrenb.) Grunow; <i>Microtabella delicatula</i> (Kütz.) Round; <i>Opephora krumbeinii</i> Witkowski, Witak et Stachura*; <i>O. marina</i> (W. Greg.) Petit; <i>O. mutabilis</i> (Grunow) Sabbe et Vyverman*; <i>O. pacifica</i> (Grunow) Petit*; <i>Psammodiscus nitidus</i> (W. Greg.) Round et D. G. Mann; <i>Rhabdonema minutum</i> Kütz.; <i>Tabularia gaillonii</i> (Bory) Bukht.; <i>T. tabulata</i> (C. Agardh) P. J. M. Snoeijs; <i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grunow) Mereschk.
Класс Bacillariophyceae Порядки — 8 Семейства — 20 Роды — 48 Виды — 217 Виды и ВБТ — 226	<i>Achnanthes brockmannii</i> Hust.; <i>A. longipes</i> C. Agardh; <i>A. fimbriata</i> (Grunow) R. Ross; <i>Achnanthes</i> sp. O1; <i>Achnanthidium glyphos</i> Riaux-Gob., Compère et Witkowski*; <i>Amphora acuta</i> W. Greg.; <i>A. arcus</i> W. Greg.; <i>A. bigibba</i> Grunow ex A. Schmidt; <i>A. caroliniana</i> Giffen; <i>A. cf. abludens</i> Simonsen*; <i>A. crassa</i> W. Greg.; <i>A. cuneata</i> Cleve; <i>A. exigua</i> W. Greg.; <i>A. exilitata</i> Giffen*; <i>A. graeffeana</i> Hendey; <i>A. helenensis</i> Giffen*; <i>A. laevis</i> W. Greg.; <i>A. lineolata</i> Ehrenb.; <i>A. marina</i> W. Sm.; <i>A. obtusa</i> W. Greg.; <i>A. ocellata</i> Donkin; <i>A. ostrearia</i> Bréb.; <i>A. proteus</i> W. Greg.; <i>A. staurophora</i> Jählin-Dannfelt; <i>A. subacutiuscula</i> Schoemann; <i>A. wisei</i> (Salah) Simonsen; <i>Amphora</i> sp. O1; <i>Amphora</i> sp. O2; <i>Aneumastus</i> sp. 1; <i>Anorthoneis excentrica</i> (Donkin) Grunow; <i>Astartiella bahusiensis</i> (Grunow) Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin*; <i>Astartiella</i> sp. O1; <i>Bacillaria paxillifera</i> (O. F. Müll.) Hendey; <i>Berkeleya scopulorum</i> (Bréb. et Kütz.) E. J. Cox; <i>Biremis ambigua</i> (Cleve) D. G. Mann; <i>B. lucens</i> (Hust.) Sabbe, Witkowski et Vyverman*; <i>B. ridicula</i> (Giffen) D. G. Mann*; <i>Caloneis densestriata</i> (Proschk.-Lavr.) Gusl.; <i>C. liber</i> (W. Sm.) Cleve; <i>Campylodiscus parvulus</i> W. Sm.; <i>C. thuretii</i> Bréb.; <i>Campylodiscus</i> sp. 1; <i>Catenula adhaerens</i> Mereschk.; <i>Chamaepinnularia alexandrowiczii</i> Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin*; <i>Chamaepinnularia</i> cf. <i>alexandrowiczii</i> Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin; <i>Ch. clamans</i> (Hust.) Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin*; <i>Ch. margaritana</i> (Witkowski) Witkowski*; <i>Ch. truncata</i> (König) Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin*; <i>Climaconeis inflexa</i> (Bréb. ex Kütz.) E. J. Cox; <i>Cocconeopsis breviata</i> (Hust.) Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin*; <i>C. fraudulenta</i> (A. W. F. Schmidt) Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin*; <i>C. patrickae</i> (Hust.) Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin*; <i>Cocconeis crispa</i> Edsberg*; <i>C. clandestina</i> A. W. F. Schmidt*; <i>C. diminuta</i> Pant.*; <i>C. dirupta</i> var. <i>flexella</i> (Janisch et Rabenh.) Grunow; <i>C. discrepans</i> A. W. F. Schmidt*; <i>C. distans</i> W. Greg.; <i>C. engelbrechtii</i> Chlonokey; <i>C. euglypta</i> Ehrenb.; <i>C. guttata</i> Hust. et Aleem*; <i>C. molesta</i> var. <i>crucifera</i> Grunow; <i>C. pediculus</i> Ehrenb.; <i>C. pelta</i> A. W. F. Schmidt*; <i>C. peltoides</i> Hust.*; <i>C. placentula</i> Ehrenb.; <i>C. pseudocostata</i> Romero*; <i>C. scutellum</i> Ehrenb.; <i>C. scutellum</i> var. <i>parva</i> (Grunow) Cleve; <i>C. speciosa</i> W. Greg.; <i>C. stauroneiformis</i> (Rabenh.) Okuno; <i>Cocconeis</i> sp. O1; <i>Cocconeis</i> sp. O2; <i>Cocconeis</i> sp. 5W; <i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenb.) Reimann et Lewin; <i>Dickieia resistans</i> Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin; <i>D. subinflata</i> (Grunow ex Cleve et J. D. Möller) D. G. Mann; <i>Diploneis bombus</i> (Ehrenb.) Cleve-Euler ex Backman et Cleve-Euler; <i>D. chersonensis</i> (Grunow) Cleve; <i>D. coffaeiformis</i> (A. W. F. Schmidt) Cleve*; <i>D. crabro</i> Ehrenb.; <i>D. didyma</i> Ehrenb.; <i>D. fusca</i> (W. Greg.) Cleve; <i>D. notabilis</i> (Grev.) Cleve; <i>D. notabilis</i> var. <i>tenera</i> Proschk.-Lavr.; <i>D. rex</i> Droop; <i>D. smithii</i> (Bréb.) Cleve; <i>D. smithii</i> var. <i>pumila</i> (Grunow) Hust.; <i>D. stroemii</i> Hust.*; <i>D. suborbicularis</i> (W. Greg.) Cleve; <i>D. vacillans</i> (A. W. F. Schmidt) Cleve; <i>D. vetula</i> (A. W. F. Schmidt) Cleve*; <i>Diploneis</i> sp. 1F; <i>Diploneis</i> sp. 1VS; <i>Entomoneis gigantea</i> var. <i>sulcata</i> (O'Meara) Gusl.; <i>Eolimna</i> sp. 2O*; <i>Fallacia cassubiae</i> Witkowski; <i>F. escorialis</i> (Simonsen) Sabbe et Vyverman*; <i>F. florinae</i> (Moeller) Witkowski*; <i>F. forcipata</i> (Grev.) A. Stickle et D. G. Mann; <i>F. margino-punctata</i> Sabbe et Vyverman*; <i>F. ny</i> (Cleve) D. G. Mann*; <i>F. oculiformis</i> (Hust.) D. G. Mann*; <i>F. schaeferae</i> (Hust.) D. G. Mann*; <i>F. subforcipata</i> (Hust.) D. G. Mann; <i>Fallacia</i> sp. 1F; <i>Fallacia</i> sp. 9O; <i>Gyrosigma attenuatum</i> (Kütz.) Cleve; <i>Halamphora acutiuscula</i> (Kütz.) Levkov; <i>H. angularis</i> (W. Greg.) Levkov; <i>H. coffaeiformis</i> (C. Agardh) Levkov; <i>H. eunotia</i> (Cleve) Levkov; <i>H. tenerrima</i> (Aleem et Hust.) Levkov*; <i>H. turgida</i> (W. Greg.) Levkov; <i>Hantzschia amphioxys</i> f. <i>capitata</i> O. Müll.; <i>H. marina</i> Donkin*; <i>H. virgata</i> (Roper) Grunow*; <i>Hantzschia</i> cf. 177-1; <i>Hantzschia</i> sp. O1; <i>Hippodonta</i> sp. 2; <i>Hippodonta</i> sp. 3; <i>Hippodonta</i> sp. 6; <i>Hippodonta</i> sp. 9; <i>Hippodonta</i> sp. O1; <i>Karayevia amoena</i> (Hust.) Bukht.; <i>Lunella ghalebii</i> Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin*; <i>Lyrella abruptapontica</i> Nevrova, Witkowski,

Продолжение на следующей странице...

Таксон	Виды
	Kulikovskiy & Lange-Bert.; <i>L. atlantica</i> (A. W. F. Schmidt) D. G. Mann; <i>L. barbara</i> (Heiden) D. G. Mann*; <i>L. clavata</i> (W. Greg.) D. G. Mann; <i>L. dilatata</i> (A. W. F. Schmidt) Nevrova, Witkowski, Kulikovskiy et Lange-Bert.**; <i>L. fogedii</i> Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin*; <i>L. hennedyi</i> (W. Sm.) A. Stickle et D. G. Mann; <i>L. karayevae</i> Nevrova, Witkowski, Kulikovskiy et Lange-Bert.**; <i>L. lyroides</i> (Hendey) D. G. Mann; <i>L. majuscula</i> (Hust.) Witkowski*; <i>L. pontieuxini</i> Nevrova, Witkowski, Kulikovskiy et Lange-Bert.**; <i>L. pseudolyra</i> Nevrova, Witkowski, Kulikovskiy et Lange-Bert.**; <i>Mastogloia cuneata</i> (Meister) Simonsen*; <i>M. lanceolata</i> Cleve; <i>M. pumila</i> (Cleve et Möller) Cleve; <i>Navicula aleksandrae</i> Lange-Bert., Witkowski, Bogaczewicz-Adamczak et Zgrundo*; <i>N. arenaria</i> Donkin*; <i>N. bozenae</i> Lange-Bert., Witkowski, Bogaczewicz-Adamczak et Zgrundo*; <i>N. cancellata</i> Donkin; <i>Navicula</i> cf. <i>cancellata</i>; <i>N. capillata</i> Giffen*; <i>Navicula</i> cf. <i>opima</i> (Grunow) Grunow*; <i>N. cincta</i> (Ehrenb.) Ralfs; <i>N. digitoradiata</i> (W. Greg.) Ralfs; <i>N. flagellifera</i> Hust.*; <i>Navicula</i> cf. <i>flagellifera</i> Hust.; <i>N. germanopolonica</i> Lange-Bert., Witkowski, Bogaczewicz-Adamczak et Zgrundo*; <i>N. glabriuscula</i> var. <i>elipsoidales</i> Proschk.-Lavr.***; <i>N. gregaria</i> Donkin; <i>N. northumbria</i> Donkin*; <i>N. palpebralis</i> Bréb.; <i>N. palpebralis</i> var. <i>angulosa</i> (W. Greg.) Van Heurck; <i>N. palpebralis</i> var. <i>minor</i> Grunow; <i>N. palpebralis</i> var. <i>semiterna</i> (W. Greg.) Cleve; <i>N. palpebrulum</i> Cholnoky*; <i>N. parapontica</i> Witkowski, Kulikovskiy, Nevrova et Lange-Bert.**; <i>N. perminuta</i> Grunow; <i>N. petrovii</i> Nevrova, Witkowski, Kociolek et Lange-Bert.** (syn. <i>N. scabriuscula</i> (Cleve et Grove) Mereschk.***); <i>N. phyllepta</i> Kütz.*; <i>N. phylleptosoma</i> Lange-Bert.*; <i>N. ramosissima</i> (C. Agardh) Cleve; <i>N. salinarum</i> Grunow; <i>N. salinicola</i> Hust.; <i>N. veneta</i> Kütz.; <i>N. viminoides</i> var. <i>cosmomarina</i> Lange-Bert., Witkowski, Bogaczewicz-Adamczak et Zgrundo*; <i>Navicula</i> sp. O1; <i>Navicula</i> sp. O2; <i>Nitzschia acuminata</i> (W. Sm.) Grunow; <i>N. aequorea</i> Hust.*; <i>N. agnita</i> Hust.*; <i>N. angularis</i> var. <i>affinis</i> (Grunow) Grunow; <i>Nitzschia</i> cf. <i>coarctata</i> Grunow; <i>N. compressa</i> (J. W. Bailey) Boyer; <i>N. constricta</i> (Kütz.) Ralfs; <i>N. dissipata</i> (Kütz.) Grunow; <i>N. frequens</i> Hust.*; <i>N. frustulum</i> (Kütz.) Grunow; <i>N. hybrida</i> Grunow; <i>N. inconspicua</i> Grunow; <i>N. insignis</i> W. Greg.; <i>N. liebethuthii</i> Rabenh.; <i>N. lorenziana</i> Grunow; <i>N. miserabilis</i> Cholnoky*; <i>N. pellucida</i> Grunow; <i>N. perindistincta</i> Cholnoky*; <i>N. persuadens</i> Cholnoky*; <i>N. rorida</i> Giffen*; <i>N. sigma</i> (Kütz.) W. Sm.; <i>N. spathulata</i> Bréb.; <i>N. spathulata</i> var. <i>hyalina</i> W. Greg.; <i>N. vidovichii</i> (Grunow) Grunow; <i>Oestrupia powellii</i> (Lewis) Heiden*; <i>Parlibellus delognei</i> (Van Heurck) E. J. Cox; <i>P. hamulifer</i> (Grunow) E. J. Cox; <i>P. plicatus</i> (Donkin) E. J. Cox; <i>Parlibellus</i> sp. O2; <i>Petroneis humerosa</i> (Bréb.) A. Stickle et D. G. Mann; <i>Pinnularia clavicus</i> (W. Greg.) Rabenh.*; <i>P. cruciformis</i> (Donkin) Cleve; <i>P. trevelyana</i> (Donkin) Rabenh.***; <i>Placoneis</i> sp. 1; <i>Plagiotropis elegans</i> (W. Sm.) Grunow; <i>P. lepidoptera</i> (W. Greg.) Kuntze; <i>P. pusilla</i> (W. Greg.) Kuntze*; <i>Planothidium delicatulum</i> (Kütz.) Round et Bukht.; <i>P. deperditum</i> (Giffen) Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin*; <i>P. quarnerensis</i> (Grunow) Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin; <i>Planothidium</i> sp. 2F; <i>Pleurosigma aestuarii</i> (Bréb.) W. Sm.; <i>P. angulatum</i> (Queckett) W. Sm.; <i>Psammodictyon panduriforme</i> (W. Greg.) D. G. Mann; <i>P. panduriforme</i> var. <i>continua</i> (Grunow) P. J. M. Snoeijjs*; <i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (C. Agardh) Lange-Bert.; <i>Seminavis</i> sp. 1; <i>Stauronella indubitabilis</i> Lange-Bert. et Genkal; <i>Staurophora salina</i> (W. Sm.) Mereschk.; <i>Surirella fastuosa</i> (Ehrenb.) Kütz.; <i>S. pandura</i> H. Perag. et Perag.; <i>Toxonidea insignis</i> Donkin***; <i>Trachyneis aspera</i> (Ehrenb.) Cleve

Примечание: * — вид, отмеченный нами ранее как новый для черноморской флоры; ** — новый для науки вид, описанный нами ранее; *** — вид, не фиксируемый в Чёрном море на протяжении 50 или 100 лет.

Note: *, species previously recorded by us as a new to the Black Sea flora; **, species previously described by us as a new to science; ***, species not registered within the last 50 or 100 years in the Black Sea.

В изученной части акватории бухты Круглая отмечены 70 видов из числа новых для флоры Bacillariophyta северной части шельфа Чёрного моря, а также 5 видов, ранее описанных нами как новые для науки. Обнаружены также 4 вида, не регистрируемых в Чёрном море в течение последних 50 [*Navicula glabriuscula* var. *elipsoidales*] и 100 лет исследований [*Navicula petrovii* (syn. *N. scabriuscula*), *Toxonidea insignis* и *Pinnularia trevelyana*]. Новыми для флоры Bacillariophyta Чёрного моря являются 5 родов: *Astartiella* Witkowski,

Lange-Bert. et Metzeltin, *Chamaepinnularia* Lange-Bert. et Krammer, *Cocconeopsis* Witkowski, Lange-Bert. et Metzeltin, *Eolimna* Lange-Bert. et Schiller и *Lunella* P. J. M. Snoeijjs, представленные видами *Astartiella bahusiensis*, *Astartiella* sp. O1, *Chamaepinnularia alexandrowiczii*, *Ch. clamans*, *Ch. margaritiana*, *Ch. truncata*, *Cocconeopsis breviata*, *C. fraudulenta*, *C. patrickae*, *Eolimna* sp. 20 и *Lunella ghalebii* [Неврова, 2022].

Представители классов Coscinodiscophyceae и Fragilariophyceae немногочисленны, и их доли составляют 7,5 и 6,8 % соответственно, в то время как вклад таксонов класса Bacillariophyceae — 85,6 %. По количеству отмеченных таксонов лидирует порядок Naviculales — 9 семейств, 22 рода, 101 вид и ВБТ. Из порядка Achnanthales выявлены 3 семейства, 7 родов, 35 видов и ВБТ; из Thalassiosiphales — 1 семейство, 4 рода, 32 вида и ВБТ; из Bacillariales — 1 семейство, 5 родов, 33 вида и ВБТ. Наибольшее богатство видов в акватории бухты Круглая зарегистрировано у родов *Navicula* (32 вида и ВБТ), *Nitzschia* (23), *Cocconeis* (22), *Amphora* (21), *Diploneis* (17), *Lyrella* и *Fallacia* (по 11).

Несколько видов не удалось идентифицировать по имеющейся литературе. Тем не менее они включены нами в общий список для анализа на основании их морфологических отличий от известных видов. Изображения неопределённых видов, а также новых и редких таксонов приведены на рис. 2–6.

Биота бухты Круглая проанализирована в разные периоды довольно подробно в отношении таксономического богатства, структуры и пространственного распределения макрозообентоса [Болтачева и др., 2022; Миронов и др., 2003], между тем как микрофитобентос затронут исследованиями лишь фрагментарно. Разнообразие донных диатомовых водорослей в акватории бухты Омега было изучено А. И. Прошкиной-Лавренко в октябре 1950 г. [1963], Л. И. Рябушко летом 1990 г. [1994] и коллективом авторов в октябре 2016 г. [Ryabushko et al., 2022]. В монографии А. И. Прошкиной-Лавренко [1963] обнаруженные таксоны диатомовых водорослей включены в общий список, что не позволило определить, какие именно виды были найдены в данном биотопе. Л. И. Рябушко зарегистрировала здесь 42 вида и ВБТ донных диатомовых водорослей в составе эпифитона [Рябушко, 1994] и 14 видов в составе эпипсаммона [Ryabushko et al., 2022].

Следует отметить, что из указанных в работе [Ryabushko et al., 2022] 14 видов некоторые идентифицированы некорректно на уровне родов. Так, вид, определённый авторами как *Pseudostaurosira medliniae* D. M. Williams et E. A. Morales, 2010 [Ryabushko et al., 2022, Fig. 3D, E] и обозначенный как первая находка для бухты Круглая и для всего Чёрного моря, идентифицирован ошибочно, согласно [Williams, Morales, 2010]. Данный вид, как и предположили вначале авторы, принадлежит к комплексу *Planothidium delicatulum* (Kützinger) Round & Bukhtiyarova, 1996 на основании следующих признаков: форма створки со слегка ростратными концами, отсутствие шипов на краях створки, количество штрихов (18 в 10 мкм), мультисериатные ареолы в штрихах [Van de Vijver et al., 2018]. Виды из данного комплекса являются нередкими и массовыми для Чёрного моря [Гусляков и др., 1992; Неврова, 2022; Неврова, Ревков, 2003].

Вид, идентифицированный авторами как *Cocconeis pinnata* Gregory ex Greville, 1859 [Ryabushko et al., 2022, Fig. 5A, B], является *Planothidium deperditum* (Giffen) A. Witkowski, H. Lange-Bertalot & D. Metzeltin, 2000 в соответствии с формой створки, количеством штрихов (30 в 10 мкм) и мультисериатным строением ареол в штрихах. Данный вид указан ранее как новый для Чёрного моря [Неврова, 2022].

Вид, определённый как *Diplomenora cocconeiformis* (Schmidt) Blazé, 1984 [Ryabushko et al., 2022, Fig. 3A–C], не принадлежит к указанному роду по причине отсутствия у такового шва на обеих створках. Приведённое авторами изображение шовной створки (raphe valve) иллюстрирует род *Cocconeis* Ehrenberg.

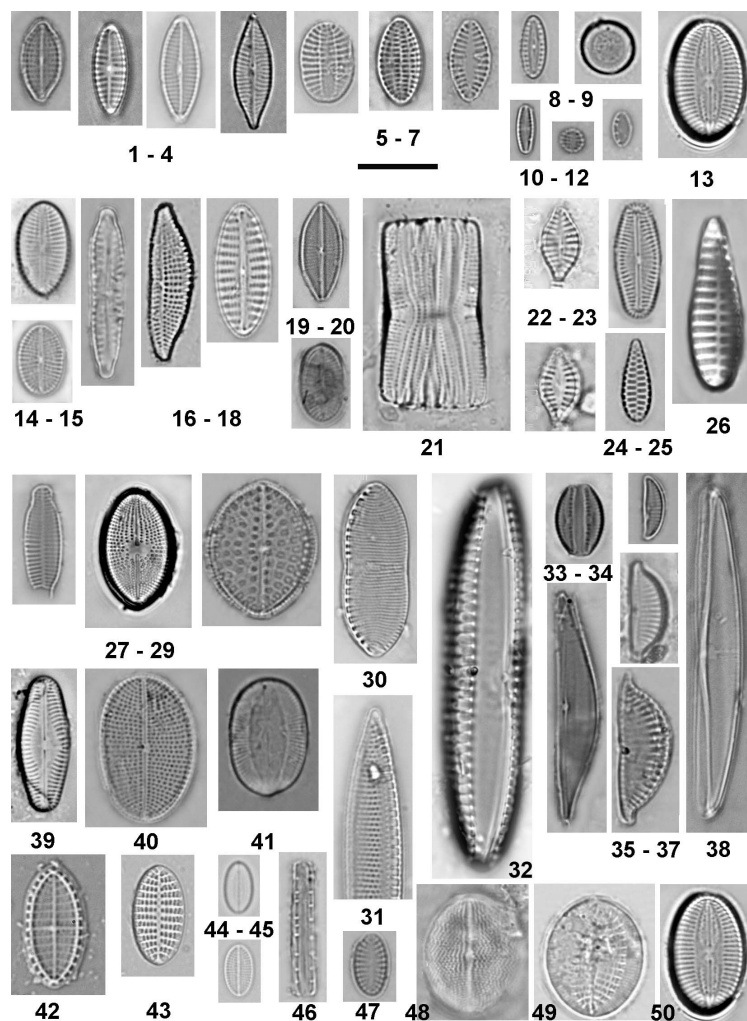


Рис. 2. Новые для флоры Чёрного моря, редкие и неидентифицированные виды бентосных диатомовых водорослей, отмеченные в бухте Омега (световой микроскоп): 1 — *Navicula viminoides* var. *cosmomarina*; 2 — *N. bozenae*; 3 — *N. aleksandrae*; 4 — *N. phylleptosoma*; 5 — *Cocconeis peltoides*; 6 — *C. discrepans*; 7 — *Planothidium deperditum*; 8 — *Biremis lucens*; 9 — *Cyclotella choctawhatcheeana*; 10 — *Chamaepinnularia margaritana*; 11 — *Opephora krumbeinii*; 12 — *Nitzschia inconspicua*; 13 — *Fallacia oculiformis*; 14 — *Diploneis* sp. 1; 15 — *Cocconeopsis breviata*; 16 — *Hippodonta* sp. 6; 17 — *Lunella ghalebii*; 18 — *Hippodonta* sp. O1; 19 — *Astartiella bahusiensis*; 20 — *Astartiella* sp. O1; 21 — *Hyalosira aberrans*; 22, 23 — *Achnantheidium glyphos* (шовная и бесшовная створки); 24 — *Chamaepinnularia clamans*; 25 — *Opephora mutabilis*; 26 — *O. pacifica*; 27 — *Karayevia amoena*; 28 — *Cocconeopsis fraudulenta*; 29 — *Cocconeis guttata*; 30 — *Nitzschia persuadens*; 31 — *Hantzschia* cf. 177-1; 32 — *Biremis ridicula*; 33 — *Amphora helenensis*; 34 — *Amphora* sp. O1; 35 — *A. exilitata*; 36 — *A. wisei*; 37 — *Halamphora turgida*; 38 — *Amphora* cf. *abludens*; 39 — *Chamaepinnularia truncata*; 40 — *Cocconeopsis patrickae*; 41 — *Cocconeis pelta*; 42, 43 — *C. pseudocostata* (шовная и бесшовная створки); 44, 45 — *Cocconeis* sp. 5W (шовная и бесшовная створки); 46 — *Cocconeis* sp. O1; 47 — *Nitzschia miserabilis*; 48, 49 — *Cocconeis* sp. O2 (шовная и бесшовная створки); 50 — *Fallacia* ny. Размерная шкала — 10 мкм

Fig. 2. Newly found for the Black Sea, rare, and non-identified species of benthic diatoms registered off the Omega Bay (a light microscope): 1, *Navicula viminoides* var. *cosmomarina*; 2, *N. bozenae*; 3, *N. aleksandrae*; 4, *N. phylleptosoma*; 5, *Cocconeis peltoides*; 6, *C. discrepans*; 7, *Planothidium deperditum*; 8, *Biremis lucens*; 9, *Cyclotella choctawhatcheeana*; 10, *Chamaepinnularia margaritana*; 11, *Opephora krumbeinii*; 12, *Nitzschia inconspicua*; 13, *Fallacia oculiformis*; 14, *Diploneis* sp. 1; 15, *Cocconeopsis breviata*; 16, *Hippodonta* sp. 6; 17, *Lunella ghalebii*; 18, *Hippodonta* sp. O1; 19, *Astartiella bahusiensis*; 20, *Astartiella* sp. O1; 21, *Hyalosira aberrans*; 22, 23, *Achnantheidium glyphos* [raphe valve (RV) and rapheless valve (RLV)]; 24, *Chamaepinnularia clamans*; 25, *Opephora mutabilis*; 26, *O. pacifica*; 27, *Karayevia amoena*; 28, *Cocconeopsis fraudulenta*; 29, *Cocconeis guttata*; 30, *Nitzschia persuadens*; 31, *Hantzschia* cf. 177-1; 32, *Biremis ridicula*; 33, *Amphora helenensis*; 34, *Amphora* sp. O1; 35, *A. exilitata*; 36, *A. wisei*; 37, *Halamphora turgida*; 38, *Amphora* cf. *abludens*; 39, *Chamaepinnularia truncata*; 40, *Cocconeopsis patrickae*; 41, *Cocconeis pelta*; 42, 43, *C. pseudocostata* (RV and RLV); 44, 45, *Cocconeis* sp. 5W (RV and RLV); 46, *Cocconeis* sp. O1; 47, *Nitzschia miserabilis*; 48, 49, *Cocconeis* sp. O2 (RV and RLV); 50, *Fallacia* ny. Scale bar is 10 μ m

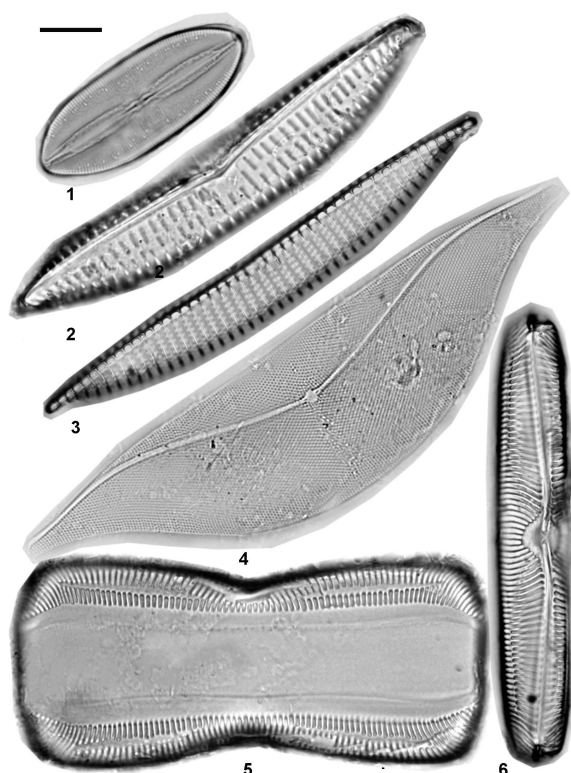


Рис. 3. Виды диатомовых водорослей, не регистрируемые в Чёрном море в течение последних 100 лет (световой микроскоп): 1 — *Navicula glabriuscula* var. *elipsoidales*; 2 — *N. petrovii* (syn. *N. scabriuscula*); 4 — *Toxonidea insignis*; 5, 6 — *Pinnularia trevelyana* (с пояса и со створки). Новый вид для флоры Чёрного моря: 3 — *Hantzschia marina*. Размерная шкала — 10 мкм

Fig. 3. Diatom species not recorded in the Black Sea within the last 100 years (a light microscope): 1, *Navicula glabriuscula* var. *elipsoidales*; 2, *N. petrovii* (syn. *N. scabriuscula*); 4, *Toxonidea insignis*; 5, 6, *Pinnularia trevelyana* (girdle and valve). Newly found species for the Black Sea: 3, *Hantzschia marina*. Scale bar is 10 μ m

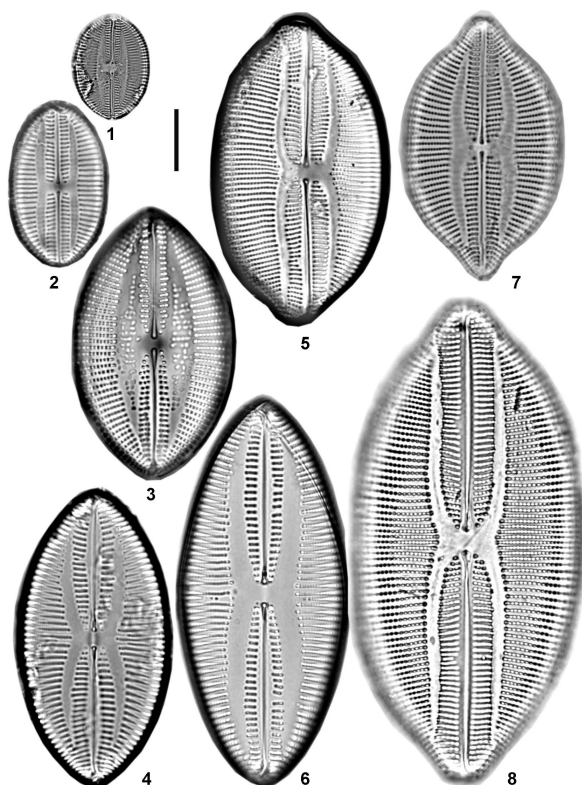


Рис. 4. Новые для науки виды диатомовых водорослей (описанные нами ранее), отмеченные в бухте Омега (световой микроскоп): 1 — *Lyrella fogedii*; 2 — *L. majuscula*; 3 — *L. abruptapontica*; 4 — *L. karayevae*; 5 — *L. dilatata*; 6 — *L. pontieuxini*; 7 — *L. barbara*; 8 — *L. pseudolyra*. Размерная шкала — 10 мкм

Fig. 4. Diatom species new for science (previously described by us) found off the Omega Bay (a light microscope): 1, *Lyrella fogedii*; 2, *L. majuscula*; 3, *L. abruptapontica*; 4, *L. karayevae*; 5, *L. dilatata*; 6, *L. pontieuxini*; 7, *L. barbara*; 8, *L. pseudolyra*. Scale bar is 10 μ m

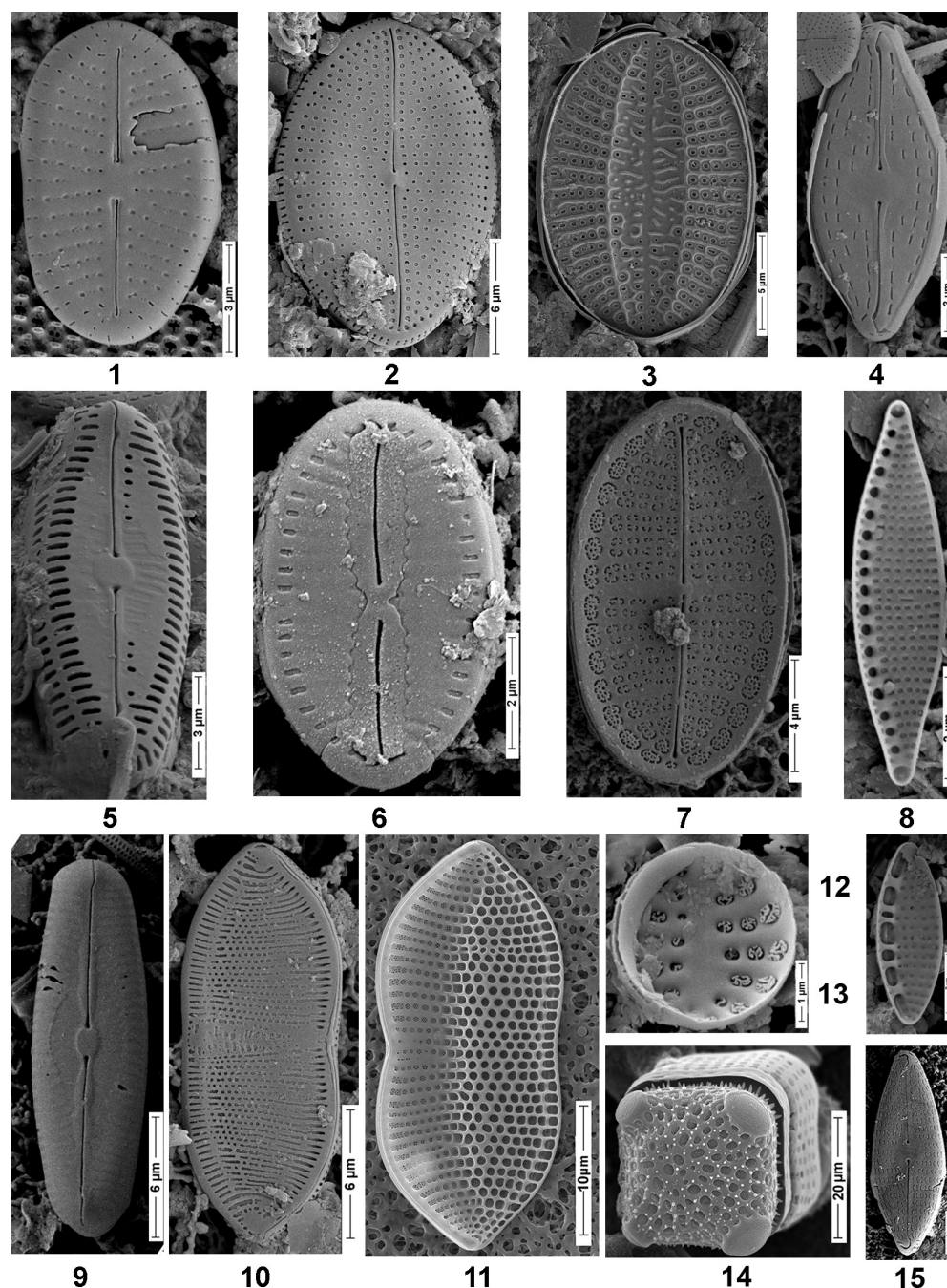


Рис. 5. Новые для флоры Чёрного моря и редкие виды диатомовых водорослей, отмеченные в бухте Омега (сканирующий электронный микроскоп): 1 — *Cocconeopsis breviata*; 2 — *Cocconeis clandestina*; 3 — *C. pelta*; 4 — *Navicula viminoides* var. *cosmomarina*; 5 — *Chamaepinnularia alexandrowiczii*; 6 — *Fallacia margino-punctata*; 7 — *Cocconeis pseudocostata*; 8 — *Nitzschia aequorea*; 9 — *Chamaepinnularia truncata*; 10 — *Nitzschia persuadens*; 11 — *Psammodictyon panduriforme* var. *continua*; 12 — *Opephora krumbeinii*; 13 — *Nitzschia inconspicua*; 14 — *Amphitetras antediluvianum*; 15 — *Navicula aleksandrae*. Размерная шкала: 1, 4, 5, 8 — 3 мкм; 2, 9, 10 — 6 мкм; 3 — 5 мкм; 6, 11 — 10 мкм; 7 — 4 мкм; 12 — 1 мкм; 13 — 2 мкм; 14 — 20 мкм; 15 — 2 мкм

Fig. 5. Newly found for the Black Sea and rare species of benthic diatoms registered off the Omega Bay (a scanning electron microscope): 1, *Cocconeopsis breviata*; 2, *Cocconeis clandestina*; 3, *C. pelta*; 4, *Navicula viminoides* var. *cosmomarina*; 5, *Chamaepinnularia alexandrowiczii*; 6, *Fallacia margino-punctata*; 7, *Cocconeis pseudocostata*; 8, *Nitzschia aequorea*; 9, *Chamaepinnularia truncata*; 10, *Nitzschia persuadens*; 11, *Psammodictyon panduriforme* var. *continua*; 12, *Opephora krumbeinii*; 13, *Nitzschia inconspicua*; 14, *Amphitetras antediluvianum*; 15, *Navicula aleksandrae*. Scale bars are 3 µm (1, 4, 5, 8); 6 µm (2, 9, 10); 5 µm (3); 10 µm (6, 11); 4 µm (7); 1 µm (12); 2 µm (13); 20 µm (14); 2 µm (15)

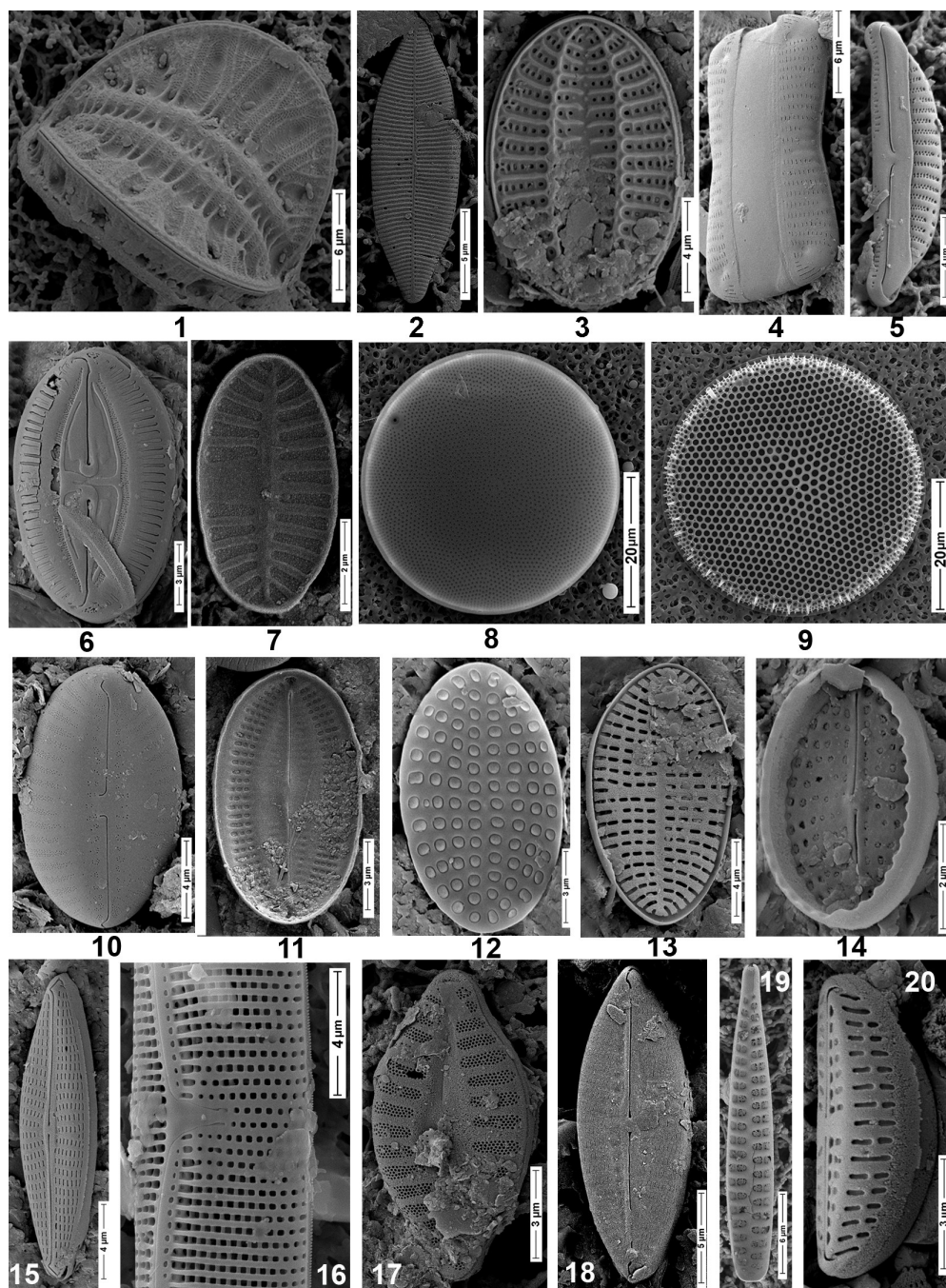


Рис. 6. Новые и редкие для флоры Чёрного моря виды диатомовых водорослей, отмеченные в бухте Омега (сканирующий электронный микроскоп): 1 — *Campylodiscus* sp. 1; 2 — *Astartiella bahusiensis*; 3 — *Cocconeis peltoides*; 4 — *Hippodonta* sp. 6; 5 — *Halamphora tenerrima*; 6 — *Fallacia florinae*; 7 — *Planothidium deperditum*; 8 — *Actinocyclus subtilis*; 9 — *Thalassiosira eccentrica*; 10 — *Diploneis coffaeiformis*; 11 — *Fallacia oculiformis* (створка изнутри); 12 — *Cocconeis guttata*; 13 — *Cocconeis crista*; 14 — *C. diminuta*; 15 — *Navicula phylleptosoma*; 16 — *Nitzschia vidovichii* (центральный узелок); 17 — *Planothidium delicatulum*; 18 — *Navicula palpebrulum*; 19 — *Opephora mutabilis*; 20 — *Amphora helenensis*. Размерная шкала: 1, 4, 19 — 6 мкм; 2, 18 — 5 мкм; 3, 5, 10, 13, 15, 16 — 4 мкм; 6, 11, 12, 17, 20 — 3 мкм; 7, 14 — 2 мкм; 8, 9 — 20 мкм

Fig. 6. Newly found for the Black Sea and rare species of benthic diatoms recorded off the Omega Bay (a scanning electron microscope): 1, *Campylodiscus* sp. 1; 2, *Astartiella bahusiensis*; 3, *Cocconeis peltoides*; 4, *Hippodonta* sp. 6; 5, *Halamphora tenerrima*; 6, *Fallacia florinae*; 7, *Planothidium deperditum*; 8, *Actinocyclus subtilis*; 9, *Thalassiosira eccentrica*; 10, *Diploneis coffaeiformis*; 11, *Fallacia oculiformis* (internal); 12, *Cocconeis guttata*; 13, *Cocconeis crista*; 14, *C. diminuta*; 15, *Navicula phylleptosoma*; 16, *Nitzschia vidovichii* (central nodule); 17, *Planothidium delicatulum*; 18, *Navicula palpebrulum*; 19, *Opephora mutabilis*; 20, *Amphora helenensis*. Scale bars are 6 µm (1, 4, 19); 5 µm (2, 18); 4 µm (3, 5, 10, 13, 15, 16); 3 µm (6, 11, 12, 17, 20); 2 µm (7, 14); 20 µm (8, 9)

Вид, идентифицированный как *Coscinodiscus concinnus* W. Smith, 1856 [Ryabushko et al., 2022, Fig. 1A], является *Actinocyclus subtilis* (W. Greg.) Ralfs, 1861 вследствие наличия псевдонодулуса, многочисленных лабиатных выростов и определённого количества штрихов (17–18 в 10 мкм) на створке [Andersen et al., 1986]. Добавим, что *C. concinnus*, указанный авторами как новый для черноморской флоры, уже был неоднократно отмечен как редкий вид в различных районах Чёрного моря [Гусяков, Неврова, 1987; Неврова, 2013b; Прошкина-Лавренко, 1963; Руководство, 2015; Bodeanu, 1987].

Вид, отнесённый к *Anorthoneis dulcis* M. K. Hein, 1991 [Ryabushko et al., 2022, Fig. 3F–H] и указанный как новая находка для Чёрного моря, по форме створки и гиалинового пятна на её внутренней части, расположению и количеству штрихов, форме терминальных и центральных окончаний шва является *Cocconeopsis pullus* (Hustedt) Witkowski, Lange-Bertalot et Metzeltin, 2000. Это новый род и новый вид для Чёрного моря, обнаруженный ранее нами впервые для него в двух местообитаниях (мыс Фиолент и бухта Двужкорная) [Неврова, 2016; Nevrova, Petrov, 2019a].

В отношении приоритета находки для Чёрного моря авторами также допущена ошибка: вид *Cocconeis guttata* Hustedt et Aleem, 1951 [Ryabushko et al., 2022, Fig. 4H–K], указанный как новый для флоры, уже был обнаружен ранее как минимум в семи районах Чёрного моря (акватории эстуария реки Бельбек, филлофорное поле Зернова, Балаклавская бухта, побережье Карадага, мыс Фиолент, бухта Двужкорная и бухта Омега), что отмечено в работах [Неврова, 2013a, 2014a, b, 2015, 2016; Nevrova, Petrov, 2019a].

Сравнительная оценка общего флористического богатства бентосных Bacillariophyta бухты Омега и исследованных ранее районов побережья Крыма (на основе коэффициента Брея — Кёртиса) выявила наибольшее сходство видового состава между биотопами бухта Омега — бухта Двужкорная (53,3) и бухта Омега — бухта Ласпи (45,3), которые характеризуются наименьшим уровнем техногенного загрязнения (табл. 2). Максимальных значений коэффициент достигает между бухтами, наиболее загрязнёнными солями тяжёлых металлов и нефтяными углеводородами; это Севастопольская бухта — бухта Карантинная (64,6) и Севастопольская бухта — Балаклавская бухта (57,8).

Таблица 2. Сходство видового состава таксоценов диатомовых водорослей бентоса исследованных районов (на основе коэффициента сходства Брея — Кёртиса)

Table 2. Similarity in species composition of benthic diatoms in the study areas (based on Bray–Curtis dissimilarity)

Районы побережья Крыма и видовое богатство (ВВТ)	Бухта Омега	Бухта Ласпи	Бухта Двужкорная	Бухта Карантинная	Севастопольская бухта
Бухта Омега (264)	*	*	*	*	*
Бухта Ласпи (217)	45,3	*	*	*	*
Бухта Двужкорная (304)	53,2	44,9	*	*	*
Бухта Карантинная (136)	38,9	64,6	36,8	*	*
Севастопольская бухта (186)	39,9	64,1	36,3	64,6	*
Балаклавская бухта (191)	43,0	56,4	42,4	53,8	57,8

Далее мы проанализировали таксономическое разнообразие и структуру таксоценов Bacillariophyta бухты Омега в сравнении с таковыми ранее изученных биотопов крымского побережья и рассчитали среднее значение TaxDI (Δ^+) и его вариабельности (Λ^+), а также его отклонение от среднеожидаемого уровня для всего Чёрного моря (рис. 7). Методика подробно описана ранее [Неврова, 2022].

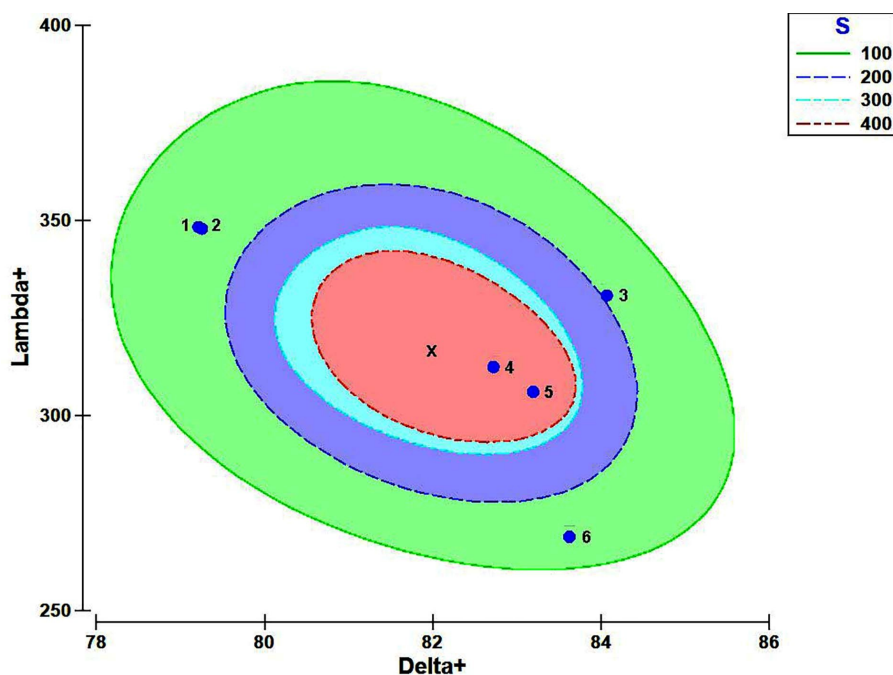


Рис. 7. Сравнительная оценка с помощью TaxDI — AvTD (Δ^+) и VarTD (Λ^+) — таксономического разнообразия диатомовых водорослей бентоса на полигонах побережья Крыма с различной степенью антропогенного влияния: 1 — бухта Омега; 2 — бухта Двукорная; 3 — Балаклавская бухта; 4 — бухта Ласпи; 5 — бухта Карантинная; 6 — Севастопольская бухта; x — среднеожидаемое значение, рассчитанное для диатомовой флоры всего Чёрного моря. Эллипс 95%-ной вероятности

Fig. 7. Comparative assessment using TaxDI – AvTD (Δ^+) and VarTD (Λ^+) – of taxonomical diversity of benthic diatoms in various biotopes with different anthropogenic load off the Crimean coast: 1, the Omega Bay; 2, the Dvuyakornaya Bay; 3, the Balaklava Bay; 4, the Laspi Bay; 5, the Karantinnaya Bay; 6, the Sevastopol Bay; x, average expected level for the Black Sea diatom flora. A 95% confidence ellipse

Напомним, что для оценки разнообразия таксоцена диатомовых водорослей на полигонах используют индексы таксономической отличительности — средний индекс таксономической отличительности AvTD (Δ^+) и индекс вариальности VarTD (Λ^+) [Clarke, Gorley, 2006; Clarke, Warwick, 2001; Warwick, Clarke, 1998, 2001]. Δ^+ обозначает среднюю длину расстояния между каждой парой видов, случайно выбранных из списка видов полигона, до филогенетически общего узла на иерархическом древе таксоцена. Данный показатель характеризует вертикальную таксономическую выровненность таксоцена рассматриваемого полигона. Λ^+ описывает вариальность попарных дистанций (ω_{ij}) между парами видов i и j по отношению к их средней величине Δ^+ . Значение Λ^+ показывает представленность таксонов на возрастающих уровнях иерархии и отражает горизонтальную асимметричность таксономического древа [Warwick, Clarke, 1998, 2001]. Алгоритм расчётов позволяет достоверно оценить различия таксономического разнообразия и выявить отклонение структуры диатомовых водорослей в таксоценах сравниваемых полигонов от среднеожидаемого значения для флоры Bacillariophyta всего Чёрного моря [Неврова, 2022]. Несмотря на удобство применения данного метода, оценку таксономического разнообразия морского микрофитобентоса ранее не проводили (есть лишь несколько работ по пресноводной микрофлоре [Izsak et al., 2002; Leira et al., 2009]); в отношении морских бентосных Bacillariophyta TaxDI используется впервые [Неврова, 2022].

Расположение в правом нижнем углу эллипса точек TaxDI, соответствующих наиболее техногенно загрязнённым биотомам бухт Карантинная, Балаклавская и Севастопольская, обусловлено максимальными значениями AvTD и невысокой вариальностью VarTD, что свидетельствует об упрощении таксономического древа и о снижении разнообразия таксоценов диатомовых

водорослей [Warwick et al., 2002]. Показатели индекса для данных таксоценов на графике находятся существенно выше среднего ожидаемого значения для флоры всего Чёрного моря ($\Delta^+ = 82,09$; $\Lambda^+ = 316,83$).

В структуре таксоценов диатомовых водорослей в сильно загрязнённых бухтах отмечены невысокое видовое богатство и исчезновение низкорезистентных к техногенным поллютантам таксонов, что понижает видовую насыщенность ветвей на иерархическом древе и при этом вызывает увеличение таксономических дистанций при расчёте индекса. По сравнению со среднее ожидаемым уровнем TaxDI, более низкая степень вертикальной иерархической выровненности структуры таксоценов характерна для сообществ, подверженных сильному антропогенному загрязнению. Подобные изменения структуры сообществ отмечены исследователями неоднократно [Ellingsen et al., 2005; Gottschalk, Kahlert, 2012; Heino et al., 2007; Masouras et al., 2021; Petrov et al., 2010; Stenger-Kovács et al., 2016].

Наименьшие значения AvTD и наибольшая вариабельность VarTD, рассчитанные для чистых акваторий бухт Омега и Двужкорная, обусловили расположение данных точек индексов TaxDI в левом верхнем углу вероятностного эллипса. Значения этих индексов находятся ниже среднего ожидаемого уровня для черноморской диатомовой флоры. Подобная структура таксоценов является отражением высокого видового богатства и большого количества таксономических ветвей различного видового насыщения, которые «сходятся в узлы» на разных иерархических уровнях древа. В его архитектонике преобладают поливидовые ветви, замыкающиеся на уровне рода, но имеются также моно- и олиговидовые ветви, агрегирующиеся на высоких уровнях — семейства и даже порядка. Низкие значения Δ^+ и высокие Λ^+ указывают на вертикальную выровненность и высокую вариабельность таксономических дистанций между ветвями. Ранее сходная картина была описана для чистых либо слабо нарушенных биотопов [Keck et al., 2016; Nevrova, Petrov, 2019b; Rimet, Bouchez, 2012].

Для таксоценов диатомовых водорослей чистого полигона бухты Ласпи показатели AvTD и VarTD находятся вблизи среднего ожидаемого уровня для всего Чёрного моря, в то время как для загрязнённой акватории Балаклавской бухты значение AvTD близко к таковому для Севастопольской бухты, а вариабельность существенно выше. Отметим, что значения всех рассчитанных показателей находятся в пределах 95%-ного доверительного контура.

Применение TaxDI для оценки таксономического разнообразия позволяет достичь более глубокого понимания его аспектов. В большей степени различия структуры иерархического древа Bacillariophyta сравниваемых полигонов обусловлены реакцией таксоценов донных диатомовых водорослей на сочетанные факторы и на различную степень антропогенного пресса сопоставляемых акваторий. Максимальное сходство видового богатства и структуры таксоценов Bacillariophyta выявлено как между условно чистыми биотопами, так и между наиболее сильно загрязнёнными и проявляется вне зависимости от географической удалённости этих мест, неоднородности донных субстратов и различий в гидрологических условиях.

Выводы:

1. В таксоценое донных диатомовых водорослей бухты Круглая (Омега) выявлено 264 вида и внутривидовых таксона, представленных 256 видами, 73 родами, 35 семействами, 21 порядком и 3 классами. Доминируют представители класса Bacillariophyceae. В их числе 70 видов и 5 родов, ранее отмеченных нами как новые для флоры Bacillariophyta северного шельфа Чёрного моря, а также 5 видов диатомовых водорослей, описанных нами ранее как новые для науки.
2. Выявлено сходство видового состава как между биотопами с наименьшим уровнем техногенного воздействия (бухта Омега — бухта Двужкорная и бухта Омега — бухта Ласпи), так и между акваториями, сильно загрязнёнными солями тяжёлых металлов и нефтяными

углеводородами (Севастопольская бухта — бухта Карантинная и Севастопольская бухта — Балаклавская бухта), независимо от дистанционности и различий в гидрологических и гидрофизических условиях.

3. Таксоценом донных диатомовых водорослей на сильно загрязнённых полигонах свойственны невысокое видовое богатство и преобладание моно- и олиговидовых ветвей вследствие элиминации низкорезистентных к поллютантам таксонов. Значения AvTD превышают среднеожидаемый уровень для черноморской флоры Bacillariophyta.
4. В условно чистых акваториях таксоцены Bacillariophyta характеризуются высоким видовым богатством, большим количеством поливидовых ветвей и наличием моно- и олиговидовых ветвей, агрегирующихся на высоких уровнях иерархического дерева. Значения AvTD ниже, чем среднеожидаемый уровень для флоры диатомовых водорослей бентоса Чёрного моря.

Работа выполнена в отделе экологии бентоса 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).

Благодарность. Выражаю глубокую признательность к б. н. А. Н. Петрову (ФИЦ ИнБЮМ) за помощь при расчётах TaxDI, проф. А. Витковски (Щецинский университет, Польша) — за предоставленное оборудование для микрофотосъёмок на световом микроскопе и консультации при идентификации, проф. Х. Ланге-Бергалот и инж. М. Руппель (Франкфуртский университет имени И.-В. Гёте, Германия) — за микрофотосъёмки на сканирующем электронном микроскопе и консультации по таксономии, начальнику лаборатории микроскопии В. Н. Лишаеву (ФИЦ ИнБЮМ) — за помощь при микрофотографировании на СЭМ Hitachi SU3500.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Агаркова-Лях И. В., Лях А. М. Состояние берегов и экзогенные геологические процессы между м. Константиновский и м. Виноградный на юго-западном побережье Крыма // *Учёные записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. География. Геология*. 2019. Т. 5 (71), № 2. С. 118–133. [Agarkova-Lyakh I. V., Lyakh A. M. State of the coasts and exogenous geological processes between Cape Konstantinovskiy and Cape Vinogradniy on the south-western coast of Crimea. *Uchenye zapiski Krymskogo federal'nogo universiteta imeni V. I. Vernadskogo. Geografiya. Geologiya*, 2019, vol. 5 (71), no. 2, pp. 118–133. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/jaycko>
2. Барина С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В. *Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды*. Тель-Авив : Pilies Studio, 2006. 498 с. [Barinova S. S., Medvedeva L. A., Anisimova O. V. *Bioraznoobrazie vodoroslei-indikatorov okruzhayushchei sredy*. Tel Aviv : Pilies Studio, 2006, 498 p. (in Russ.)]
3. Болтачева Н. А., Ревков Н. К., Бондаренко Л. В., Макаров М. В., Надольный А. А. Донная фауна бухты Круглой (Чёрное море, Крым). Сообщение II. Таксономический состав и количественное развитие макрозообентоса рыхлых грунтов // *Труды Карадагской научной станции имени Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН*. 2022. Т. 7, № 2 (22). С. 3–22. [Boltachova N. A., Revkov N. K., Bondarenko L. V., Makarov M. V., Nadolny A. A. Benthic fauna of the Kruglaya Bay (Black Sea, Crimea). Part II: Taxonomic composition and quantitative characteristics of macrozoobenthos in the soft-bottom biotope. *Trudy Karadagskoi nauchnoi stantsii imeni T. I. Vyazemskogo – prirodnogo zapovednika RAN*, 2022, vol. 7, no. 2 (22), pp. 3–22. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/qnkkey>
4. Гусляков Н. Е., Закордонец О. А., Герасимюк В. П. *Атлас диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Чёрного моря и прилегающих водоёмов*. Киев : Наукова думка, 1992. 115 с. [Guslyakov N. E., Zakordonets O. A., Gerasimyuk V. P. *Atlas diatomovykh vodoroslei bentosa severo-zapadnoi chasti Chernogo morya i prilegayushchikh vodoemov*. Kyiv : Naukova dumka, 1992, 115 p. (in Russ.)]
5. Гусляков Н. Е., Неврова Е. Л. *Состав диатомовых водорослей на твёрдых субстратах*

- в районе Севастопольской бухты / Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского АН УССР. Севастополь, 1987. 14 с. Деп. в ВИНТИ 29.04.87, № 3019-B87. [Guslyakov N. E., Nevrova E. L. *Sostav diatomovykh vodoroslei na tverdykh substratakh v raione Sevastopol'skoi bukhty* / Institut biologii yuzhnykh morei im. A. O. Kovalevskogo AN USSR. Sevastopol, 1987, 14 p. Dep. v VINITI 29.04.87, No. 3019-V87. (in Russ.)]
6. Зенкович В. П. *Морфология и динамика советских берегов Чёрного моря. Т. 2. Северо-западная часть*. Москва : АН СССР, 1960. 216 с. [Zenkovich V. P. *Morfologiya i dinamika sovetskikh beregov Chernogo morya. Vol. 2. Severo-zapadnaya chast'*. Moscow : AN SSSR, 1960, 216 p. (in Russ.)]
 7. Игнатов Е. И., Орлова М. С., Санин А. Ю. *Береговые морфосистемы Крыма*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2014. 266 с. [Ignatov E. I., Orlova M. S., Sanin A. Yu. *Beregovye morfosistemy Kryma*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2014, 266 p. (in Russ.)]
 8. Миронов О. Г., Кирюхина Л. Н., Алёмов С. В. *Санитарно-биологические аспекты экологии севастопольских бухт в XX веке* / НАН Украины, Институт биологии южных морей. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. 185 с. [Mironov O. G., Kirjukhina L. N., Alyomov S. V. *Sanitary-Biological Aspects of the Sevastopol Bays Ecology in XX Century* / NAS of Ukraine, the Institute of Biology of Southern Seas. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2003, 185 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1466>
 9. Неврова Е. Л. Донные диатомовые водоросли (Bacillariophyta) в районе филофорного поля Зернова (северо-западная часть Чёрного моря): таксономическое разнообразие и структура таксоцены // *Морской экологический журнал*. 2014а. Т. 13, № 3. С. 47–58. [Nevrova E. L. Benthic diatoms (Bacillariophyta) at Zernov's *Phyllophora* field (northern-western part of the Black Sea): Taxonomic diversity and structure of taxocene. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2014a, vol. 3, no. 13, pp. 47–58. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1370>
 10. Неврова Е. Л. Оценка разнообразия диатомовых бентоса (Bacillariophyta) у побережья Карадага (Чёрное море, Крым) // *100 лет Карадагской научной станции имени Т. И. Вяземского : сборник научных трудов* / ред. А. В. Гаевская, А. Л. Морозова. Симферополь : Н.Орианда, 2015. С. 462–492. [Nevrova E. L. Evaluation of benthic diatoms diversity (Bacillariophyta) near Karadag shore. In: *100 Years of the T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station : issue of scientific papers* / A. V. Gaevskaya, A. L. Morozova (Eds). Simferopol : N.Orianda, 2015, pp. 462–492. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/545>
 11. Неврова Е. Л. Состав и структура таксоцены бентосных диатомовых водорослей (Bacillariophyta) у мыса Фиолент (Крым, Чёрное море) // *Биология моря*. 2016. Т. 42, № 5. С. 334–342. [Nevrova E. L. The composition and structure of the benthic diatom taxocene (Bacillariophyta) near Cape Fiolent (the Crimea, the Black Sea). *Biologiya morya*, 2016, vol. 42, no. 5, pp. 334–342. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/wwwgtn>
 12. Неврова Е. Л. Структура и таксономическое разнообразие донных диатомовых в приустьевых зонах рек Бельбек и Чёрная (Юго-Западный Крым, Украина) // *Альгология*. 2013а. Т. 23, № 4. С. 471–492. [Nevrova E. L. Structure and taxonomical diversity of benthic diatom at estuaries of rivers Belbek and Chernaya (South-West Crimea, Ukraine). *Al'gologiya*, 2013a, vol. 23, no. 4, pp. 471–492. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/zqfoil>
 13. Неврова Е. Л. Таксономическое разнообразие и структура таксоцены бентосных диатомовых (Bacillariophyta) в Севастопольской бухте (Чёрное море) // *Морской экологический журнал*. 2013б. Т. 12, № 3. С. 55–67. [Nevrova E. L. Taxonomic diversity and structure of benthic diatom taxocene (Bacillariophyta) at Sevastopol Bay (the Black Sea). *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2013b, vol. 12, no. 3, pp. 55–67. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1296>
 14. Неврова Е. Л. Эколого-таксономическая оценка донных диатомовых в Балаклавской бухте (Юго-Западный Крым, Чёрное море) // *Альгология*. 2014б. Т. 24, № 1. С. 47–66. [Nevrova E. L. Taxonomic diversity and environmental assessment of benthic diatoms at Balaklava Bay (South-Western Crimea, the Black Sea,

- Ukraine). *Al'gologiya*, 2014b, vol. 24, no. 1, pp. 47–66. (in Russ.). <https://elibrary.ru/zqfold>
15. Неврова Е. Л., Ревков Н. К. Видовой состав таксоцена бентосных диатомовых водорослей (Bacillariophyta) бухты Ласпи (Чёрное море, Украина) // *Альгология*. 2003. Т. 13, № 3. С. 269–282. [Nevrova E. L., Revkov N. K. Species composition of taxocene of benthic diatoms (Bacillariophyta) of Laspi Bay (the Black Sea, Ukraine). *Al'gologiya*, 2003, vol. 13, no. 3, pp. 269–282. (in Russ.). <https://elibrary.ru/zqfohr>
 16. Неврова Е. Л. *Разнообразие и структура таксоценов бентосных диатомовых водорослей (Bacillariophyta) Чёрного моря* / ред. А. В. Гаевская ; Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН. Севастополь : ФИЦ ИнБЮМ, 2022. 329 с. [Nevrova E. L. *Diversity and Structure of Benthic Diatom Taxocenes (Bacillariophyta) of the Black Sea* / A. V. Gaevskaya (Ed.) ; A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas RAS. Sevastopol : IBSS, 2022, 329 p. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/12192>
 17. Павлова Е. В., Мурина В. В., Куфтаркова Е. А. Гидрохимические и биологические исследования в бухте Омега (Чёрное море, севастопольский шельф) // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное исследование ресурсов шельфа* : сборник научных трудов / НАН Украины ; Морской гидрофизический институт. Севастополь : [ЭКОСИ-Гидрофизика], 2001. Вып. 2. С. 159–176. [Pavlova E. V., Murina V. V., Kuftarkova E. A. Chemical and biological studies in the Omega Bay (the Black Sea, Sevastopol). In: *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe issledovanie resursov shel'fa* : sbornik nauchnykh trudov / NAN Ukrainy ; Morskoi gidrofizicheskii institut. Sevastopol : [EKOSI-Gidrofizika], 2001, iss. 2, pp. 159–176. (in Russ.). <https://elibrary.ru/ebesuv>
 18. Петров А. Н., Неврова Е. Л. Сравнительный анализ структуры таксоцена донных диатомовых (Bacillariophyta) в районах с различным уровнем техногенного загрязнения (Чёрное море, Крым) // *Морской экологический журнал*. 2004. Т. 3, № 2. С. 72–83. [Petrov A. N., Nevrova E. L. Comparative analysis of taxocene structures of benthic diatoms (Bacillariophyta) in regions with different level of technogenic pollution (the Black Sea, Crimea). *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2004, vol. 3, no. 2, pp. 72–83. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/748>
 19. Петров А. Н., Неврова Е. Л., Малахова Л. В. Многомерный анализ распределения бентосных диатомовых (Bacillariophyta) в поле градиентов абиотических факторов в Севастопольской бухте (Чёрное море, Крым) // *Морской экологический журнал*. 2005. Т. 4, № 3. С. 65–77. [Petrov A. N., Nevrova E. L., Malakhova L. V. Multivariate analysis of benthic diatoms distribution across the multidimensional space of the environmental factors gradient in Sevastopol Bay (the Black Sea, Crimea). *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2005, vol. 4, no. 3, pp. 65–77. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/812>
 20. Прошкина-Лавренко А. И. *Диатомовые водоросли бентоса Чёрного моря*. Москва : Изд-во АН СССР, 1963. 243 с. [Proshkina-Lavrenko A. I. *Diatomovye vodorosli bentosa Chernogo morya*. Moscow : Izd-vo AN SSSR, 1963, 243 p. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/12747>
 21. *Руководство по изучению морского микрофитобентоса и его применению для контроля качества среды* / Е. Л. Неврова, А. А. Снигирева, А. Н. Петров, Г. В. Ковалева ; ред. А. В. Гаевская. Севастополь ; Симферополь : Н.Орианда, 2015. 176 с. [Guidelines for Quality Control of the Black Sea. Microphytobenthos / E. L. Nevrova, A. A. Snigireva, A. N. Petrov, G. V. Kovaleva ; A. V. Gaevskaya (Ed.). Sevastopol ; Simferopol : N.Orianda, 2015, 176 p. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1395>
 22. Рябушко Л. И. Диатомовые водоросли обрастаний донной растительности Чёрного моря у мыса Омега // *Альгология*. 1994. Т. 4, № 1. С. 62–71. [Ryabushko L. I. Fouling diatoms of the benthic plants of the Black Sea by Cape Omega. *Al'gologiya*, 1994, vol. 4, no. 1, pp. 62–71. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/9934>
 23. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway / M. D. Guiry, G. M. Guiry (Eds) : [site], 2024. URL: <http://www.algaebase.org> [accessed: 10.07.2024].

24. Andersen R. A., Medlin L. K., Crawford R. M. An investigation of the cell wall components of *Actinocyclus subtilis* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 1986, vol. 22, iss. 4, pp. 466–479. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1986.tb02490.x>
25. Blanco S., Cejudo-Figueiras C., Tudesque L., Bécares E., Hoffmann L., Ector L. Are diatom diversity indices reliable monitoring metrics? *Hydrobiologia*, 2012, vol. 695, iss. 1, pp. 199–206. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1113-1>
26. Bodeanu N. Structure et dynamique de l'algoflore unicellulaire dans les eaux du littoral Roumain de la mer Noire. *Cercetari Marine "Recherches Marines"*, 1987–1988, no. 20/21, pp. 19–251.
27. Borja A., Elliott M., Andersen J. H., Cardoso A. C., Carstensen J., Ferreira J. G., Heiskanen A.-S., Marques J. C., Neto J. M., Teixeira H., Uusitalo L., Uyarra M. C., Zampoukas N. Good Environmental Status of marine ecosystems: What is it and how do we know when we have attained it? *Marine Pollution Bulletin*, 2013, vol. 76, iss. 1–2, pp. 16–27. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.08.042>
28. Catalogue of Diatom Names : database / E. Fourtanier, J. P. Kociolek (Comps). In: *California Academy of Sciences* : [site]. San Francisco, CA, 2011. URL: <https://researcharchive.calacademy.org/research/diatoms/names/index.asp> [accessed: 10.07.2024].
29. Clarke K. R., Gorley R. N. *PRIMER v6: User Manual. Tutorial*. Plymouth : PRIMER-E, 2006, 190 p.
30. Clarke K. R., Warwick R. M. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. 2nd edition. Plymouth : PRIMER-E Ltd., 2001, 176 p.
31. Ellingsen K. E., Clarke K. R., Somerfield P. J., Warwick R. M. Taxonomic distinctness as a measure of diversity applied over a large scale: The benthos of the Norwegian continental shelf. *Journal of Animal Ecology*, 2005, vol. 74, iss. 6, pp. 1069–1079. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2005.01004.x>
32. *Free Maps. D-maps.com* : [site], 2024. URL: <https://d-maps.com/m/mediterranean/mernoire/mernoire03.pdf> [accessed: 10.07.2024].
33. Gottschalk S., Kahlert M. Shifts in taxonomical and guild composition of littoral diatom assemblages along environmental gradients. *Hydrobiologia*, 2012, vol. 694, iss. 1, pp. 41–56. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1128-7>
34. Heino J., Mykrä H., Hämäläinen H., Aroviita J., Muotka T. Responses of taxonomic distinctness and species diversity indices to anthropogenic impacts and natural environmental gradients in stream macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, 2007, vol. 52, iss. 9, pp. 1846–1861. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01801.x>
35. *ImageJ (Image Processing and Analysis in Java)* : [site], 2025. URL: <https://imagej.net/ij/> [accessed: 05.03.2025].
36. *International Plant Names Index (IPNI)* / Royal Botanic Gardens, Kew : [site], 2024. URL: <https://www.ipni.org/> [accessed: 10.07.2024].
37. Izsak C., Price A. R. G., Hardy J. T., Basson P. W. Biodiversity of periphyton (diatoms) and echinoderms around a refinery effluent, and possible associations with stability. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 2002, vol. 5, iss. 1, pp. 61–70. <https://doi.org/10.1080/14634980260199963>
38. Keck F., Rimet F., Franc A. Phylogenetic signal in diatom ecology: Perspectives for aquatic ecosystems biomonitoring. *Ecological Applications*, 2016, vol. 26, iss. 3, pp. 861–872. <https://doi.org/10.1890/14-1966>
39. Leira M., Chen G., Dalton C., Irvine K., Taylor D. Patterns in freshwater diatom taxonomic distinctness along a eutrophication gradient. *Freshwater Biology*, 2009, vol. 54, iss. 1, pp. 1–14. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02086.x>
40. Levkov Z. *Amphora sensu lato*. Ruggell : A. R. G. Gantner Verlag K. G., 2009, 916 p. (Diatoms of Europe : Diatoms of the European inland waters and comparable habitats / H. Lange-Bertalot (Ed.) ; vol. 5).
41. Masouras A., Karaouzas I., Dimitriou E., Tsirtsis G., Smeti E. Benthic diatoms in river biomonitoring – present and future perspectives within the Water Framework Directive. *Water*, 2021, vol. 13, iss. 4, art. no. 478 (15 p.). <https://doi.org/10.3390/w13040478>
42. Nevrova E., Witkowski A., Kulikovskiy M., Lange-Bertalot H., Kociolek J.-P. A revision of the diatom genus *Lyrella* Karayeva (Bacillariophyta: Lyrellaceae) from the Black Sea, with descriptions of five new species. *Phytotaxa*, 2013, vol. 83, no. 1, pp. 1–38. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.83.1.1>

43. Nevrova E., Petrov A. Benthic diatoms species richness at Dvuyakornaya Bay and other coastal sites of Crimea (the Black Sea) under various environments. *Mediterranean Marine Science*, 2019a, vol. 20, no. 3, pp. 506–520. <https://doi.org/10.12681/mms.20319>
44. Nevrova E., Petrov A. Assessment of benthic diatoms taxonomic diversity at coastal biotopes with different anthropogenic impact (Crimea, the Black Sea). *Turkish Journal of Botany*, 2019b, vol. 43, no. 5, pp. 608–618. <https://doi.org/10.3906/bot-1903-43>
45. Petrov A., Nevrova E. Database on Black Sea benthic diatoms (Bacillariophyta): Its use for a comparative study of diversity peculiarities under technogenic pollution impacts. In: *Ocean Biodiversity Informatics* : proceeding of the International Conference of Marine Biodiversity Data Management, Hamburg, Germany, 29 Nov. – 1 Dec., 2004 / E. Vanden Berghe, W. Appeltans, M. J. Costello, P. Pissierssens (Eds). Paris : UNESCO/IOC, VLIZ, BSH, 2007, pp. 153–165. (IOC Workshop Report ; no. 202 ; VLIZ Special Publication ; no. 37).
46. Petrov A., Nevrova E., Terletskaia A., Milyukin M., Demchenko V. Structure and taxonomic diversity of benthic diatoms assemblage in a polluted marine environment (Balaklava Bay, Black Sea). *Polish Botanical Journal*, 2010, vol. 55, no. 1, pp. 183–197.
47. Petrov A. N., Nevrova E. L. Prognostic estimation of species richness of benthic Bacillariophyta. *International Journal on Algae*, 2013, vol. 15, iss. 1, pp. 5–25. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v15.i1.10>
48. Petrov A. N., Nevrova E. L. Numerical analysis of the structure of benthic diatom assemblages in replicate samples (Crimea, the Black Sea). In: *Diatom Research Over Time and Space* / J. P. Kociolek, M. S. Kulikovskiy, J. Witkowski, D. M. Harwood (Eds). Stuttgart, Germany : J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung, 2014, pp. 245–253. (Nova Hedwigia : Beiheft 143).
49. Rimet F., Bouchez A. Biomonitoring river diatoms: Implications of taxonomic resolution. *Ecological Indicators*, 2012, vol. 15, iss. 1, pp. 92–99. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.09.014>
50. Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. *The Diatoms. Biology and Morphology of the Genera*. Cambridge, UK : Cambridge University Press, 1990, 747 p.
51. Ryabushko L. I., Begun A. A., Barinova S. S., Balycheva D. S. The epipsammon diatoms of Kruglaya Bay (the Black Sea). I. Centric, araphid and monoraphid. *Botanica Pacifica. A Journal of Plant Science and Conservation*, 2022, vol. 11, no. 1, pp. 87–97. <https://doi.org/10.17581/bp.2022.11116>
52. SAS.Planet : [program]. In: *SASGIS* : [site], 2023. URL: <https://www.sasgis.org/sasplaneta/> [accessed: 10.07.2024].
53. Stenger-Kovács C., Hajnal É., Lengyel E., Buczkó K., Padisák J. A test of traditional diversity measures and taxonomic distinctness indices on benthic diatoms of soda pans in the Carpathian basin. *Ecological Indicators*, 2016, vol. 64, pp. 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.12.018>
54. Tokatli C., Solak C. N., Yılmaz E. Water quality assessment by means of bio-indication: A case study of Ergene River using biological diatom index. *Aquatic Sciences and Engineering*, 2020, vol. 35, iss. 2, pp. 43–51. <https://doi.org/10.26650/ASE2020646725>
55. Van de Vijver B., Wetzel C. E., Ector L. Analysis of the type material of *Planothidium delicatulum* (Bacillariophyta) with the description of two new *Planothidium* species from the sub-Antarctic Region. *Fottea*, 2018, vol. 18, iss. 2, pp. 200–211. <https://doi.org/10.5507/fot.2018.006>
56. Warwick R. M., Clarke K. R. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology*, 1998, vol. 35, iss. 4, pp. 532–543. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.3540523.x>
57. Warwick R. M., Clarke K. R. Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 2001, vol. 39, pp. 201–231.
58. Warwick R. M., Ashman C. M., Brown A. R., Clarke K. R., Dowell B., Hart B., Lewis R. E., Shillabeer N., Somerfield P. J., Tapp J. F. Inter-annual changes in the biodiversity and community structure of the macrobenthos in Tees Bay and the Tees estuary, UK, associated with local and regional environmental events. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, vol. 234, pp. 1–13. <https://doi.org/10.3354/meps234001>

59. Williams D. M., Morales E. A. *Pseudostaurosira medliniae* a new name for *Pseudostaurosira elliptica* (Gasse) Jung et Medlin. *Diatom Research*, 2010, vol. 25, iss. 1, pp. 225–226. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2010.9705843>
60. Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. *Diatom Flora of Marine Coasts. 1.* Ruggell ; Königstein : Gantner Verlag : Koeltz Scientific Books, 2000, 925 p. (Iconographia Diatomologica : Annotated Diatom Micrographs ; vol. 7: Diversity – Taxonomy – Identification / H. Lange-Bertalot (Ed.))

**BENTHIC DIATOMS (BACILLARIOPHYTA):
DIVERSITY AND HIERARCHICAL STRUCTURE
OF TAXOCENES ON SOFT BOTTOM
OFF THE KRUGLAYA BAY (THE BLACK SEA, CRIMEA)**

E. Nevrova

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

The Kruglaya Bay (or the Omega Bay) holds high recreational value due to its sheltered location within the Sevastopol region, extensive beach area, and shallow waters with the soft bottom. These features necessitate monitoring of marine biota state. This work was aimed at determining the species richness and hierarchical structure of benthic diatoms (Bacillariophyta) in the Kruglaya Bay insufficiently studied before and at comparing them with coastal biotopes off the Crimea being under various anthropogenic load. Based on results of a benthic survey in 2004, we studied the species richness of Bacillariophyta off the Omega Bay and analyzed the taxonomic diversity applying floristic and formalized methods and using taxonomic distinctness indices: TaxDI (AvTD and VarTD). In total, 264 species and intraspecific taxa of benthic diatoms were identified: 256 species, 73 genera, 35 families, 21 orders, and 3 classes. We found 70 species and 5 genera previously recorded by us as new to the Bacillariophyta flora of the northern Black Sea shelf, along with 5 species of diatoms previously described by us as new to science. The greatest species similarity was revealed both between habitats with the lowest anthropogenic load (the Omega Bay – the Dvuyakornaya Bay and the Omega Bay – the Laspi Bay) and between heavily polluted water areas (the Sevastopol Bay – the Karantinnaya Bay and the Sevastopol Bay – the Balaklava Bay) regardless of their geographical proximity and differences in hydrological and hydrophysical conditions. Bacillariophyta taxocenes from heavily polluted sites feature low species richness and high proportion of mono- and oligospecies branches due to reduction of low pollution-sensitive taxa. AvTD values exceeded the average expected level for the Black Sea Bacillariophyta flora. In conditionally clean waters, diatom taxocenes exhibited high species richness, numerous polyspecies branches, and a low proportion of mono- and oligospecies branches aggregating at different levels of a hierarchical tree. AvTD values are below the average expected level for the Black Sea diatom flora. Features of diatom taxocene structure from the compared sites are mediated by a taxa-specific response to combined environmental stressors. Using TaxDI when analyzing Bacillariophyta taxonomic diversity allows for statistically reliable assessment of marine coastal waters under different pollution regimes.

Keywords: Omega Bay, TaxDI, species richness, anthropogenic load

УДК 595.34(261.24)

**ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ
PSEUDOCALANUS ACUSPES (GIESBRECHT, 1881) (COPEPODA, CRUSTACEA)
В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ**

© 2025 г. Ю. Ю. Полунина¹, Д. М. Казакова^{1,2}, А. А. Кондрашов¹

¹Институт океанологии имени П. П. Ширшова РАН, Москва, Российская Федерация

²Балтийский федеральный университет имени Иммануила Канта, Калининград, Российская Федерация

E-mail: jul_polunina@mail.ru

Поступила в редакцию 21.03.2024; после доработки 28.03.2025;
принята к публикации 12.08.2025.

По материалам планктонных сборов, проведённых в юго-восточной части Балтийского моря (ЮВБ) на НИС Института океанологии имени П. П. Ширшова РАН, исследовали встречаемость, пространственное распределение и размерно-возрастную структуру популяции ключевого для экосистемы вида веслоногих ракообразных — *Pseudocalanus acuspes*. Современное состояние популяции *P. acuspes* в ЮВБ описано недостаточно полно. Пробы отбирали планктонной сетью WP2 ($\varnothing = 56$ см, размер ячеей 100 мкм) в разные сезоны методом вертикальных послонных ловов. Размерно-возрастную структуру популяции *P. acuspes* оценивали с использованием микроскопов, измеряли длину особей от начала цефалоторакса до конца фуркальных ветвей. Установлено, что в ранневесенний период количественные показатели, особенно численность *P. acuspes*, были в десятки раз выше, чем летом и осенью. Выявлено наличие прямой положительной средней связи между общей численностью вида и придонной солёностью вод в ЮВБ. На склоне Гданьской впадины отмечена максимальная численность и биомасса особей, в то время как в прибрежной зоне (до глубины 30 м) этот вид практически не встречался, за исключением единичных науплиусов. Выявлены особенности вертикального распределения: в весенний и осенний периоды численность и биомасса *P. acuspes* были максимальными ниже верхней границы галоклина, тогда как летом — в холодном промежуточном слое. Популяция этого вида в разные годы и сезоны была представлена всеми возрастными стадиями — ювенильными (науплиусами и копеподитами) и взрослыми особями, преимущественно самками. Максимальная доля науплиусов отмечена ранней весной (в среднем 70 %), что указывает на активное размножение рачков при температуре воды +4...+7 °С, предпочтительной для этого аркто-бореального вида. Размеры половозрелых особей варьировали от 1,03 до 1,63 мм; рачки были мельче, чем в других районах Мирового океана.

Ключевые слова: *Pseudocalanus*, численность, биомасса, структура популяции, зоопланктон, юго-восточная часть Балтийского моря

Планктонные веслоногие ракообразные рода *Pseudocalanus* Воеск, 1873 широко распространены в неритической зоне бореальных и арктических вод Северного полушария. Каляниды этого рода часто доминируют в зоопланктоне, они важны в пелагической экосистеме в качестве одного из основных пищевых объектов многих промысловых рыб; при этом отдельные его виды имеют сходную морфологию, что затрудняет видовую идентификацию. Дополнительные трудности привносит то, что несколько видов совместно обитают в одной акватории. Во многих работах специалисты не выделяют отдельные виды, а ограничиваются определением до уровня рода во избежание ошибок.

Ранее род *Pseudocalanus* включал шесть видов [Corkett, McLaren, 1979]. В водах Евразии встречались три — *Pseudocalanus elongatus* (Brady, 1865), *P. gracilis* Sars G. O., 1903 и *P. major* Sars G. O., 1900 [Бродский и др., 1983]. После ревизии В. W. Frost [1989] род насчитывает семь видов. В бассейне Атлантического океана идентифицировано пять представителей *Pseudocalanus*, в Северном море два — *P. elongatus* и *P. acuspes* Giesbrecht, 1881, в южной части Балтики отмечен только *P. acuspes* [Frost, 1989]. Вид, обитающий в Балтийском море, ранее относили к *P. elongatus* [Александров и др., 2009; Полунина и др., 2021; Щука, 2002; Flinkman et al., 1998; Möllmann et al., 2000]. Морфологические исследования особей из Балтийского моря не дали чёткого ответа о видовой принадлежности рачков в разных его районах. Генетическая идентификация копепод рода *Pseudocalanus* в Арконском бассейне Балтийского моря подтвердила наличие здесь вида *P. acuspes* [Bucklin et al., 2003]. В Борнхольмском бассейне присутствовали два вида — *P. elongatus* и *P. acuspes* — с количественным преобладанием второго [Grabbert et al., 2010; Renz, 2006]. В Финском заливе и Центральной Балтике подтверждено наличие только одного вида — *P. acuspes* [Holmborn et al., 2011].

В Южной Балтике нельзя исключить наличие *P. elongatus*: этот вид может проникать в Балтийское море из Северного моря при адвекции вод в придонном слое либо с поверхностными ветровыми течениями, вызванными сильными западными и северо-западными ветрами, что особенно характерно для осенне-зимнего периода. Учитывая соотношение этих двух видов в Борнхольмском бассейне, где были исследованы 262 рачка и среди них обнаружены только 2 экз. *P. elongatus* [Grabbert et al., 2010], можно предположить, что в юго-восточной части Балтийского моря (далее — ЮВБ) доля этого вида будет несущественной. Копеподы *P. acuspes* и *P. elongatus* схожи по внешнему виду и морфометрическим характеристикам; отличия выявлены в периодах их размножения, количестве поколений, продукции яиц и других показателях в Северном море и в Арконском и Борнхольмском бассейнах Балтийского моря [Renz, 2006; Renz et al., 2007, 2008].

Современных сведений о структуре популяции, размерах особей, пространственном распределении *P. acuspes* в ЮВБ очень мало. Цель работы — выявить особенности горизонтального и вертикального распределения *Pseudocalanus acuspes* и изучить структуру его популяции в ЮВБ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал отобран во время экспедиционных исследований Института океанологии имени П. П. Ширшова РАН (135-й рейс НИС «Профессор Штокман», 03.04.2017–07.04.2017; 48-й рейс НИС «Академик Борис Петров», 01.11.2021–11.11.2021; 61-й рейс ПС «Академик Иоффе», 28.06.2022–12.07.2022) в открытой (глубина до 110 м) и прибрежной (глубина < 30 м) частях исключительной экономической зоны России, в ЮВБ (рис. 1).

Температуру и солёность воды измеряли мультипараметрическими зондами Idronaut Ocean Seven 316S Plus и Sea & Sun CTD 90Mc, имеющими схожие характеристики. На каждой станции выполняли вертикальное CTD-зондирование разных гидрологических параметров для оперативного определения положения термо- и галоклина при выборе слоёв отбора проб зоопланктона.

Пробы зоопланктона отбирали в дневное время планктонной сетью WP2 (Ø = 56 см, размер ячеей 100 мкм). В 2017 г. пробы отбирали по следующим слоям: 1) верхнему квазиоднородному слою (далее — ВКС) (от верхней границы термоклина до поверхности); 2) слою от верхней границы галоклина до поверхности; 3) от дна до поверхности (тотальный лов). В 2021 и 2022 гг. пробы отбирали, используя планктонный замыкатель, по следующим горизонтам: 1) ВКС; 2) промежуточному слою (от верхней границы галоклина до верхней границы термоклина); 3) слою ниже скачка галоклина (от дна до верхней границы галоклина). Пробы фиксировали 4%-ным раствором формалина. Их камеральную и статистическую обработку проводили по общепринятым

методикам [Методические рекомендации, 1984], биомассу рассчитывали с использованием соотношения длины рачков и массы тела [Виноградов, Шушкина, 1987; Recommendations on Methods, 1985]. Всего обработано 77 проб: 37 в 2017 г., 33 в 2021 г. и 7 в 2022 г.

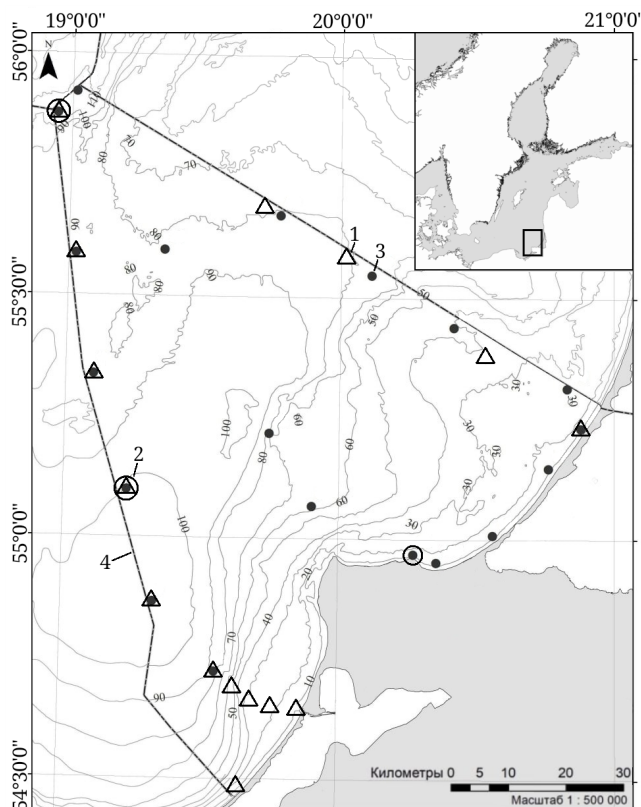


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб зоопланктона в юго-восточной части Балтийского моря. На карте Балтийского моря в верхнем правом углу прямоугольником выделен район исследований. 1 — станции апреля 2017 г.; 2 — станции июля 2022 г.; 3 — станции ноября 2021 г.; 4 — границы исключительной экономической зоны России

Fig. 1. Zooplankton sampling stations in the southeastern Baltic Sea. The research area is highlighted on the Baltic Sea map in the upper right corner. 1, stations in April 2017; 2, stations in July 2022; 3, stations in November 2021; 4, the borders of the exclusive economic zone of Russia

Для анализа размерно-возрастной структуры *P. acuspes* просмотрели 360 особей, которых сортировали по отдельным возрастным группам: науплиальные стадии, копеподиты (младшие — I–III стадии, старшие — IV–V стадии) и половозрелые самки и самцы. Все особи измерены под микроскопами МБС-10 (Россия) при увеличении $\times 32$ и Olympus Optical CX41 (Япония) при увеличении $\times 100$. Длину копеподитов и взрослых особей измеряли от верхнего края просомы до конца уросомы без учёта каудальных щетинок.

Для анализа данных использовали MS Office Excel 2010 и SPSS Statistics 23.0. Рассчитывали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (R) и проводили дисперсионный однофакторный анализ (ANOVA) для сравнения размерно-возрастных групп в разные сезоны и годы. Для оценки степени корреляции (тесноты связи) применяли шкалу Чеддока. Карты распределения построили с помощью программы CorelDRAW Standard 2020 на основе картосхемы, созданной в программной среде ArcGIS.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрологические условия. В акватории ЮВБ весной начался прогрев верхнего слоя воды, при этом на глубине 10–20 м формировались сезонный термоклин и ВКС (рис. 2). Температура в ВКС изменялась в диапазоне $+4,2 \dots +7,1$ °C, составляя в среднем $+5,2$ °C, что характеризует биологический сезон как ранневесенний (переход от зимнего сезона к весеннему). Максимальный прогрев воды отмечен у берега. Холодный промежуточный слой (далее — ХПС) располагался в интервале глубины 16–55 м, при этом его ядро было на глубине 45–46 м, где температура воды составляла $+3,4$ °C. Температура воды выше вершины галоклина была слабо стратифицирована. Солёность этого слоя составляла 7,2–8,7 PSU (2а на рис. 2). Верхняя граница галоклина

располагалась на глубине 55–65 м. В галоклине температура воды изменялась от +3,9 до +7,3 °С; солёность возрастала с глубиной. На склонах Гданьской и Готландской впадин величины придонной температуры и солёности составляли +7,5...+7,7 °С и 13,7 PSU и +6,8 °С и 12,4 PSU соответственно.

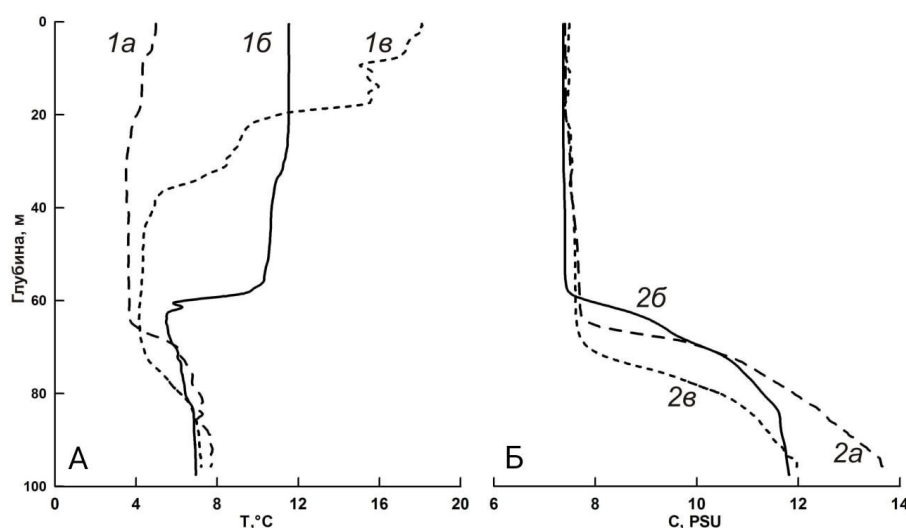


Рис. 2. Вертикальное распределение термохалинных характеристик на северо-восточном склоне Гданьской впадины в разные сезоны исследования. А — температура воды, °С; Б — солёность воды, PSU. 1а, 2а — весна 2017 г.; 1б, 2б — осень 2021; 1в, 2в — лето 2022 г.

Fig. 2. Vertical distribution of thermohaline indicators on the northeastern slope of the Gdansk Deep in different seasons of the study. А, water temperature, °С; Б, water salinity, psu. 1а, 2а, spring 2017; 1б, 2б, autumn 2021; 1в, 2в, summer 2022

Летом выявлена ступенчатая стратификация температуры в верхнем слое воды (рис. 2А), что указывает на импульсный характер прогрева. Толщина ВКС на северном склоне Гданьской впадины не превышала 10 м, температура в этом слое составляла +18,1 °С, солёность — 7,5 PSU. Самые большие градиенты температуры зафиксированы при хорошо выраженном ХПС — реликте осенне-зимнего выхолаживания. Ядро ХПС находилось на глубине 65 м, температура воды в нём составляла +4,1 °С, при этом солёность была почти такой же, как в ВКС, — 7,6 PSU. В придонном слое температура воды достигла +6,0...+7,0 °С, солёность возросла до 12,0 PSU (2в на рис. 2).

Осенью зарегистрированы выхолаживание ВКС и заглубление сезонного термоклина до перманентного галоклина (рис. 2). Температура в этом слое менялась незначительно, однако детальный анализ данных позволил выделить в нём ВКС с нижней границей до 35–47 м, температура и солёность которого характеризовались значениями +9,8...+11,8 °С и 7,1–7,4 PSU соответственно. Отмечена небольшая мощность ХПС: его толщина составляла около 10 м, ядро располагалось на глубине 48–58 м и имело термохалинные показатели +4,4...+4,6 °С и 7,6–8,5 PSU. Глубина залегания галоклина изменялась от 55 до 65 м, температура воды имела значение +5,8...+11 °С, солёность — 6,8–9,0 PSU (рис. 2). Придонный слой начинался с глубины 65–75 м и характеризовался температурой +5,4...+6,8 °С и солёностью 9,0–11,7 PSU.

На склоне Гданьской впадины придонная температура воды во все годы и сезоны была практически одинаковой, +7...+8 °С. Придонная солёность в апреле 2017 г. была на 2 PSU выше, чем в последующие годы исследований (рис. 2).

Количественные показатели и распределение. Выявлены существенные вариации количественных характеристик копеподы *P. acuspes* в разные сезоны. Весной численность вида изменялась от 0,01 до 57,9 тыс. экз.·м⁻³, в среднем составляя 17,1 тыс. экз.·м⁻³, то есть почти

13 % от общей численности зоопланктона. Биомасса рачков варьировала от 0,1 до 521,3 мг·м⁻³; среднее значение — 152,4 мг·м⁻³, или 21 % от общей биомассы зоопланктона. Летом в открытой части ЮВБ численность всех возрастных стадий *P. acuspes* изменялась от 1,3 до 1,9 тыс. экз·м⁻³ (в среднем 1,6 тыс. экз·м⁻³), а биомасса рачков варьировала от 27 до 53 мг·м⁻³ (в среднем 40 мг·м⁻³). Максимум численности осенью — 7,2 тыс. экз·м⁻³, средняя величина — 1,4 тыс. экз·м⁻³ (13,3 % общей численности зоопланктона). Биомасса осенью изменялась от 0,1 до 143,1 мг·м⁻³ при среднем значении 32,1 мг·м⁻³ (16,6 % общей биомассы зоопланктона). В целом количественные показатели *P. acuspes* были выше в весенний период, чем в другие. В разные сезоны доля изученного вида составляла 13–24 % общей численности и 17–29 % общей биомассы зоопланктона ЮВБ, что позволяет отнести вид к субдоминантным.

Анализ пространственного распределения *P. acuspes* выявил существенные отличия в прибрежной и открытой частях моря. Весной высокая численность рачков отмечена для глубоководных станций, расположенных на склоне Гданьской и Готландской впадин, — 13–58 тыс. экз·м⁻³ (рис. 3А). Доля каляниды в общей численности зоопланктона в открытой части моря составляла в среднем около 15 %. В прибрежной зоне (на глубине менее 30 м) численность вида была существенно ниже — 0,04–4 тыс. экз·м⁻³, а доля от общей численности зоопланктона сократилась до 2 %. При этом популяция *P. acuspes* в прибрежной зоне была представлена преимущественно ювенильными стадиями — науплиусами и младшими копеподами.

Летом *P. acuspes* на прибрежных станциях не отмечен. На глубоководных станциях в Гданьской и Готландской впадинах обилие вида составляло 24 % от общей численности и 21 % от общей биомассы зоопланктона (рис. 3Б).

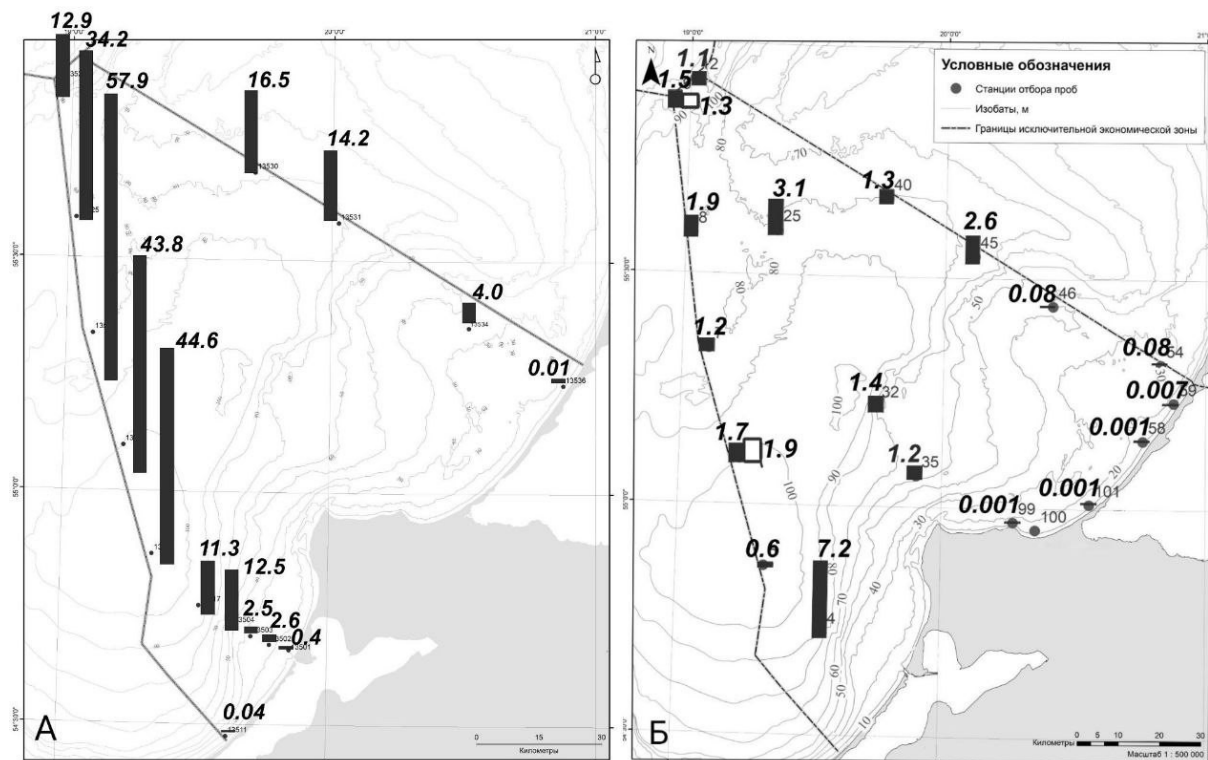


Рис. 3. Пространственное распределение *Pseudocalanus acuspes* (по численности, тыс. экз·м⁻³) в юго-восточной части Балтийского моря: А — апрель 2017 г.; Б — июль 2022 г. (белые столбики) и ноябрь 2021 г. (чёрные столбики)

Fig. 3. Spatial distribution of *Pseudocalanus acuspes* (by abundance, thousand ind·m⁻³) in the southeastern Baltic Sea: А, April 2017; Б, July 2022 (white columns) and November 2021 (black columns)

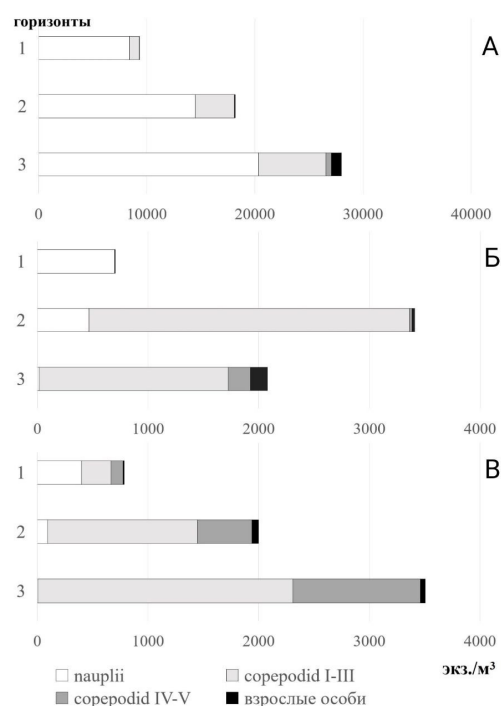
Осенью наиболее высокие значения количественных показателей ($3,1\text{--}7,2$ тыс. экз. $\cdot\text{м}^{-3}$) выявлены на станциях, расположенных на склонах Гданьской и Готландской впадин; доля *P. acuspes* от общей численности зоопланктона в среднем составляла 12 %. В прибрежной зоне численность рачков не превышала 100 экз. $\cdot\text{м}^{-3}$, их доля в зоопланктоне — 0,2 % (рис. 3Б).

Средняя численность *P. acuspes* летом и осенью была более чем в 10 раз меньше, чем ранней весной.

Выявлены следующие особенности вертикального распределения: весной и осенью максимальные величины численности и биомассы *P. acuspes* отмечены в слое воды ниже скачка галоклина, тогда как летом — в ХПС (рис. 4).

Рис. 4. Структура популяции *Pseudocalanus acuspes* (по численности, экз. $\cdot\text{м}^{-3}$) в разных слоях воды в юго-восточной части Балтийского моря в апреле 2017 г. (А), июле 2022 г. (Б) и ноябре 2021 г. (В). А, Б: 1 — от поверхности до верхней границы термоклина; 2 — от поверхности до верхней границы галоклина; 3 — от поверхности до дна. В: 1 — от поверхности до начала термоклина; 2 — от верхней границы термоклина до верхней границы галоклина; 3 — от верхней границы галоклина до дна

Fig. 4. The structure of *Pseudocalanus acuspes* population (by abundance, ind. $\cdot\text{m}^{-3}$) in different water layers in the southeastern Baltic Sea in April 2017 (А), July 2022 (Б), and November 2021 (В). А, Б: 1, from the surface to the thermocline upper boundary; 2, from the surface to the halocline upper boundary; 3, from the surface to the bottom. В: 1, from the surface the thermocline upper boundary; 2, from the thermocline upper boundary to the halocline upper boundary; 3, from the halocline upper boundary to the bottom



Структура популяции. Популяция *P. acuspes* в период исследования была представлена всеми стадиями развития — науплиусами, копеподами и половозрелыми самками и самцами. Весной в ВКС преобладали науплиусы (83–100 %), доля младших копеподитов не превышала 17 %, доли старших копеподитов и взрослых особей не превосходили 1 % (рис. 4А). Во всём столбе воды также преобладали науплиусы, составляя от 10 до 100 % всей популяции (в среднем 67 %); доля младших копеподитов варьировала от 5 до 41 % (в среднем 24 %), старших — от 0,2 до 11 % (в среднем 2 %), взрослых особей — от 0,6 до 37 % (в среднем 6 %). Половозрелые особи были представлены преимущественно самками, которые составляли почти 100 % (самцов было очень мало). В прибрежной зоне в популяции *P. acuspes* зарегистрированы исключительно науплиальные стадии (100 %).

Летом в ВКС преобладали науплиусы, составляя от 85 до 100 % популяции (рис. 4Б). В термоклине при снижении температуры воды доля науплиусов сократилась до 16 %, а доля младших копеподитов (I–III стадий) достигла 83 % от общего числа особей в популяции. Доля старших копеподитов и половозрелых особей в этих двух слоях в совокупности не превышала 1 %. В слое ниже верхней границы галоклина появились старшие копеподиты (IV–V стадий) (в среднем 10,5 %) и половозрелые особи (в среднем 8,5 %), при этом доля младших копеподитов составляла около 80 %, а доля науплиусов не превышала 1 % общей численности популяции.

Осенью в ВКС преобладали науплиусы — от 28 до 92 % всей популяции (в среднем 52 %) (рис. 4В). Доля младших копеподитов составила в среднем 33 %, старших копеподитов — 13 %. В данном слое отмечены взрослые особи (около 3 %), чего не было зарегистрировано в предыдущие сезоны; вероятно, это было обусловлено заглублением термоклина и перемешиванием вод в осенний сезон. В промежуточном слое преобладали копеподитные стадии (младшие копеподиты — 47–86 %, старшие копеподиты — 12–43 % всех особей в популяции), доли науплиальных стадий и взрослых особей в среднем не превышали 4 %. В слое ниже вершины галоклина доминировали младшие копеподиты, их доля изменялась от 62 до 74 %; доля старших копеподитов варьировала от 24 до 38 %, доля науплиусов не превышала 0,3 %, взрослых особей — 3 %, среди последних абсолютное большинство формировали самки (более 90 %). В прибрежной зоне преобладали науплиусы, их доля варьировала от 60 до 100 % (в среднем 75 %); остальную часть популяции составляли младшие копеподиты; старшие копеподиты и взрослые особи не отмечены.

Выявлено наличие прямой положительной средней связи между общей численностью вида и придонной солёностью вод ЮВБ по данным трёх сезонов ($R = 0,51$; $p = 0,002$; $n = 31$). Весной при ещё не прогревом поверхностном слое воды, когда температура на поверхности была ниже придонной (средняя поверхностная температура $+5,2$ °C, у дна $+6,0$ °C), отмечена высокая положительная прямая корреляция между общей численностью вида и придонной солёностью ($R = 0,70$; $p = 0,002$; $n = 15$) и температурой придонных вод ($R = 0,60$; $p = 0,009$; $n = 15$). Особенностью вертикального распределения вида было то, что в поверхностном слое воды массово обитали науплиусы. Кроме того, выявлена средняя отрицательная корреляция между численностью науплиусов и поверхностной температурой воды ($R = -0,64$; $p = 0,005$; $n = 15$). Летом обнаружены высокая положительная корреляция между численностью старших копеподитов и половозрелых особей и солёностью вод ($R = 0,83$; $p = 0,021$; $n = 7$) и высокая отрицательная корреляция между численностью младших копеподитов и температурой воды ($R = -0,87$; $p = 0,011$; $n = 7$). Осенью значимых корреляций между численностью рачков и термохалинными показателями в ВКС не выявлено. В слое ниже начала галоклина отмечены отрицательная средняя корреляция между общей численностью всех стадий каляниды и придонной температурой воды ($R = -0,54$; $p = 0,019$; $n = 15$) и положительная средняя связь между численностью всех стадий и придонной солёностью ($R = 0,48$; $p = 0,035$; $n = 15$).

Размерный состав. Популяция была представлена разными возрастными стадиями, каждая из которых имела свои размерные характеристики. Длина тела науплиусов изменялась в пределах 0,18–0,43 мм, причём самые крупные науплиусы обнаружены в весенний период (табл. 1). Длина младших копеподитов (I–III стадий) варьировала в пределах 0,45–0,70 мм, старших копеподитов (IV–V стадий) — от 0,88 до 1,38 мм (табл. 1). Длина взрослых половозрелых особей составляла 1,01–1,63 мм, при этом длина самок была больше, чем самцов (табл. 1), что часто наблюдается у веслоногих ракообразных. Все возрастные группы, кроме младших копеподитов, были крупнее весной, чем летом и осенью.

Науплиусы были достоверно мельче летом, чем весной и осенью ($F = 32,7$; $P < 0,001$); размеры весенних и осенних науплиусов достоверно не отличались ($F = 32,7$; $P = 0,013$). Младшие копеподиты весной были мельче, чем летом и осенью ($F = 34,2$; $P < 0,001$). Размеры старших копеподитов достоверно отличались во все сезоны; весной особи были самыми крупными, а осенью — самыми мелкими ($F = 13,0$; $P < 0,001$). Весной и летом длина самок не отличалась ($F = 6,2$; $P = 0,35$); осенью длина самок была меньше, чем весной ($F = 6,2$; $P = 0,002$), но статистически эти различия были незначимы ($F = 6,2$; $P = 0,098$). У самцов достоверных отличий размеров тела во все сезоны не выявлено ($F = 2,5$; $P = 0,092$).

Таблица 1. Средняя длина и диапазон её изменчивости (в скобках) у разновозрастных особей *Pseudocalanus acuspes* (мм) в апреле 2017 г., июле 2022 г. и ноябре 2021 г.

Table 1. Mean body length and its range (in parentheses) in *Pseudocalanus acuspes* individuals of different age (mm) in April 2017, July 2022, and November 2021

Стадия	Апрель 2017 г.	Июль 2022 г.	Ноябрь 2021 г.
Науплиусы	0,31 (0,20–0,43)	0,19 (0,15–0,25)	0,28 (0,18–0,38)
Копеподиты I–III	0,61 (0,45–0,78)	0,81 (0,70–0,93)	0,69 (0,50–0,80)
Копеподиты IV–V	1,19 (0,88–1,38)	1,10 (0,95–1,23)	0,95 (0,88–1,05)
Самки	1,36 (1,20–1,63)	1,34 (1,18–1,55)	1,25 (1,03–1,49)
Самцы	1,25 (1,05–1,33)	1,19 (1,01–1,30)	1,24 (1,18–1,46)

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ термохалинных условий в ЮВБ в период нашего исследования позволил выделить следующие закономерности: температура ниже галоклина в более солёном слое менялась незначительно во все сезоны, её колебания составили менее 1 °С, величины солёности в верхнем слое воды практически не изменялись. Положение и структура галоклина варьировали в небольших пределах. В ЮВБ сильная стратификация вод по плотности затрудняет вертикальный водообмен и препятствует аэрации глубинных вод. В это время температура слоя воды от поверхности до начала скачка плотности (до верхней границы галоклина) преимущественно формировалась за счёт конвекции и варьировала в широких пределах; температура ниже галоклина во все сезоны была практически постоянной. Вертикальное распределение солёности летом 2022 г. и осенью 2021 г. было сходным, а весной 2017 г. отличалось: тогда в придонном слое была зарегистрирована повышенная солёность, до 14 PSU, а в другие сезоны значение не превышало 12 PSU. Выявленные особенности весеннего сезона 2017 г. обусловлены, вероятно, значительным поступлением североморских вод в Балтику в 2014–2016 гг. [Naumann et al., 2016]. Большие затоки североморских вод наблюдаются нерегулярно, при этом солёная, более плотная и богатая кислородом вода распространяется по впадинам Балтийского моря [Matthäus et al., 2006]; это, видимо, и было зафиксировано весной 2017 г.

Численность *P. acuspes* в ЮВБ в период исследований варьировала от 0,01 до 57,9 тыс. экз.·м⁻³, причём его доля в общей численности и биомассе зоопланктона составляла 13–29 %, что позволило отнести его к субдоминантным видам зоопланктона ЮВБ. Большинство особей *P. acuspes*, особенно старшие копепоидиты и взрослые особи, встречались глубже 55 м, в слое воды с повышенной солёностью — ниже начала галоклина, тогда как в прибрежной зоне были отмечены только единичные науплиусы. Таким образом, в ЮВБ максимальное обилие *P. acuspes* выявлено глубже 55 м.

Весной зафиксирована высокая доля ювенильных особей рачков, особенно науплиальных стадий, что свидетельствует об активном размножении популяции в этот период при низкой температуре воды (+4...+7 °С), предпочтительной для аркто-бореального вида *P. acuspes*. Анализ количественных данных по другим районам Балтики показал, что максимальные значения его численности в Борнхольмском бассейне были зарегистрированы весной — 869 тыс. экз.·м⁻³ в апреле 2003 г. и 618 тыс. экз.·м⁻³ в мае 2002 г. [Renz, 2006]. В Гданьском заливе наибольшая численность рачков также отмечена весной — 11 тыс. экз.·м⁻³ в марте 2007 г. [Dzierzbicka-Glowacka et al., 2013]. В ЮВБ в ранневесенний период при колебаниях температуры воды в пределах +4...+7 °С численность *P. acuspes* была максимальной и в десятки раз превышала показатели летнего и осеннего сезонов. Нельзя исключить, что его высокая численность весной 2017 г. стала следствием

поступления североморских вод в ЮББ, которое фиксировали в 2014–2016 гг. [Naumann et al., 2016]. Отмечено увеличение придонной солёности в апреле 2017 г.; оно могло благоприятно повлиять на развитие *P. acuspes* в этом районе, однако не исключено, что с адвекцией вод сюда могли проникнуть особи из западных районов моря.

Анализ данных о количественном развитии *P. acuspes* в термохалинных условиях других акваторий показал следующее. В северной части Тихого океана, в Авачинской бухте, *P. acuspes* доминировал во все сезоны 1988–1989 гг., составляя 20–55 % численности копепод, а массовым он был летом и осенью [Samatov, 2001], при колебаниях поверхностной температуры в июле и августе от +11 до +21 °C [Потапов, 2014] и при изменениях солёности в пределах 1–25 PSU, достигая максимума при 32 PSU в придонном слое [Лепская и др., 2014]. В Чукотском море обитают четыре вида, относящихся к *Pseudocalanus*; среди них *P. acuspes* составляет от 50 до 90 % биомассы всех видов рода, при этом в областях с температурой воды выше +10 °C его численность снижается [Ershova et al., 2017]. В Белом море идентифицированы два вида — *P. minutus* и *P. acuspes* [Markhaseva et al., 2012]. Летом температура воды в открытых районах Белого моря не превышает +15 °C, а в прибрежных районах поднимается до +20 °C, тогда как зимой она снижается до отрицательных величин. При этом в открытом море солёность составляет 28–30 PSU, а в прибрежных районах существенно меньше — 0–5 PSU [Максимова, Чугайнова, 2014]. В Белом море максимальная интенсивность размножения *P. acuspes* отмечена при температуре воды +9 °C; при её повышении до +12 °C скорость размножения и удельная продукция популяции снижались [Ершова и др., 2016]. Таким образом, *P. acuspes* обитает в диапазоне солёности 1–30 PSU и температуре воды от отрицательных величин до +20 °C.

В ЮББ хорошо выражена стратификация вод. По многолетним данным, в разные сезоны солёность в поверхностном слое обычно составляет 6–8 PSU, температура воды варьирует в пределах +3...+18 °C. На глубине 55–70 м формируется перманентный галоклин, в придонном слое солёность достигает 9–14 PSU при температуре воды +3,2...+7,0 °C [Дубравин, 2017]. Таким образом, диапазоны изменений солёности и температуры в ЮББ соответствуют диапазонам, при которых обитает и размножается *P. acuspes*.

В период исследований популяция этого вида была представлена всеми возрастными группами, включая зрелых самок и самцов. Ранее показано, что в южной части Балтики на протяжении года формировалось только одно поколение *P. acuspes*. При этом максимальная численность науплиев была отмечена в марте, копеподитов I стадии — в мае, копеподитов II стадии — в июле, копеподитов III–IV стадий — в сентябре и октябре; зимующая группа обычно состояла из старших копеподитов и взрослых особей [Renz, Hirche, 2004]. В ЮББ, по нашим данным, доля самцов была крайне мала: весной и летом она не превышала 5 %, осенью возросла до 10 % численности половозрелой части популяции. Низкая доля самцов может быть обусловлена меньшей продолжительностью их жизни: они, в отличие от самок, достигнув половозрелости, перестают питаться [Corkett, McLaren, 1979; Renz, Hirche, 2004]. В западных районах Балтийского моря (Арконский и Борнхольмский бассейны) соотношение самцов и самок в апреле — июле 2004 г. было 1 : 5 [Renz, Hirche, 2004]. Наличие всех возрастных стадий, включая взрослых особей, позволило отнести популяцию этого вида в ЮББ к самовоспроизводящейся. Для более полной характеристики сезонного цикла развития и размножения вида в условиях ЮББ необходимы более частые сборы материала в течение одного года. В весенний период почти все возрастные группы рачков были крупнее, чем летом и осенью. У копепод существует значительная сезонная и межгодовая изменчивость размеров тела, что во многом обусловлено ключевыми факторами среды — температурой воды и обеспеченностью пищей, влияющими на продолжительность прохождения и рост разных возрастных стадий [Бродский и др., 1983]. Температура воды может детерминировать более 90 % изменчивости скорости роста копепод [Huntley, Lopez, 1992]. Вероятно, более крупные особи в весенний период формируются при низких температурах.

В ЮВБ размеры половозрелых самок *P. acuspes* варьировали в пределах 1,03–1,63 мм, самцов — 1,01–1,46 мм. Максимальные размеры особей, 1,05–1,63 мм, зарегистрированы в весенний период при низкой температуре воды во всей водной толще. В летний период в Авачинской бухте Тихого океана половозрелые *P. acuspes* достигали 1,45–2,20 мм [Samatov, 2001], в Белом море — 0,95–1,81 мм [Markhaseva et al., 2012]. Таким образом, *P. acuspes* в Балтийском море имел минимальные размеры в сравнении с размерами представителей этого вида из других районов Северного полушария.

Распределение *P. acuspes* по акватории ЮВБ является неравномерным, скопления численности и биомассы выявлены в открытой части моря глубже 55–65 м, где выражен галоклин. Более мелкие размеры половозрелых особей в Балтийском море, по сравнению с таковыми в других районах его ареала, и низкая доля самцов в популяции обусловлены, по-видимому, изолированностью балтийской популяции от других. Предположительно, аркто-бореальный вид *P. acuspes* сохранился в акватории Балтийского моря как элемент холодноводной реликтовой фауны в результате геологических ледниковых процессов, происходивших около 10 тыс. лет назад [Renz, 2006]. Гидрологические условия Балтийского моря и особенности экологии арктического вида *P. acuspes* способствовали его выживанию в более южных широтах, на краю ареала. Однако выявленные особенности структуры популяции и мелкие размеры особей позволяют предположить, что популяция рачков в Балтийском море находится в субоптимальных условиях.

Выводы:

1. В зоопланктоне юго-восточной части Балтийского моря выявлены существенные вариации численности и биомассы *Pseudocalanus acuspes* в разные годы и сезоны. Вид формировал в среднем 17–29 % общей биомассы зоопланктона, что позволило охарактеризовать его как субдоминантный в планктонном сообществе. Весной 2017 г. количественные показатели *P. acuspes* были в 4–10 раз выше, чем летом и осенью в последующие годы, что обусловлено, вероятно, повышенной солёностью придонных вод, благоприятной для развития вида в условиях Балтийского моря.
2. В ЮВБ максимальные численности *P. acuspes* отмечены на северо-восточном склоне Гданьской впадины, при этом в прибрежной зоне вид был малочислен и представлен младшими ювенильными стадиями. Анализ вертикального распределения *P. acuspes* показал, что весной и осенью его максимальная численность и биомасса наблюдались глубже верхней границы галоклина (глубже 55 м), тогда как летом — в холодном промежуточном слое. Выявлено наличие прямой положительной средней связи между общей численностью вида и придонной солёностью вод ЮВБ.
3. Популяция *P. acuspes* в ЮВБ была представлена всеми возрастными стадиями — науплиусами, копеподами и половозрелыми особями. В весенний период отмечена максимальная доля науплиусов (в среднем 70 %), что указывает на размножение вида при низкой температуре воды, предпочтительной для аркто-бореальных видов копепод. В другие сезоны в популяции преобладали копеподы, преимущественно младшие стадии; осенью увеличилась доля старших возрастных групп. Половозрелые особи были представлены в основном самками, доля самцов была низкой.
4. Размеры половозрелых особей *P. acuspes* варьировали в пределах 1,01–1,63 мм, что меньше, чем в других акваториях Северного полушария.

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России для ИО РАН (тема № FMWE-2024-0025).

Благодарность. Авторы благодарны заведующей лабораторией морской экологии Е. Е. Ежовой за поддержку этого исследования и сотрудникам лаборатории — за помощь в сборе материала. Авторы глубоко признательны рецензентам за ценные замечания и рекомендации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Александров С. В., Жигалова Н. Н., Зезера А. С. Многолетняя динамика зоопланктона в юго-восточном районе Балтийского моря // *Биология моря*. 2009. Т. 35, № 4. С. 241–248. [Aleksandrov S. V., Zhigalova N. N., Zezera A. S. Long-term dynamics of zooplankton in the southeastern Baltic Sea. *Biologiya morya*, 2009, vol. 35, no. 4, pp. 241–248. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/owdxqb>
2. Бродский К. А., Вышкварцева Н. В., Кос М. С., Мархасева Е. Л. *Веслоногие ракообразные (Copepoda: Calanoida) морей СССР и сопредельных вод*. Ленинград : Наука, 1983. 358 с. (Определители по фауне СССР, издаваемые ЗИН АН СССР ; № 135). [Brotsky K. A., Vyshkvaritseva N. V., Kos M. S., Markhaseva E. L. *Veslonogie rakoobraznye (Copepoda: Calanoida) morei SSSR i sopredel'nykh vod*. Leningrad : Nauka, 1983, 358 p. (Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemye ZIN AN SSSR ; no. 135). (in Russ.)]
3. Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. *Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана*. Москва : Наука, 1987. 240 с. [Vinoogradov M. E., Shushkina E. A. *Funktsionirovanie planktonnykh soobshchestv epipelagiali okeana*. Moscow : Nauka, 1987, 240 p. (in Russ.)]
4. Дубравин В. Ф. *Эволюция термохалинной структуры вод Балтийского моря* / Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН. Москва : Перо, 2017. 438 с. [Dubravin V. F. *Evolution of the Thermohaline Structure of the Baltic Sea Waters* / P. P. Shirshov Institute of Oceanology RAS. Moscow : Pero, 2017, 438 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/yagxfr>
5. Ершова Е. А., Кособокова К. Н., Воробьева О. В. Изменение интенсивности размножения двух видов копепод рода *Pseudocalanus* в Белом море в зависимости от температуры // *Океанология*. 2016. Т. 56, № 4. С. 592–598. [Ershova E. A., Kosobokova K. N., Vorobieva O. V. Changes in the egg production rate of two copepod species of the genus *Pseudocalanus* in relation to temperature in the White Sea. *Okeanologiya*, 2016, vol. 56, no. 4, pp. 592–598. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0030157416040031>
6. Лепская Е. В., Тепнин О. Б., Коломейцев В. В., Устименко Е. А., Сергеев Н. В., Виноградова Д. С., Свириденко В. Д., Походина М. А., Щеголькова В. А., Максименков В. В., Полякова А. А., Галямов Р. С., Горин С. Л., Коваль М. В. Исторический обзор исследований и основные результаты комплексного экологического мониторинга Авачинской губы в 2013 г. // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. 2014. № 34. С. 5–21. [Lepskaya E. V., Tepnin O. B., Kolomeitsev V. V., Ustimenko E. A., Sergeenko N. V., Vinogradova D. S., Sviridenko V. D., Pokhodina M. A., Schegolkova V. A., Maksimenkov V. V., Polyakova A. A., Galyamov R. S., Gorin S. L., Koval M. V. Historical review of studies of Avachinskaya Bay and principle results of complex ecological monitoring 2013. *Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana*, 2014, no. 34, pp. 5–21. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/stahaf>
7. Максимова М. П., Чугайнова В. А. *Гидрохимический и гидрологический режим прибрежной зоны Белого моря. Марикультура*. Москва : ИИУ МГОУ, 2014. 200 с. [Maksimova M. P., Chugainova V. A. *Gidrokhimicheskii i gidrologicheskii rezhim pribrezhnoi zony Belogo morya. Marikul'tura*. Moscow : IPU MGOU, 2014, 200 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/naedvs>
8. *Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах : зоопланктон и его продукция* / ред. Г. Г. Винберг, Г. М. Лаврентьева. Ленинград : Гос. НИИ озёрного и речного рыбного хоз-ва, 1984. 33 с. [Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoemakh : zooplankton i ego produktsiya / G. G. Vinberg, G. M. Lavrent'eva (Eds). Leningrad : Gos. NII ozernogo i rechnogo rybnogo khoz-va, 1984, 33 p. (in Russ.)]
9. Полунина Ю. Ю., Кречик В. А., Пака В. Т. Пространственная изменчивость зоопланктона и гидрологических показателей вод в южной и центральной части Балтийского моря в позднелетний сезон 2016 г. // *Океанология*. 2021. Т. 61, № 6. С. 958–968. [Polunina J. J., Krechik V. A., Paka V. T. Spatial

- variability of zooplankton and hydrological indicators of the waters of the southern and central Baltic Sea in late summer of 2016. *Okeanologiya*, 2021, vol. 61, no. 6, pp. 958–968. (in Russ.)). <https://doi.org/10.31857/S0030157421060113>
10. Потапов В. В. Гидрологическая характеристика Авачинской губы // *Фундаментальные исследования*. 2014. № 9–10. С. 2227–2231. [Potapov V. V. Hydrological characteristics of Avachinskaya Bay. *Fundamental'nye issledovaniya*, 2014, no. 9–10, pp. 2227–2231. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/socjuv>
 11. Щука Т. А. Характеристика современного состояния зоопланктона Балтийского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16. Москва, 2002. 28 с. [Shchuka T. A. *Kharakteristika sovremennogo sostoyaniya zooplanktona Baltiiskogo morya* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.16. Moscow, 2002, 28 p. (in Russ.)]
 12. Bucklin A., Frost B., Bradford-Grieve J., Allen L., Copley N. Molecular systematic and phylogenetic assessment of 34 calanoid copepod species of the Calanidae and Clausocalanidae. *Marine Biology*, 2003, vol. 142, iss. 2, pp. 333–343. <https://doi.org/10.1007/s00227-002-0943-1>
 13. Corkett C. J., McLaren I. A. The biology of *Pseudocalanus*. *Advances in Marine Biology*, 1979, vol. 15, pp. 1–231. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60404-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60404-6)
 14. Dzierzbicka-Glowacka L., Kalarus M., Janecki M., Musialik M., Mudrak S., Żmijewska M. I. Population dynamics of *Pseudocalanus minutus elongatus* in the Gulf of Gdansk (southern Baltic Sea) – experimental and numerical results. *Journal of Natural History*, 2013, vol. 47, iss. 5–12, pp. 715–738. <https://doi.org/10.1080/00222933.2012.722698>
 15. Ershova E. A., Questel J. M., Kosobokova K., Hopcroft R. R. Population structure and production of four sibling species of *Pseudocalanus* spp. in the Chukchi Sea. *Journal of Plankton Research*, 2017, vol. 39, iss. 1, pp. 48–64. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbw078>
 16. Flinkman J., Aro E., Vuorinen I., Viitasalo M. Changes in northern Baltic zooplankton and herring nutrition from 1980s to 1990s: Top-down and bottom-up processes at work. *Marine Ecology Progress Series*, 1998, vol. 165, pp. 127–136. <https://doi.org/10.3354/meps165127>
 17. Frost B. W. A taxonomy of the marine calanoid copepod genus *Pseudocalanus*. *Canadian Journal of Zoology*, 1989, vol. 67, no. 3, pp. 525–551. <https://doi.org/10.1139/z89-077>
 18. Grabbert S., Renz J., Hirche H.-J., Bucklin A. Species-specific PCR discrimination of species of the calanoid copepod *Pseudocalanus*, *P. acuspes* and *P. elongatus*, in the Baltic and North seas. *Hydrobiologia*, 2010, vol. 652, iss. 1, pp. 289–297. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0360-2>
 19. Holmborn T., Goetze E., Pöllupüü M., Põlumäe A. Genetic species identification and low genetic diversity in *Pseudocalanus acuspes* of the Baltic Sea. *Journal of Plankton Research*, 2011, vol. 33, iss. 3, pp. 507–515. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq113>
 20. Huntley M. E., Lopez M. D. G. Temperature-dependent production of marine copepods: A global synthesis. *The American Naturalist*, 1992, vol. 140, no. 2, pp. 201–242. <https://doi.org/10.1086/285410>
 21. Markhaseva E. L., Abramova A. A., Mingazov N. D. *Pseudocalanus acuspes* (Crustacea: Copepoda) from the White Sea. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, 2012, vol. 316, no. 1, pp. 57–70. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2012.316.1.57>
 22. Matthäus W., Nehring D., Feistel R., Nausch G., Mohrholz U., Lass H. The inflow of highly saline water into the Baltic Sea. In: *State and Evolution of the Baltic Sea, 1952–2005: A Detailed 50-year Survey of Meteorology and Climate, Physics, Chemistry, Biology, and Marine Environment* / R. Feistel, G. Nausch, N. Wasmund (Eds). Hoboken, NJ : Wiley, 2006, pp. 265–309. <https://doi.org/10.1002/9780470283134.ch10>
 23. Möllmann C., Kornilovs G., Sidrevics L. Long-term dynamics of main mesozooplankton species in the central Baltic Sea. *Journal of Plankton Research*, 2000, vol. 22, iss. 11, pp. 2015–2038. <https://doi.org/10.1093/plankt/22.11.2015>
 24. Naumann M., Nausch G., Mohrholz V. A succession of four major Baltic inflows in the period 2014–2016 – an overview of propagation and environmental change. In: *Multiple Drivers for Earth System Changes in the Baltic Sea Region* : proceedings of the 1st Baltic Earth Conference, 2016, pp. 13–17. (International Baltic Earth Secretariat Publication ; no. 9).
 25. *Recommendations on Methods for Marine Biological Studies in the Baltic Sea. Mesozooplankton Biomass Assessment* / Working Group 14 ;

- L. Hernroth (Ed.). Uppsala : The Baltic Marine Biologists, 1985, 26 p. (The Baltic Marine Biologists Publ. ; no. 10).
26. Renz J. *Life Cycle and Population Dynamics of the Calanoid Copepod Pseudocalanus spp. in the Baltic Sea and North Sea* : PhD Thesis / Universität Bremen. Bremen, 2006, 134 p. <https://epic.awi.de/id/eprint/15646/>
 27. Renz J., Hirche H.-J. Life cycle of *Pseudocalanus acuspes* in the Baltic Sea. In: 2004 ICES Annual Science Conference, Vigo, Spain. ICES CM, 2004, L:20, pp. 1–11. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.25349554>
 28. Renz J., Mengedot D., Hirche H.-J. Reproduction, growth and secondary production of *Pseudocalanus elongatus* Boeck (Copepoda, Calanoida) in the southern North Sea. *Journal of Plankton Research*, 2008, vol. 30, iss. 5, pp. 511–528. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbn016>
 29. Renz J., Peters J., Hirche H.-J. Life cycle of *Pseudocalanus acuspes* Giesbrecht (Copepoda, Calanoida) in the Central Baltic Sea: II. Reproduction, growth and secondary production. *Marine Biology*, 2007, vol. 151, iss. 2, pp. 515–527. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0510-2>
 30. Samatov A. D. *Pseudocalanus* species (Copepoda: Calanoida) in Avachinskaya Bay, South-eastern Kamchatka. *Russian Journal of Marine Biology*, 2001, vol. 27, iss. 4, pp. 218–226. <https://doi.org/10.1023/A:1011911319002>

SOME FEATURES OF DISTRIBUTION AND POPULATION STRUCTURE OF *PSEUDOCALANUS ACUSPES* (GIESBRECHT, 1881) (COPEPODA, CRUSTACEA) IN THE SOUTHEASTERN BALTIC SEA

Ju. Polunina¹, D. Kazakova^{1,2}, and A. Kondrashov¹

¹Shirshov Institute of Oceanology of RAS, Moscow, Russian Federation

²Immanuel Kant Baltic Federal University, Kaliningrad, Russian Federation

E-mail: jul_polunina@mail.ru

Based on plankton samples collected in the southeastern Baltic Sea (SEB) during research cruises of the Shirshov Institute of Oceanology of RAS, the occurrence, spatial distribution, and size and age structure of the key copepod species, *Pseudocalanus acuspes*, were studied. The current state of the *P. acuspes* population in the SEB remains insufficiently described. Sampling was carried out with a WP2 plankton net ($\varnothing = 56$ cm, mesh size of 100 μ m) in different seasons by vertical stratified haul method. The size and age structure of the *P. acuspes* population was evaluated under microscopes, and specimens were measured from the anterior margin of the cephalothorax to the tip of the caudal rami. Quantitative indicators, especially abundance, were 10-fold higher in the early spring than in summer and autumn. There was a direct positive correlation between the species abundance and salinity of the bottom water layer in the SEB. On the slope of Gdansk Deep, the highest abundance and biomass of this crustacean were noted, while in the coastal zone (down to a depth of 30 m), the species was practically not found, with the exception of single nauplii. Features of the vertical distribution were revealed: in spring and autumn, abundance and biomass of *P. acuspes* were the highest in a water layer below the halocline upper boundary, whereas in summer, in a cold intermediate layer. In different years and seasons, its population was represented by all developmental stages: juveniles (nauplii and copepodites) and adult individuals, mainly females. The proportion of nauplii was the highest in early spring (70% on average). It indicates active reproduction during this season, at water temperature of +4...+7 °C preferred by this arctic species. The size of adult individuals ranged 1.03 to 1.63 mm, and *P. acuspes* were smaller than copepods of other reported populations inhabiting various areas of the World Ocean.

Keywords: *Pseudocalanus*, abundance, biomass, population structure, zooplankton, southeastern Baltic Sea

УДК [594.133:575.2/.8](262.5+262.54)

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОЛЛЮСКА
ANADARA KAGOSHIMENSIS (TOKUNAGA, 1906)
КАК ВЕРОЯТНЫЕ СОСТАВЛЯЮЩИЕ АДАПТИВНОГО УСПЕХА ЭТОГО ВИДА
В АЗОВО-ЧЕРНОМОРСКОМ РЕГИОНЕ**

© 2025 г. Е. Е. Слынько^{1,2}, В. И. Рябушко², А. В. Кожара³, И. С. Ворошилова³,
А. Ю. Слынько¹, А. С. Баймухамбетова¹, В. Ш. Пашаев¹, А. Н. Мироновский⁴

¹ФГБОУ ВО «Российский биотехнологический университет (РОСБИОТЕХ)»,
Москва, Российская Федерация

²ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация

³ФГБУН «Институт биологии внутренних вод имени И. Д. Папанина РАН»,
Борок, Российская Федерация

⁴Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН, Москва, Российская Федерация
E-mail: elena.slynko.76@mail.ru

Поступила в редакцию 10.09.2024; после доработки 31.03.2025;
принята к публикации 12.08.2025.

Методами молекулярно-генетического и многомерного морфометрического анализа исследована инвазийная популяция двустворчатого моллюска рода *Anadara*, обитающая в Керченском проливе Азовского моря. Моллюски этого рода являются весьма успешными вселенцами в Азово-Черноморском бассейне, оказывая значительное влияние на местные биоценозы, что определяет актуальность исследования. Задачей работы было уточнить видовую принадлежность и проанализировать генетический и фенотипический полиморфизм анадары в Керченском проливе в контексте её адаптивных возможностей и инвазионного успеха. Подтверждена принадлежность исследованной популяции к виду *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). Для представителей этой популяции изучена изменчивость 6 морфометрических признаков раковины и полиморфизм фрагмента гена цитохромоксидазы I. Генетическое разнообразие в исследуемой выборке оказалось не ниже, чем в некоторых нативных популяциях анадары. Анализ морфологической изменчивости даёт основания полагать, что в индивидуальном развитии особей рассматриваемой популяции *A. kagoshimensis* имеет место несколько каналов онтогенеза. Высказано предположение, что это обстоятельство способствовало адаптивному успеху анадары в Азово-Черноморском бассейне.

Ключевые слова: *Anadara kagoshimensis*, цитохромоксидаза I, Чёрное море, Керченский пролив, чужеродный вид, адаптация, генетическое разнообразие

Со второй половины XX в. Средиземноморский бассейн, к которому принадлежат Азовское и Чёрное моря, является ареной массового распространения чужеродных видов моллюсков. Значительную их часть составляют так называемые лессепсианские мигранты, проникшие в Средиземноморье с юго-востока через Суэцкий канал. Видное место в этой категории занимает анадара *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) — крупный двустворчатый моллюск семейства Arcidae Lamarck, 1809, оказавший в ходе освоения бассейна существенное воздействие на сообщества

бентали морского шельфа. Этот вид внесён в список 100 наиболее опасных инвазийных видов Средиземноморского бассейна [Streftaris, Zenetos, 2006] и акватории России [Солдатов и др., 2018]. Он упоминается в одном ряду с такими успешными вселенцами, как рапана *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), гигантская устрица *Magallana gigas* (Thunberg, 1793) и песчаная мия *Mya arenaria* Linnaeus, 1758 [Орленко, 1994; Переладов, 2013; Streftaris, Zenetos, 2006].

Современная область инвазии анадары включает Средиземное, Мраморное, Чёрное и Азовское моря (акватории Болгарии, Румынии, Украины, России, Грузии и Турции), а также атлантическое побережье Испании и Франции [Bañón et al., 2015]. Её вселение из Индо-Пацифики в водоёмы-реципиенты обычно связывают с многократным непреднамеренным заносом свободно плавающих личинок в балластных водах судов. Впервые за пределами нативного ареала моллюск был отмечен в 1968 г. в Чёрном море [Киселёва, 1992], а всего год спустя его обнаружили в Адриатическом море [Ghisotti, 1973]. Первоначально находки были идентифицированы как *Scapharca* cfr. *cornea* (Reeve, 1844) [accepted name *Anadara cornea* (Reeve, 1844)], *Scapharca inaequivalvis* (Bruguère, 1789) [accepted name *Anadara inaequivalvis* (Bruguère, 1789)] и *Cunearca cornea-inaequivalvis* [accepted name *Anadara inaequivalvis* (Bruguère, 1789)] [Иванов, 1991; Киселёва, 1992; Ghisotti, 1973; Ghisotti, Rinaldi, 1976; Gomoiu, 1984]. Согласно результатам генетического анализа [Krapal et al., 2014; Lee, Kim, 2003; Tanaka, Aranishi, 2014], моллюсков, регистрируемых в акваториях Европы под этими видовыми названиями, следует отнести к *A. kagoshimensis*. Однако В. В. Анистратенко с соавторами [Anistratenko et al., 2014], изучавшие конхологическую изменчивость азово-черноморских анадар, пришли к выводу, что характер и границы этой изменчивости соответствуют таковым у *A. inaequivalvis* из типового местообитания — Коромандельского берега Индии.

Благодаря различным адаптациям, прежде всего к гипоксическим условиям среды, и широкой экологической пластичности анадара способна заселять высокоэвтрофированные акватории, при этом она встречается в значительном диапазоне солёности [Анистратенко, Халиман, 2006]. Образуя поселения с высокой численностью и биомассой, она выступает как вид-эдификатор, создавая ядро консорции [Бондарев, 2020]. Уже к 2013 г. на некоторых участках Керченского пролива анадара стала одним из самых массовых видов зообентоса [Ревков, 2016]. Между тем в ходе конкуренции за субстрат *A. kagoshimensis* способна эффективно вытеснять аборигенные виды, прежде всего представителей рода *Cerastoderma* Poli, 1795 [Анистратенко, Халиман, 2006; Öztürk, 2021]. Известно также, что в Азово-Черноморском бассейне этот вид обладает высокой морфологической изменчивостью как раковины, так и мягкого тела [Финогенова и др., 2012; Anistratenko et al., 2014].

Задачами настоящей работы стали уточнение видовой принадлежности и анализ генетического и фенотипического полиморфизма этого массового моллюска-вселенца в Азово-Черноморском бассейне в контексте его адаптивных возможностей и инвазионного успеха.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для проведения молекулярно-генетического анализа в 2018 г. в Керченском проливе было собрано 15 половозрелых особей анадары длиной от 37 до 41 мм. Сразу после доставки живых моллюсков в лабораторию их извлекали из раковин, затем брали пробы из тканей ноги, которые фиксировали в 96%-ном этаноле. Тотальную ДНК выделяли при помощи набора innuPREP DNA Mini Kit (Analytik Jena, Германия). Амплификацию фрагмента митохондриального гена первой субъединицы цитохромоксидазы (COI), длиной приблизительно 630 пар нуклеотидов (п. н.), проводили с использованием праймеров COI-4L (прямой) 5'-GGTGTGTGTTTAAGATTTTCAACA-3' [Lee, Kim, 2003] и HCO2198 (обратный) 5'-TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA-3' [Folmer et al., 1994]. В качестве

амплификационных смесей использовали готовые лиофилизированные реакционные смеси (мастер-миксы), предназначенные для проведения амплификации ДНК, в объёме 20 мкл. Мастер-миксы содержали все необходимые для проведения отдельной реакции компоненты, включая ингибированную для «горячего старта» Таq ДНК-полимеразу, дезоксирибонуклеотиды и краску для электрофореза (производитель — ООО «Научно-производственная фирма «Генлаб»», Москва). Полимеразную цепную реакцию проводили согласно протоколу: +94 °C — 2 мин 30 с; 35 циклов (+94 °C — 30 с, +58 °C — 1 мин, +72 °C — 1 мин, +72 °C — 10 мин). ПЦР-продукты секвенировали на базе ЗАО «Евроген» (Москва) в прямом и обратном направлениях. Полученные нами гаплотипы депонированы в международной базе данных NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) под номерами MK992370 – MK992374.

Нуклеотидные последовательности просматривали с помощью программы MEGA6 [Tamura et al., 2013]. Для сравнения полученных нами последовательностей с последовательностями, имеющимися в базе данных NCBI [2025], применяли программу BLAST [Johnson et al., 2008]. Расчёты параметров генетической изменчивости и тесты на нейтральность [Fu, 1997; Tajima, 1989] проводили с использованием программного пакета DNASP 5.10 [Librado, Rozas, 2009] и Arlequin ver 3.1 [Excoffier, Lischer, 2010].

Построение медианной сети гаплотипов COI выполняли в программе Network v. 10.2.0.0, используя алгоритм median joining [Bandelt et al., 1999]. В ходе анализа дополнительно применяли следующие нуклеотидные последовательности *A. kagoshimensis* из NCBI: MF426975 – MF426984, KM267562 – KM267563, KT266828, ON716108, AB854409 – AB854417, AB854403 – AB854408, AB854359 – AB854402, KF417435 – KF417440, KJ490940, KJ490941. Для построения медианной сети все нуклеотидные последовательности были укорочены до 450 п. н. в соответствии с наименьшей длиной фрагментов, представленных в международной базе для других инвазивных популяций.

Для анализа морфологической изменчивости у тех же 15 моллюсков, что были использованы для генетического анализа, измеряли 6 признаков (рис. 1, табл. 1).

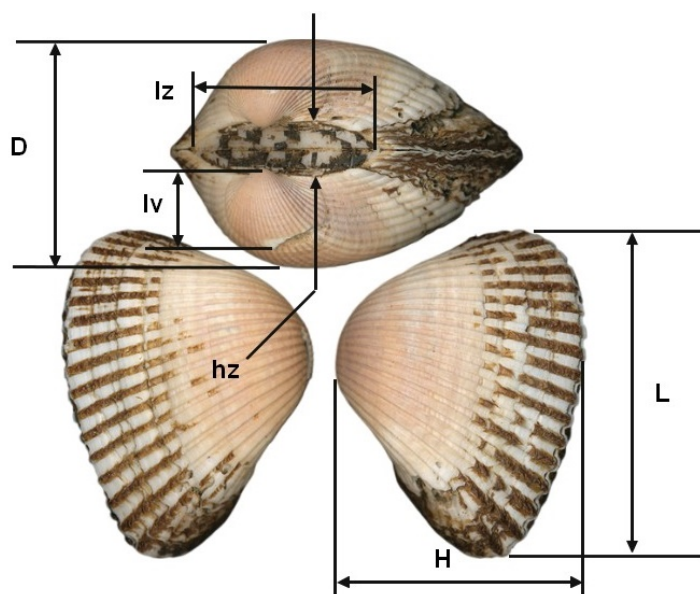


Рис. 1. Схема промеров особей *Anadara kagoshimensis*: L — длина раковины; H — высота раковины; D — ширина раковины; lz — длина лигамента; hz — ширина лигамента; lv — ширина макушки раковины

Fig. 1. Scheme of measurements of *Anadara kagoshimensis* specimens: L, shell length; H, shell height; D, shell width; lz, ligament length; hz, ligament width; lv, width of the top of the shell

Таблица 1. Абсолютные значения промеров признаков 15 особей *Anadara kagoshimensis***Table 1.** Absolute values of measurements of the characters for 15 *Anadara kagoshimensis* individuals

Номер особи	Промеры, мм					
	L	H	D	lz	hz	lv
1	41	33	28	25	4	13
2	41	32	27	21	4	9
3	40	31	28	21	5	11
4	39	32	27	23	4	11
5	40	31	26,5	20	5	9
6	38	28	26	21	4	12
7	34	28	25	17	5	10
8	40	31	26	19	5	12
9	39	31	27	20	5	11
10	38	31	27	18	4	10
11	37	29	25	19	4	11
12	39	32	28,5	23	5	13
13	37	31	24	20	4	10
14	37	30	25	19	4	12
15	38	32	27	18	5	9

Примечание: обозначения признаков — как на рис. 1.

Note: designation of the characters is the same as in Fig. 1.

Кластерный анализ и анализ главных компонент (далее — АГК) выполнены средствами статистического пакета NTSYS 2.02k [Rohlf, 1998]; канонический дискриминантный анализ, включая определение вероятности принадлежности особи к группам, выделенным в результате кластерного анализа, — средствами пакета Statistica 6. Априорную вероятность отнесения к группе принимали пропорциональной объёму группы. В расчётах использовали индексы отношения абсолютных значений промеров к длине раковины (L). По стандартизованным значениям индексов вычисляли квадраты многомерных расстояний Евклида (E^2) между особями для оценки отношений сходства и различий. Кластерный анализ матриц морфологических дистанций проводили методом полной связи (complete linkage). В АГК собственные векторы рассчитывали по корреляционной матрице. Длина вектора принималась равной 1. При построении графиков, иллюстрирующих результаты АГК, наряду с традиционным (распределение особей в координатах ГК1 и ГК2) применён подход, известный под названием метода онтогенетических каналов [Мина, 2001; Мина и др., 2010; Mina et al., 1996]. Его использование при анализе морфологического разнообразия экологических форм крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* (sensu Banister, 1973) [Banister, 1973] и алтайских османов рода *Oreoleuciscus* Warpachowski, 1889 продемонстрировало, что каждой экологической форме изучаемых групп рыб соответствует свой онтогенетический канал [Мина, 2001; Мироновский и др., 2014; Mina et al., 1996]. Позже была показана справедливость обратного: выявление обособленных каналов в популяционном онтогенезе может свидетельствовать о высокой экологической пластичности данной популяции, ведущей к появлению морфо-экологических форм [Дгебуадзе и др., 2017, 2020; Мироновский и др., 2019].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Генетическое разнообразие. В выборке из 15 проанализированных особей анадары Керченского пролива для фрагмента гена COI длиной 450 п. н. выявлено 5 гаплотипов, различающихся на 1–2 нуклеотидные замены, что отвечает уровню различий 0,22 и 0,44 % соответственно (рис. 2). Более половины особей исследованной выборки (8 экз., или 53,3 %) оказались

носителями гаплотипа Н1 (табл. 2); остальные гаплотипы были представлены 1–3 экз. Обнаруженные нами варианты нуклеотидных последовательностей идентичны таковым из популяций акваторий Японии и Южной Кореи. Два гаплотипа, Н3 и Н4, фиксируются нами впервые (рис. 2, табл. 2).

Таблица 2. Обозначения гаплотипов и номера нуклеотидных последовательностей в NCBI

Table 2. Haplotype designations and nucleotide sequence numbers in NCBI

Гаплотип	Номер в NCBI	Номера нуклеотидных последовательностей из международной базы данных NCBI, идентичных таковым в нашей работе
Н1	МК992371	AB854359, AB854381, AB854396, AB854379, AB854369
Н2	МК992370	AB854408
Н3	МК992373	–
Н4	МК992372	–
Н5	МК992374	AB854406, AB854370, AB854360

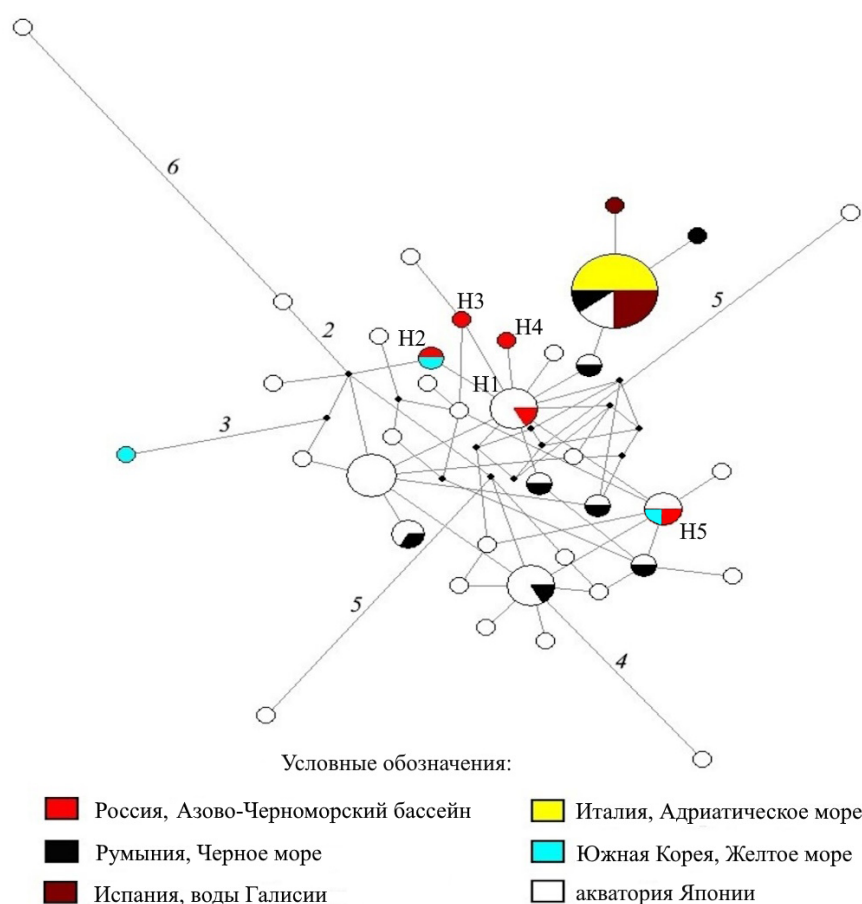


Рис. 2. Медианная сеть гаплотипов фрагмента гена COI (450 пар нуклеотидов) *Anadara kagoshimensis*. Если число мутационных замен между гаплотипами больше 1, это указано над отрезком, соединяющим гаплотипы. Диаметр круга, обозначающего гаплотип, пропорционален частоте его встречаемости. Чёрными точками обозначены медианные векторы — ещё не обнаруженные или исчезнувшие варианты последовательностей

Fig. 2. Median haplotype network of the COI gene fragment (450 base pairs) of *Anadara kagoshimensis*. If the number of mutational substitutions between haplotypes exceeds 1, it is indicated above the segment connecting the haplotypes. The diameter of the circle denoting the haplotype is proportional to its frequency of occurrence. Black dots indicate median vectors – not yet discovered or disappeared sequence variants

Нуклеотидное разнообразие, число гаплотипов и нуклеотидных замен в нашей выборке несколько меньше, тогда как значения гаплотипического разнообразия не ниже, чем в некоторых выборках из нативных популяций (табл. 3).

Таблица 3. Показатели генетического разнообразия фрагмента митохондриального гена COI в инвазийной популяции *Anadara kagoshimensis* Керченского пролива (Азово-Черноморский бассейн) и в выборках из нативного ареала

Table 3. Indices of genetic diversity of the mitochondrial COI gene fragment in the invasive population of *Anadara kagoshimensis* of the Kerch Strait (Azov–Black Sea basin) and in samples from its native area

Популяция	<i>n</i>	<i>h</i>	Hd	π (%)	Ns
Керченский пролив (Азово-Черноморский бассейн)	15	5	$0,71 \pm 0,11$	$0,16 \pm 0,04$	4
Жёлтое море*	20	6	$0,45 \pm 0,14$	$0,19 \pm 0,15$	9
Акватория Японии*, min/max (8 выборок)	14/36	7/15	$0,65 \pm 0,09$ / $0,93 \pm 0,02$	$0,22 \pm 0,16$ / $0,59 \pm 0,36$	7/17

Примечание: *n* — число изученных экземпляров; *h* — число гаплотипов; Hd — гаплотипическое разнообразие; π — нуклеотидное разнообразие; Ns — число нуклеотидных замен между последовательностями особей в исследуемых популяциях. * — данные из [Tanaka, Aranishi, 2014].

Note: *n*, number of studied specimens; *h*, number of haplotypes; Hd, haplotypic diversity; π , nucleotide diversity; Ns, number of nucleotide substitutions between the sequences of individuals in the studied populations. *, data from [Tanaka, Aranishi, 2014].

Значения тестов на нейтральность отрицательны, при этом их отличия от теоретически ожидаемых значений незначительны ($p > 0,02$).

Морфологическая изменчивость. На дендрограмме, отражающей фенетические отношения особей анадары по совокупности рассматриваемых признаков, провизорно можно выделить четыре кластера — А, Б, В и Г (рис. 3).

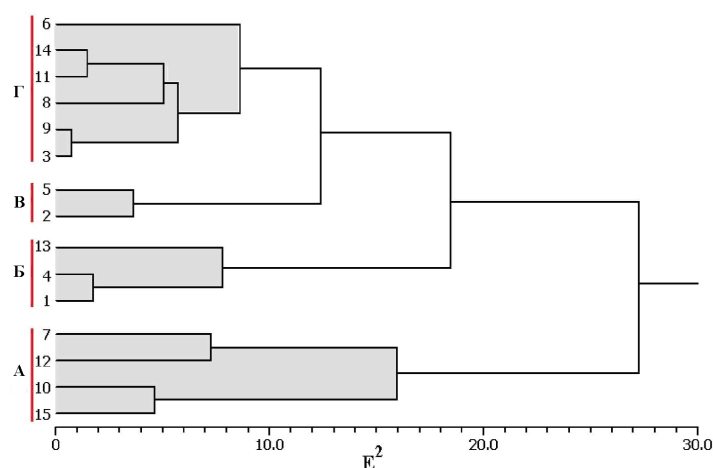


Рис. 3. Дендрограмма сходства особей *Anadara kagoshimensis* Керченского пролива по совокупности морфологических признаков; 1–15 — номера особей; А–Г — обозначения кластеров; E^2 — расстояние Евклида в квадрате

Fig. 3. A dendrogram of the similarity of *Anadara kagoshimensis* individuals of the Kerch Strait according to the set of morphological characters; 1–15, numbers of individuals; А–Г, designations of clusters; E^2 , squared Euclidean distance

Эти предварительно выявленные группы были подвергнуты дискриминантному анализу. Его результаты продемонстрировали, что в координатах первых двух дискриминантных функций особи групп, соответствующих четырём кластерам дендрограммы на рис. 3, отчётливо между собой разобщены (рис. 4).

Расчёты показали, что апостериорная (то есть с учётом вычисленных значений дискриминантных функций) вероятность принадлежности каждой исследуемой особи к группе, соответствующей одному из кластеров дендрограммы на рис. 3, стремится к 1, а вероятность ошибочной

классификации любой особи существенно ниже принимаемого в большинстве биологических исследований уровня значимости $p = 0,05$ (а в подавляющем большинстве случаев и уровня $p = 0,01$) (табл. 4).

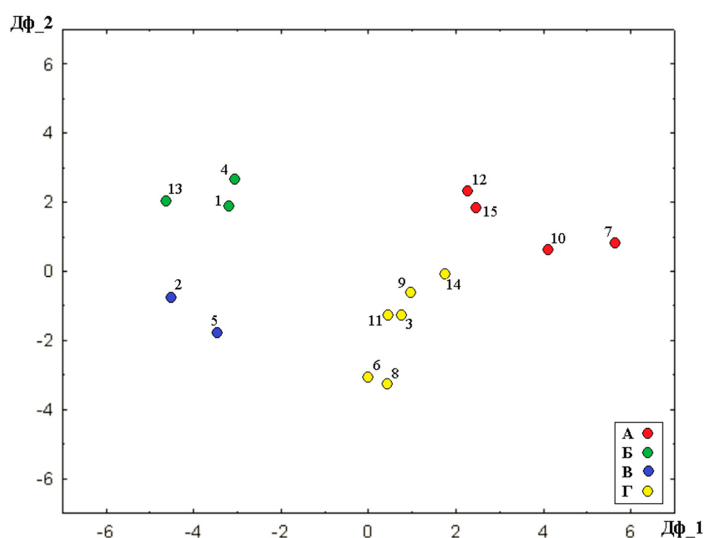


Рис. 4. Распределение особей *Anadara kagoshimensis* Керченского пролива в координатах первой (Дф_1) и второй (Дф_2) дискриминантных функций. Нумерация особей и обозначения групп — как на рис. 3

Fig. 4. Distribution of *Anadara kagoshimensis* individuals of the Kerch Strait in coordinates of the first (Дф_1) and second (Дф_2) discriminant functions. Numbering of individuals and group designations are the same as in Fig. 3

Таблица 4. Апостериорная вероятность отнесения особей *Anadara kagoshimensis* к одному из кластеров дендрограммы (см. рис. 3)

Table 4. Posterior probability of assigning *Anadara kagoshimensis* individuals to one of the dendrogram clusters (see Fig. 3)

Особь группы	Группа А	Группа Б	Группа В	Группа Г
А(7)	$p > 0,999$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$
А(10)	$p > 0,999$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$
А(12)	$p > 0,990$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p = 0,003$
А(15)	$p > 0,999$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$
Б(1)	$p < 0,001$	$p > 0,999$	$p < 0,001$	$p < 0,001$
Б(4)	$p < 0,001$	$p > 0,999$	$p < 0,001$	$p < 0,001$
Б(13)	$p < 0,001$	$p > 0,999$	$p < 0,001$	$p < 0,001$
В(2)	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p > 0,999$	$p < 0,001$
В(5)	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p > 0,999$	$p < 0,001$
Г(3)	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p > 0,999$
Г(8)	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p > 0,999$
Г(9)	$p = 0,005$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p > 0,990$
Г(11)	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p > 0,999$
Г(14)	$p = 0,013$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p > 0,990$
Г(6)	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p > 0,999$

Примечание: литерами обозначены группы, соответствующие кластерам дендрограммы; цифрами в скобках — номера особей.

Note: the letters indicate the groups corresponding to the dendrogram clusters; the digits in parentheses are the numbers of the individuals.

Изложенное выше даёт весомые основания полагать, что разделение 15 особей анадары на 4 морфологически обособленные группы — это не случайность, но объективное отражение морфологической неоднородности популяции.

Результаты анализа изменчивости изучаемых особей методом главных компонент соответствуют описанным выше (рис. 5, табл. 5).

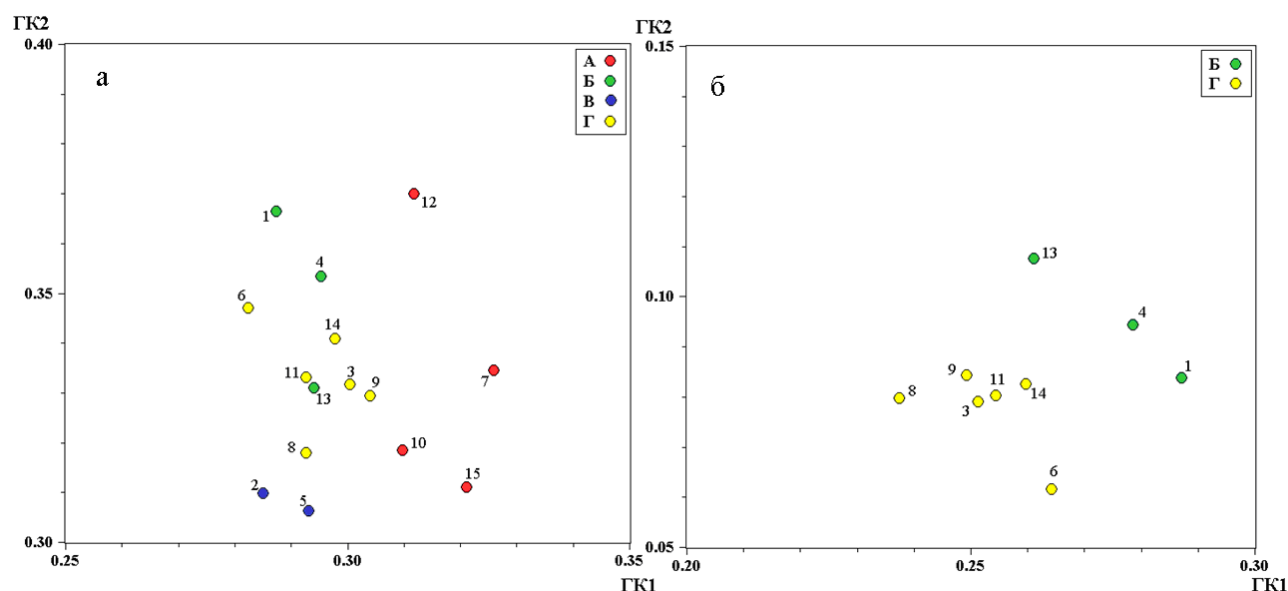


Рис. 5. Распределение особей *Anadara kagoshimensis* Керченского пролива в координатах главных компонент: **а** — анализ главных компонент 15 особей кластеров А, Б, В и Г; **б** — анализ главных компонент 9 особей кластеров Б и Г. Нумерация особей и обозначения групп — как на рис. 2 и 3

Fig. 5. Distribution of *Anadara kagoshimensis* individuals of the Kerch Strait in coordinates of the principal components: **a**, principal component analysis of 15 individuals of clusters A, B, V, and G; **b**, principal component analysis of 9 individuals of clusters B and G. Numbering of individuals and group designations are the same as in Figs 2 and 3

Таблица 5. Собственные значения главных компонент и факторные нагрузки признаков в анализе главных компонент изменчивости *Anadara kagoshimensis* Керченского пролива

Table 5. Eigenvalues of the principal components and factor loadings of characters in principal component analysis of variability of *Anadara kagoshimensis* of the Kerch Strait

Признак	Рис. 5а (15 особей)		Рис. 5б (9 особей)	
	ГК1	ГК2	ГК1	ГК2
H	0,442	0,116	0,207	0,745
D	0,607	0,301	0,175	−0,373
lz	−0,215	0,670	0,647	0,062
hz	0,625	−0,157	−0,658	−0,033
lv	0,014	0,650	0,274	−0,549
λ	1,77	1,63	2,01	1,41
% объяснённой дисперсии	35,30	32,61	40,16	28,3

Примечание: λ — собственные значения главных компонент. Прочие обозначения — как на рис. 3–5.

Note: λ , eigenvalues of the principal components. Other designations are the same as in Figs 3–5.

Анализ 15 особей четырёх выделенных ранее кластеров выявил обособленность от прочих 4 особей кластера **А** и 2 особей кластера **В** (рис. 5а). Распределения особей кластеров **Б** и **Г** между собой перекрываются (см. рис. 5а). Примем, однако, во внимание, что при неполном разделении нескольких совокупностей (групп) в координатах главных компонент особи неразделившихся групп могут обособиться на следующем шаге анализа, когда из рассмотрения будут исключены уже обособившиеся группы. Исключим из рассмотрения 4 особи кластера **А** и 2 особи кластера **В** и повторим АГК для 9 особей кластеров **Б** и **Г**. Очевидно, что кластеры **Б** и **Г** отчётливо разобщены (рис. 5б).

Тот факт, что при использовании дискриминантного анализа оказалось достаточно одного цикла расчётов для разделения 15 исследуемых особей на 4 кластера и одного графика для визуализации результатов, тогда как в АГК циклов и графиков потребовалось два, вполне понятен, если учесть, что ГК1, ГК2... — это оси наибольшей дисперсии между всеми особями изучаемой выборки, без априорного разбиения на группы, а дискриминантные функции Дф_1, Дф_2... — оси наибольших различий между центроидами **уже заданных** групп, предварительно выявленных кластерным анализом.

Для дальнейшего изложения важно отметить, что два обособленных кластера чётко отделяются, каждый по одной из двух главных компонент: кластер **А** — по ГК1, кластер **В** — по ГК2 (см. рис. 5а); при этом распределения кластеров **Б** и **Г** перекрываются и по ГК1, и по ГК2 (см. рис. 5б). Отчётливое и однозначное разделение имеет место только по **сочетанию** двух первых главных компонент — ГК1 и ГК2 (см. рис. 5б).

Итак, в пространстве рассматриваемых признаков исследуемые особи образуют 4 хорошо дифференцируемые группы. Такая неоднородность может интерпретироваться различно, отражая разные ситуации. Одна из них — это изменение морфологических пропорций по мере роста вследствие онтогенетической аллометрии. В этом случае расстояния между кластерами в той или иной степени отражают различия особей разных размерных групп. Положительная аллометрия, в частности, выявлена для зависимости высоты раковины анадары и её ширины (выпуклости) от длины — $H = 0,730 \times L^{1,037 \pm 0,0184}$ и $D = 0,473 \times L^{1,103 \pm 0,022}$ соответственно [Жаворонкова, Золотницкий, 2014]. Несмотря на сравнительно небольшой разброс линейных размеров моллюсков в нашей выборке, такая гипотеза требует проверки.

Другая возможная ситуация — это наличие в онтогенезе особей исследуемой популяции анадары эпигенетически детерминированных каналов (креодов), которые служат аттракторами для траекторий индивидуального развития и реализуются в фенотипе в виде морфологически различимых групп особей. Каждому креоду соответствует отдельный кластер.

Различить эти две принципиально разные ситуации позволяет так называемый метод онтогенетических каналов, когда на графиках по оси ординат (Y) откладывают значения одной из главных компонент, которые отражают морфологию особей, а по оси абсцисс (X) — абсолютные размеры особей (в нашем случае это длина раковины L в мм) [Mina et al., 1996]. Такой подход позволяет оценить соотношение различий, обусловленных аллометрическим ростом, и различий, связанных с полиморфизмом. Другими словами, даёт возможность отделить различия размерных групп в единой, мономорфной популяции от различий морфологических субъединиц полиморфной популяции. Результаты такого подхода приведены на рис. 6.

Распределение особей кластера **А** по оси ординат (ГК1) отчётливо отделено от распределения особей прочих трёх кластеров, то есть каждая особь кластера **А** морфологически отличается от всех одномерных особей других кластеров выборки (рис. 6а).

Из вышеизложенного следует, что наблюдаемое обособление 4 особей кластера **А** нельзя объяснить разницей размеров: это не аллометрия, но свидетельство морфологической подразделённости популяции. Участок, выделенный на рис. 6а затенением, в исследованиях данной тематики

принято рассматривать как онтогенетический канал, то есть двумерную проекцию области многомерного пространства признаков, где располагаются индивидуальные онтогенетические траектории [Мина, 2001; Mina et al., 1996]. Таким образом, можно вполне обоснованно предположить, что развитие особей кластера **A** идёт в отдельном онтогенетическом канале (см. рис. 6а).

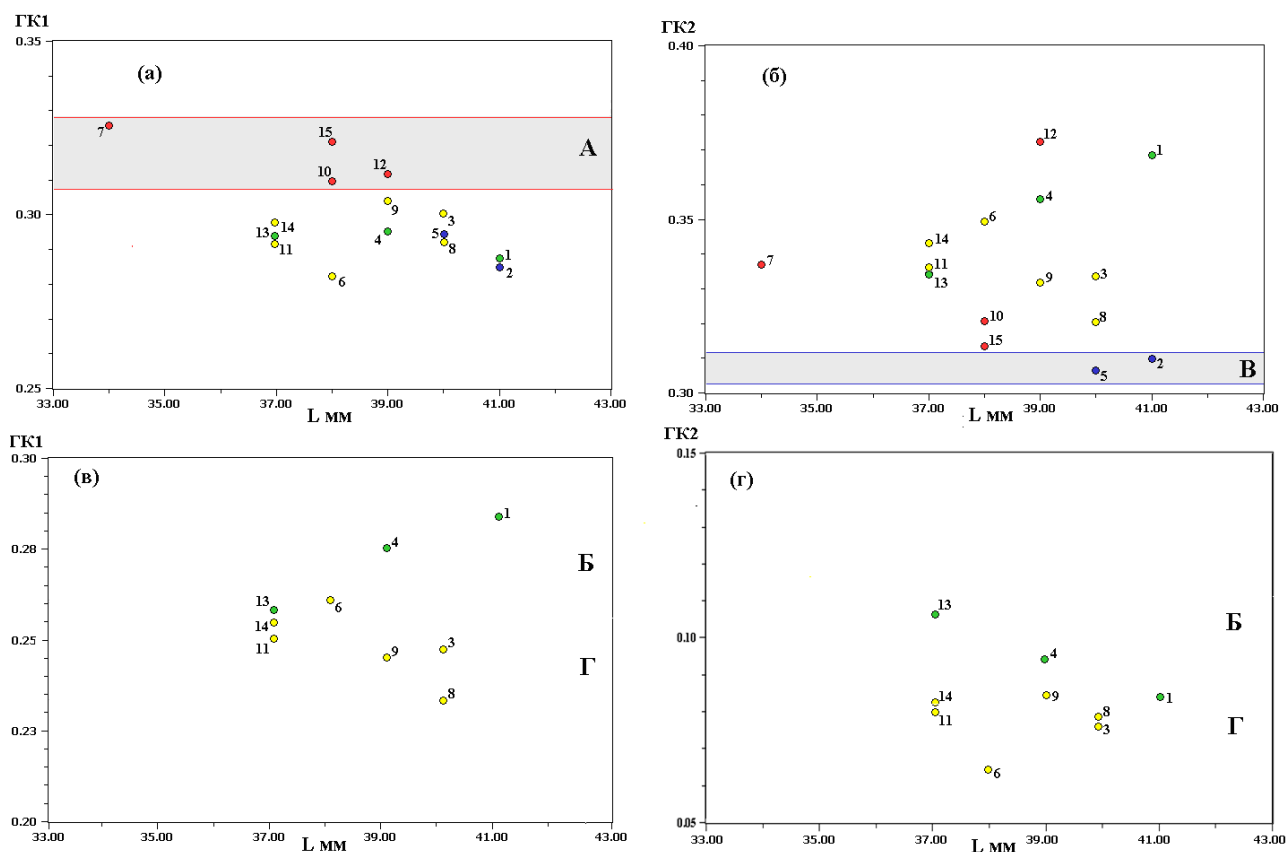


Рис. 6. Онтогенетические каналы особей *Anadara kagoshimensis* Керченского пролива: **а** — особей кластера **A**, ГК1 по результатам анализа главных компонент (АГК) изменчивости 15 особей исследуемой выборки; **б** — особей кластера **B**, ГК2 по результатам АГК изменчивости 15 особей исследуемой выборки; **в** — особей кластеров **B** и **Г**, ГК1 по результатам АГК изменчивости 9 особей кластеров **B** и **Г**; **г** — особей кластеров **B** и **Г**, ГК2 по результатам АГК изменчивости 9 особей кластеров **B** и **Г**. Нумерация особей и обозначения групп — как на рис. 2–4

Fig. 6. Ontogenetic channels of *Anadara kagoshimensis* individuals of the Kerch Strait: **a**, individuals of cluster **A**, ГК1 to the principal component analysis (PCA) of variability of 15 individuals of the studied sample; **б**, individuals of cluster **B**, ГК2 to the PCA of variability of 15 individuals of the studied sample; **в**, individuals of clusters **B** and **Г**, ГК1 to the PCA of variability of 9 individuals of clusters **B** and **Г**; **г**, individuals of clusters **B** and **Г**, ГК2 to the PCA of variability of 9 individuals of clusters **B** and **Г**. Numbering of individuals and group designations are the same as in Figs 2–4

По оси ординат (здесь это уже не ГК1, а ГК2 15 особей) от всех одноразмерных отличаются и 2 моллюска кластера **B** (см. рис. 6б). Короткий размерный ряд и небольшое количество особей пока не позволяют достаточно уверенно говорить о самостоятельном онтогенетическом канале, но и влиянием аллометрии фенетическую обособленность этой группы однозначно объяснить едва ли можно.

На рис. 6в и 6г по осям ординат отложены значения ГК1 и ГК2 уже АГК не всех 15 исследуемых особей, а только 9 особей кластеров **B** и **Г**. Очевидно, что распределения сравниваемых групп слегка перекрываются, и, несмотря на практически полное совпадение размерных рядов, мы бы ошибочно пришли к выводу о всего лишь тенденции к обособлению рассматриваемых

каналов. Избежать ошибки помогает график на рис. 5б, где кластеры **Б** и **Г** отчётливо, с выраженным хиатусом дифференцируются по **сочетанию** ГК1 и ГК2. Таким образом, речь не о тенденции, но о полном разделении онтогенетических траекторий данных групп в многомерном пространстве исходных признаков.

Резюмируем результаты анализа морфологической изменчивости:

1. Многомерный анализ изменчивости исследуемых особей показывает, что изучаемая популяция неоднородна и разделяется на несколько отчётливо обособленных групп по совокупности рассмотренных признаков.
2. Анализ соотношения морфологических различий особей выявленных групп и различий их абсолютных размеров не даёт оснований для вывода, что выявленные различия имеют аллометрический характер.
3. Вышесказанное даёт весомые основания полагать, что в индивидуальном развитии особей изучаемой популяции *A. kagoshimensis* имеет место несколько каналов онтогенеза. В данный момент о наличии таких каналов можно говорить на уровне гипотезы, подтверждение которой требует дальнейших исследований с привлечением дополнительного материала.

ОБСУЖДЕНИЕ

Представленные результаты чётко указывают на то, что все проанализированные особи относятся к одному виду, известному как из нативного ареала (Индо-Пацифика), так и из области инвазии (акватории Испании, Италии и Румынии). Снижение генетического разнообразия не столь значительно, как, например, в случае с рапаной и гигантской устрицей [Слынько и др., 2018; Chandler et al., 2008]. В Азово-Черноморском бассейне эти инвазивные виды моллюсков (анадара, рапана и гигантская устрица) имеют сходное происхождение (Индо-Пацифический регион), хотя сценарии их расселения различны.

В случае с гигантской устрицей происходила преднамеренная интродукция из Японского моря и европейских устричных питомников [Слынько и др., 2018]. Низкое генетическое разнообразие устрицы может быть связано как с интенсивным инбридингом в условиях марикультуры, так и с невысоким генетическим разнообразием донорных популяций. Причиной низкого генетического разнообразия, наблюдаемого в популяциях рапаны, мог быть эффект основателя при отсутствии повторных инвазий. Вероятно, как и предполагал М. В. Переладов [2013], имеет место высокая смертность как взрослых особей, прикрепляющихся к поверхности днищ судов, так и личинок в балластных водах при длительной транспортировке.

Более высокое генетическое разнообразие в инвазийных популяциях анадары связано с тем, что как в Атлантике, так и в Средиземноморском бассейне они перманентно пополняются особями из нативного ареала вследствие значительно возросшего судового грузооборота со странами Индокитая [Ulman et al., 2017; Zenetos et al., 2010]. Удивителен тот факт, что в Керченском проливе отсутствуют гаплотипы, которые наиболее часто встречаются в популяциях из акваторий Испании, Италии и Румынии. В то же время присутствуют гаплотипы, идентичные таковым из нативного ареала, но отсутствующие в перечисленных выше европейских популяциях. Относительно большое число гаплотипов (13) в Чёрном море (5 в Керченском проливе, 8 в акватории Румынии) может быть связано с отсутствием эффектов основателя и бутылочного горлышка в ходе инвазии. Полученные данные позволяют предположить, что в случае анадары мы наблюдаем многократную экспансию [Wilson et al., 2009]. Однако с использованием тестов Тадзимы (*D*) и Фу (*F_s*) на нашем материале эту гипотезу проверить невозможно, так как показатели тестов статистически незначимы.

В большинстве работ по экологии анадары Чёрного моря отмечены значительная устойчивость и даже процветание популяций этого моллюска [Анистратенко, Халиман, 2006; Золотарёв, Золотарёв, 1987; Иванов, 1991; Ревков, 2016; Ревков, Щербань, 2017]. Анадара в ареале инвазии демонстрирует широкий спектр солёностных, дыхательных и трофических адаптаций. Возникает закономерный вопрос: чем же обеспечивается её адаптационный успех? Ранее в литературе уже был отмечен высокий уровень морфологической дивергенции популяций этого вида в северо-западной части Чёрного моря [Финогенова и др., 2012]. В этом случае, согласно классическим представлениям И. И. Шмальгаузена [1982] и А. П. Расницына [1987], должны формироваться множественные устойчивые каналы онтогенетического развития, выступающие как аттракторы и приводящие к выраженной морфологической дифференциации на дефинитивных стадиях. По всей видимости, именно эту картину мы наблюдаем при анализе морфологической изменчивости анадары Керченского пролива Азовского моря. Аналогичный паттерн подразделённости по морфометрическим признакам недавно был выявлен у анадары Чёрного и Азовского морей [Mirzoeva, Zhukov, 2021]. Кластеры, полученные после исключения размерной изменчивости, авторы интерпретировали как экоморфотипы, образование которых способствует более успешной адаптации моллюсков к гетерогенной среде. По-видимому, несмотря на использование разной терминологии, речь идёт об одном и том же явлении — о внутривидовой дивергенции, связанной с разнообразием осваиваемых анадарой биотопов. Полученные результаты изучения морфологической изменчивости анадары, очевидно, являются предварительными и требуют дальнейших исследований.

Заключение. На основании анализа нуклеотидных последовательностей фрагмента гена COI мтДНК удалось подтвердить, что в акватории Азовского моря, а именно в Керченском проливе, обитает *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), происходящая из морей Тихоокеанского бассейна. Вполне вероятно, что мы наблюдаем неоднократную экспансию с классическим антропогенным типом расселения. Успех вселения, скорее всего, отчасти связан со способностью анадары к формированию в популяционном онтогенезе множественных траекторий индивидуального развития, соответствующих, видимо, разным экологическим формам.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по темам № 124022400148-4 и 124022400152-1, ИПЭЭ РАН по теме № 1022061400194-8-1.6.19, а также ФГБУН ИБВВ РАН по темам № 124032100075-5 и 124032500016-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Анистратенко В. В., Халиман И. А. Двустворчатый моллюск *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) в северной части Азовского моря: завершение колонизации Азово-Черноморского бассейна // *Вестник зоологии*. 2006. Т. 40, № 6. С. 505–511. [Anistratenko V. V., Khaliman I. A. Bivalve mollusc *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) in the northern part of the Sea of Azov: Completion of colonization of the Azov – Black Sea Basin. *Vestnik zoologii*, 2006, vol. 40, no. 6, pp. 505–511. (in Russ.)]
2. Бондарев И. П. Особенности биоценологических связей *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia, Arcidae) в бухте Казачьей Чёрного моря // *Российский журнал биологических инвазий*. 2020. Т. 13, № 2. С. 10–22. [Bondarev I. P. Features of biocenotic relations of *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia, Arcidae) in the Kazachya Bay of the Black Sea. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii*, 2020, vol. 13, no. 2, pp. 10–22. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/vrlyzp>
3. Дгебуадзе Ю. Ю., Мироновский А. Н., Менсаикхан Б., Слынько Ю. В. Быстрая морфологическая диверсификация карповой рыбы *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae) при образовании водохранилища на реке семиаридной зоны // *Доклады Российской академии наук. Науки о жизни*. 2020. Т. 490, № 1. С. 85–89. [Dgebuadze Y. Y., Mironovsky A. N., Mensaikh B., Slyn'ko Y. V. Rapid morphological diversification of the cyprinid fish *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae) in the course of formation

- of a reservoir in a river of the semiarid zone. *Doklady Rossiiskoi akademii nauk. Nauki o zhizni*, 2020, vol. 490, no. 1, pp. 85–89. (in Russ.)). <https://doi.org/10.31857/S2686738920010060>
4. Дгебуадзе Ю. Ю., Мироновский А. Н., Мендсайхан Б., Слынько Ю. В. Первый случай морфологической дифференциации алтайского османа Потанина *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae, Actinopterygii) в реке // *Доклады Академии наук*. 2017. Т. 473, № 2. С. 250–253. [Dgebuadze Y. Y., Mironovskii A. N., Mendsaikhan B., Slyn'ko Y. V. The first case of morphological differentiation of Altai osman *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae, Actinopterygii) in a river. *Doklady Akademii nauk*, 2017, vol. 473, no. 2, pp. 250–253. (in Russ.)). <https://doi.org/10.7868/S0869565217080266>
 5. Жаворонкова А. М., Золотницкий А. П. Характеристика аллометрического роста двустворчатого моллюска анадары (*Anadara inaequalis*) Керченского пролива // *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. 2014. Вып. 10 (29). С. 128–133. [Zhavoronkova A. M., Zolotnitsky A. P. Characteristic of the allometric growth of bivalve mollusk anadara (*Anadara inaequalis*) of the Kerch Strait. *Ekosistemy, ikh optimizatsiya i okhrana*, 2014, iss. 10 (29), pp. 128–133. (in Russ.)). <https://elibrary.ru/tgnbrf>
 6. Золотарёв В. Н., Золотарёв П. Н. Двустворчатый моллюск *Cunearca cornea* – новый элемент фауны Чёрного моря // *Доклады Академии наук СССР*. 1987. Т. 297, № 2. С. 501–502. [Zolotarev V. N., Zolotarev P. N. Bivalve *Cunearca cornea* – a new element of the fauna of the Black Sea. *Doklady Akademii nauk SSSR*, 1987, vol. 97, no. 2, pp. 501–502. (in Russ.))
 7. Иванов Д. А. Аутоакклиматизация промыслового двустворчатого моллюска *Cunearca cornea* в Керченском проливе // *Биология моря*. 1991. № 5. С. 95–98. [Ivanov D. A. Autoacclimatization of the commercial bivalve *Cunearca cornea* in the Kerch Strait. *Biologiya morya*, 1991, no. 5, pp. 95–98. (in Russ.)). <https://elibrary.ru/czfivv>
 8. Киселёва М. И. Сравнительная характеристика донных сообществ у побережья Кавказа // *Многолетние изменения зообентоса Чёрного моря* / отв. ред. В. Е. Заика. Киев : Наукова думка, 1992. С. 84–99. [Kiseleva M. I. Sravnitel'naya kharakteristika donnykh soobshchestv u poberezh'ya Kavkaza. In: *Mnogoletnie izmeneniya zoobentosa Chernogo morya* / V. E. Zaika (Ed.). Kyiv : Naukova dumka, 1992, pp. 84–99. (in Russ.)). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5644>
 9. Мина М. В. Морфологическая диверсификация рыб как следствие дивергенции онтогенетических траекторий // *Онтогенез*. 2001. Т. 32, № 6. С. 471–476. [Mina M. V. Morphological diversification of fish as a consequence of the divergence of ontogenetic trajectories. *Ontogenez*, 2001, vol. 32, no. 6, pp. 471–476. (in Russ.)). <https://elibrary.ru/mpinsn>
 10. Мина М. В., Шкиль Ф. Н., Абдисса Б. Индивидуальные онтогенетические траектории и онтогенетические каналы трёх форм крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius*. Анализ экспериментальных данных // *Вопросы ихтиологии*. 2010. Т. 50, № 4. С. 471–479. [Mina M. V., Shkil F. N., Abdissa B. Individual ontogenetic trajectories and ontogenetic channels of three forms of large African barbs (*Barbus intermedius* complex). Analysis of experimental data. *Voprosy ikhtiologii*, 2010, vol. 50, no. 4, pp. 471–479. (in Russ.)). <https://elibrary.ru/mtjdpv>
 11. Мироновский А. Н., Дгебуадзе Ю. Ю., Мендсайхан Б., Слынько Ю. В. Морфологическая дифференциация алтайского османа *Oreoleuciscus humilis* (Cyprinidae, Actinopterygii) в реке Туин, Долина Озёр, Монголия // *Вопросы ихтиологии*. 2019. Т. 59, № 1. С. 105–109. [Mironovsky A. N., Dgebuadze Y. Y., Mendsaikhan B., Slyn'ko Y. V. Morphological differentiation of Altai osman *Oreoleuciscus humilis* (Cyprinidae) in the Tuin-Gol River, Lake Valley, Mongolia. *Voprosy ikhtiologii*, 2019, vol. 59, no. 1, pp. 105–109. (in Russ.)). <https://doi.org/10.1134/S0042875219010077>
 12. Мироновский А. Н., Касьянов А. Н., Слынько Ю. В., Дгебуадзе Ю. Ю. Фенетические отношения и многомерные онтогенетические каналы экологических форм алтайского османа *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae) озера Ногон (Котловина Больших Озёр, Монголия) // *Вопросы ихтиологии*. 2014. Т. 54, № 1. С. 25–31. [Mironovsky A. N., Dgebuadze Y. Y., Kas'yanov A. N., Slyn'ko Y. V. Phenetic relationships and multivariate ontogenetic channels of ecological forms of Altai osman *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae) in Lake Nogon (Great

- Lakes Hollow, Mongolia). *Voprosy ikhtiologii*, 2014, vol. 54, no. 1, pp. 25–31. (in Russ.)). <https://doi.org/10.7868/S0042875214010081>
13. Орленко А. Н. Гигантская устрица *Crassostrea gigas* (Bivalvia, Mytiliformes, Grassostreidae) как объект акклиматизации и основные этапы её трансплантации в Чёрное море // *Зоологический журнал*. 1994. Т. 73, вып. 1. С. 51–54. [Orlenko A. N. The acclimatization of giant oyster *Crassostrea gigas* (Bivalvia, Mytiliformes, Grassostreidae) and the principal stages of its introduction in the Black Sea. *Zoologicheskii zhurnal*, 1994, vol. 73, iss. 1, pp. 51–54. (in Russ.)]
 14. Переладов М. В. Современное состояние популяции и особенности биологии рапаны (*Rapana venosa*) в северо-восточной части Чёрного моря // *Труды ВНИРО*. 2013. Т. 150. С. 8–20. [Pereladov M. V. Modern status and biological aspects of veined rapa whelk (*Rapana venosa*) in the north-east Black Sea. *Trudy VNIRO*, 2013, vol. 150, pp. 8–20. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/tfsjnf>
 15. Расницын А. П. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // *Эволюция и биоэкологические кризисы* : [сборник статей] / отв. ред. Л. П. Татаринов, А. П. Расницын. Москва : Наука, 1987. С. 46–64. [Rasnitsyn A. P. Tempy evolyutsii i evolyutsionnaya teoriya (gipoteza adaptivnogo kompromissa). In: *Evolutsiya i biotsenoticheskie krizisy* : [sbornik statei] / L. P. Tatarinov, A. P. Rasnitsyn (Eds). Moscow : Nauka, 1987, pp. 46–64. (in Russ.)]
 16. Ревков Н. К. Особенности колонизации Чёрного моря недавним вселенцем – двустворчатый 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). *Marine Biological Journal*, 2016, vol. 1, no. 2, pp. 3–17. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2016.01.2.01>
 17. Ревков Н. К., Щербань С. А. Особенности биологии двустворчатого моллюска *Anadara kagoshimensis* в Чёрном море // *Экосистемы*. 2017. Вып. 9. С. 47–56. [Revkov N. K., Scherban S. A. The biology of the bivalve *Anadara kagoshimensis* in the Black Sea. *Eko-sistemy*, 2017, iss. 9, pp. 47–56. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/zxqxhz>
 18. Слынько Ю. В., Слынько Е. Е., Пиркова А. В., Ладыгина Л. В., Рябушко В. И. Баркодинг митохондриальной ДНК тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) (Mollusca: Bivalvia: Ostreidae), культивируемой в Чёрном море // *Генетика*. 2018. Т. 54, № 12. С. 1419–1425. [Slynko Y. V., Slynko E. E., Pirkova A. V., Ladygina L. V., Ryabushko V. I Mitochondrial DNA barcoding of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) (Mollusca: Bivalvia: Ostreidae), cultivated in the Black Sea. *Genetika*, 2018, vol. 54, no. 12, pp. 1419–1425. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S0016675818120159>
 19. Солдатов А. А., Ревков Н. К., Петросян В. Г. 42. *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) // *Самые опасные инвазионные виды России (top-100)* / под ред. Ю. Ю. Дребуадзе, В. Г. Петросяна, Л. А. Хляп. Москва : Тов-во науч. изданий КМК, 2018. С. 260–266. [Soldatov A. A., Revkov N. K., Petrosyan V. G. 42. *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). In: *The Most Dangerous Invasive Species of Russia (Top 100)* / Yu. Yu. Dgebuadze, V. G. Petrosyan, L. A. Khlyap (Eds). Moscow : KMK Scientific Press, 2018, pp. 260–266. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/rfivnx>
 20. Финогенова Н. Л., Куракин А. П., Ковтун О. А. Морфологическая дифференциация *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) в Чёрном море // *Гидробиологический журнал*. 2012. Т. 48, № 5. С. 3–10. [Finogenova N. L., Kurakin A. P., Kovtun O. A. Morphological differentiation of *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) in the Black Sea. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 2012, vol. 48, no. 5, pp. 3–10. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v49.i1.10>
 21. Шмальгаузен И. И. *Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии* : избранные труды. Москва : Наука, 1982. 383 с. [Shmal'gauzen I. I. *Organizm kak tseloe v individual'nom i istoricheskom razviti* : izbrannye trudy. Moscow : Nauka, 1982, 383 p. (in Russ.)]
 22. Anistratenko V. V., Anistratenko O. Yu., Khilman I. A. Conchological variability of *Anadara inaequalis* (Bivalvia, Arcidae) in the Black–Azov Sea Basin. *Vestnik zoologii*, 2014, vol. 48, no. 5, pp. 457–466.
 23. Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies.

- Molecular Biology and Evolution*, 1999, vol. 16, iss. 1, pp. 37–48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
24. Banister K. E. A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of east and central Africa. Studies on African Cyprinidae. Part 2. *Bulletin of the British Museum (Natural History). Zoology*, 1973, vol. 26, pp. 3–148. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.204>
 25. Bañón R., Trigo J. E., Pérez-Dieste J., Fernández J., Barros-García D., De Carlos A. Range expansion, biometric features and molecular identification of the exotic ark shell *Anadara kagoshimensis* from Galician waters, NW Spain. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 2015, vol. 95, iss. 3, pp. 545–550. <https://doi.org/10.1017/S0025315414002045>
 26. Chandler E. A., McDowell J. R., Graves J. E. Genetically monomorphic invasive populations of the rapa whelk, *Rapana venosa*. *Molecular Ecology*, 2008, vol. 17, no. 18, pp. 4079–4091. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2008.03897.x>
 27. Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 1994, vol. 3, no. 5, pp. 294–299.
 28. Fu Y.-X. Statistical tests of neutrality against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*, 1997, vol. 147, iss. 2, pp. 915–925. <https://doi.org/10.1093/genetics/147.2.915>
 29. Excoffier L., Lischer H. E. L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 2010, vol. 10, iss. 3, pp. 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
 30. Ghisotti F. *Scapharca* cfr. *cornea* (Reeve), ospite nuova del Mediterraneo. *Conchiglie*, 1973, vol. 9, no. 3–4, pp. 1–68.
 31. Ghisotti F., Rinaldi E. Osservazioni sulla popolazione di *Scapharca*, insediata in questi ultimi anni su un tratto del litorale Romagnolo. *Conchiglie*, 1976, vol. 12, no. 9–10, pp. 183–195.
 32. Gomoiu M.-T. *Scapharca inaequalvis* (Bruguère) – a new species in the Black Sea. *Cercetări marine – Recherches marines*, 1984, vol. 17, pp. 131–141.
 33. Johnson M., Zaretskaya I., Raytselis Y., Merezuk Y., McGinnis S., Madden T. L. NCBI BLAST: A better web interface. *Nucleic Acids Research*, 2008, vol. 36, suppl. 2, pp. w5–w9. <https://doi.org/10.1093/nar/gkn201>
 34. Krapal A.-M., Popa O. P., Levarda A. F., Iorgu E. I., Costache M., Crocetta F., Popa L. O. Molecular confirmation on the presence of *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906) (Mollusca: Bivalvia: Arcidae) in the Black Sea. *Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*, 2014, vol. 57, iss. 1, pp. 9–12. <https://doi.org/10.2478/travmu-2014-0001>
 35. Lee S. Y., Kim S. H. Genetic variation and discrimination of Korean arkshell *Scapharca* species (Bivalvia, Arcoida) based on mitochondrial COI gene sequences and PCR-RFLP. *Korean Journal of Genetics*, 2003, vol. 25, no. 4, pp. 309–315.
 36. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 2009, vol. 25, iss. 11, pp. 1451–1452. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp187>
 37. Mina M. V., Mironovsky A. N., Dgebuaдзе Yu. Yu. Morphometry of barbel of lake Tana, Ethiopia: Multivariate ontogenetic channels. *Folia Zoologica*, 1996, vol. 45, suppl. 1, pp. 109–116.
 38. Mirzoeva A., Zhukov O. Conchological variability of *Anadara kagoshimensis* (Bivalvia: Arcidae) in the northern part of the Black–Azov Sea basin. *Biologia*, 2021, vol. 76, iss. 12, pp. 3671–3684. <https://doi.org/10.1007/s11756-021-00844-4>
 39. National Center for Biotechnology Information [databases]. In: *National Library of Medicine* : [site]. Bethesda, MD, 2025. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/> [accessed: 03.01.2025].
 40. Öztürk B. *Non-indigenous Species in the Mediterranean and the Black Sea* / General Fisheries Commission for the Mediterranean. Rome : FAO, 2021, 92 p. (Studies and Reviews ; no. 87). <https://doi.org/10.4060/cb5949en>
 41. Rohlf F. J. *NTSYS-pc: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Version 2.02. Getting Started Guide*. New York : Applied Bio-statistics Inc., 1998, 43 p.
 42. Streftaris N., Zenetos A. Alien marine species in the Mediterranean – the 100 ‘worst invasives’ and their impact. *Mediterranean Marine*

- Science*, 2006, vol. 7, no. 1, pp. 87–118. <https://doi.org/10.12681/MMS.180>
43. Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 1989, vol. 123, no. 3, pp. 585–595. <https://doi.org/10.1093/genetics/123.3.585>
 44. Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipowski A., Kumar S. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2013, vol. 30, iss. 12, pp. 2725–2729. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst197>
 45. Tanaka T., Aranishi F. Genetic variability and population structure of ark shell in Japan. *Open Journal of Marine Science*, 2014, vol. 4, no. 1, pp. 8–17. <https://doi.org/10.4236/ojms.2014.41002>
 46. Ulman A., Ferrario J., Occhipinti-Ambrogi A., Arvanitidis C., Bandi A., Bertolino M., Bogi C., Chatzigeorgiou G., Ali Çiçek B., Deidun A., Ramos-Espla A., Koçak C., Lorenti M., Martinez-Laiz G., Merlo G., Princisgh E., Scribano G., Marchini A. A massive update of non-indigenous species records in Mediterranean marinas. *PeerJ*, 2017, vol. 5, art. no. e3954 (60 p.). <https://doi.org/10.7717/peerj.3954>
 47. Wilson J. R. U., Dormontt E. E., Prentis P. J., Lowe A. J., Richardson D. M. Something in the way you move: Dispersal pathways affect invasion success. *Trends in Ecology and Evolution*, 2009, vol. 24, iss. 3, pp. 136–144. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.10.007>
 48. Zenetos A., Gofas S., Verlaque M., Cinar M. E., Garcia Raso J. E., Bianchi C. N., Morri C., Azzurro E., Bilecenoglu M., Frogia C., Siokou I., Violanti D., Sfriso A., San Martin G., Giangrande A., Katagan T., Ballesteros E., Ramos Espla A., Mastrototaro F., Ocana O., Zingone A., Gambi M. C., Streftaris N. Alien species in the Mediterranean Sea by 2010. A contribution to the application of European Union's Marine Strategy Framework Directive (MSFD). Part I. Spatial distribution. *Mediterranean Marine Science*, 2010, vol. 11, no. 2, pp. 381–493. <https://doi.org/10.12681/mms.87>

GENETIC AND MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF A BIVALVE *ANADARA KAGOSHIMENSIS* (TOKUNAGA, 1906) AS PROBABLE COMPONENTS OF ITS ADAPTIVE SUCCESS IN THE AZOV AND BLACK SEA REGION

**E. Slynko^{1,2}, V. Ryabushko², A. Kozhara³, I. Voroshilova³, A. Slynko¹, A. Baimukhambetova¹,
V. Pashaev¹, and A. Mironovsky⁴**

¹Russian Biotechnological University, Moscow, Russian Federation

²A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation

³Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Russian Federation

⁴Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

E-mail: elena.slynko.76@mail.ru

An invasive population of a bivalve of the genus *Anadara* inhabiting the Kerch Strait of the Sea of Azov was investigated using methods of molecular genetics and multivariate morphometric analysis. These molluscs are highly successful invaders in the Azov–Black Sea region and have a significant effect on local biocenoses which underpins the relevance of this study. The aim of the work was to identify *Anadara* molluscs of the Kerch Strait down to the species level and analyze their genetic and phenotypic heterogeneity, with regard to their adaptability and invasion success. It was confirmed that the investigated population belongs to the species *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906). Morphometric variability in 6 shell characters and polymorphism in a fragment of the cytochrome oxidase I gene in this population were examined. The genetic diversity in our sample appeared to be not lower than in some native populations of this species. At the same time, the analysis of morphological variations gives reason to believe that there are multiple ontogenetic channels in the individual development of the studied population of *A. kagoshimensis*. It is suggested that this condition contributed to the adaptive success of the ark shell in the Azov–Black Sea basin.

Keywords: *Anadara kagoshimensis*, cytochrome oxidase I, Black Sea, Kerch Strait, alien species, adaptation, genetic diversity

УДК [504.5:665.71](262.54.04)

НЕФТЯНОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ КЕРЧЕНСКОГО ПРОЛИВА ПОСЛЕ АВАРИИ ТАНКЕРОВ «ВОЛГОНЕФТЬ» В ДЕКАБРЕ 2024 Г.

© 2025 г. О. В. Соловьёва, Е. А. Тихонова, К. М. Зарипова

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

Поступила в редакцию 29.05.2025; после доработки 13.06.2025;
принята к публикации 12.08.2025.

В декабре 2024 г. в результате аварии двух танкеров, перевозивших мазут, в Керченском проливе в морскую среду поступило до 4 тыс. т нефтепродуктов. С учётом судоходного характера региона и хронической нагрузки углеводородами (УВ) актуальными задачами стали выявление масштабов загрязнения и анализ состояния воды. Цель работы — определить качественный и количественный состав УВ в воде Керченского пролива после аварии. Пробоотбор проведён весной 2025 г. в рамках 134-го рейса НИС «Профессор Водяницкий». Концентрации УВ и н-алканов определены методом газовой хроматографии. Оценены физико-химические параметры воды (рН, Eh, содержание растворённого кислорода, температура и солёность). Значения концентрации УВ колебались от 0,01 до 0,27 мг·л⁻¹, при этом на 6 из 13 станций была превышена ПДК (0,05 мг·л⁻¹). Максимальные величины зафиксированы в акватории Чёрного моря, прилегающей к проливу. На станциях с высокими уровнями содержания УВ в воде обнаружены признаки биodeградированного нефтяного загрязнения. Физико-химические показатели воды оставались в пределах нормы. Распределение н-алканов и состав УВ указывают на активно происходящие процессы самоочищения.

Ключевые слова: загрязнение, вода, углеводороды, Керченский пролив, Чёрное море

Нефтепродукты остаются одним из основных загрязнителей морских экосистем. Значительный вклад в поступление этих поллютантов в морскую среду вносят аварии танкеров [Аварии и последствия танкерной перевозки мазута, 2025]. Первый масштабный инцидент произошёл в марте 1967 г.: в результате крушения танкера Torrey Canyon в акваторию у побережья Великобритании попало более 120 тыс. т нефти. Керченский пролив тоже относится к импактным районам из-за интенсивного судоходства, деятельности портов Кавказ и Крым, а также расположенного в южной части рейдового перегрузочного комплекса [Матишов и др., 2013]. Так, 11 ноября 2007 г. во время шторма здесь затонуло судно «Волгонефть-139», перевозившее 5 тыс. т мазута; около 1,3 тыс. т из них попало в воду [Tikhonova et al., 2021]. Ещё один инцидент произошёл в 2017 г.: крушение потерпел сухогруз «Герои Арсенала» с 19 т дизельного топлива и 1,5 т моторного масла на борту [Крушение сухогруза в Чёрном море, 2020]. Новая катастрофа случилась в проливе 15 декабря 2024 г.: два танкера, «Волгонефть-212» и «Волгонефть-239», с грузом мазута попали в шторм. Одно судно раскололось, а второе село на мель. Это привело к разливу 2,4–4 тыс. т мазута из общего объёма 9,2 тыс. т [Юнусов, 2025].

Благодаря активной циркуляции вод со стороны как Азовского моря, так и Чёрного загрязняющие вещества относительно быстро выносятся за пределы пролива. Течения со стороны Азовского моря преобладают над черноморскими. Важную роль в формировании сгонно-нагонных явлений и колебаний уровня воды на концах пролива играет речной сток, влияющий на водный баланс обоих морей [Еремеев и др., 2003; Керченская авария, 2008]. Исследования свидетельствуют, что наибольшему загрязнению подвержена черноморская часть предпроливья, а течения со стороны Азовского моря преимущественно транспортируют органические вещества аллохтонного и автохтонного происхождения [Немировская и др., 2022а]. По ранее полученным данным, 13 ноября 2007 г. концентрация нефтепродуктов в поверхностном слое воды в месте крушения танкера составляла $2,5 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$, то есть достигала 50 ПДК [Матишов и др., 2013], что было в 8 раз выше среднего содержания нефтепродуктов в водах пролива в 1985–1988 гг. [Клёнкин и др., 2007]. В первые месяцы после катастрофы фиксировали значения от 3 тыс. до 14 тыс. ПДК нефтепродуктов в воде и обнаруживали сгустки свежего мазута в донных отложениях. Уже к маю 2008 г. ситуация с нефтяным загрязнением вод и дна пролива стабилизировалась, а к августу 2008 г. пролив полностью очистился от последствий аварийного разлива мазута [Фащук и др., 2010].

Таким образом, с учётом высокой техногенной нагрузки особую актуальность имеет вопрос оценки состояния водных масс Керченского пролива и прилегающих акваторий Чёрного и Азовского морей. Цель настоящей работы — определить качественный и количественный состав углеводородов в воде Керченского пролива после аварии танкеров в декабре 2024 г.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отбор проб воды из поверхностного горизонта в Керченском проливе осуществляли в стеклянные ёмкости батометром 15–16 марта 2025 г. (134-й рейс НИС «Профессор Водяницкий») по сетке станций (рис. 1). Работы проводили при скорости ветра $2,4\text{--}9,4 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$, высоте волн $0,3\text{--}1,2 \text{ м}$ и температуре воздуха $+10,1\text{--}+11,9 \text{ }^\circ\text{C}$. Физико-химические характеристики воды (температура, солёность, pH, Eh и содержание растворённого кислорода) измерены мультипараметрическим поверенным прибором HI-98194 (Hanna Instruments, Германия). Он обеспечивает определение характеристик в следующих пределах:

- температуры — от $0,0$ до $+50,0 \text{ }^\circ\text{C}$, разрешение $0,1 \text{ }^\circ\text{C}$, погрешность $\pm 0,1 \text{ }^\circ\text{C}$;
- солёности — от $0,00$ до $70,00 \text{ PSU}$, разрешение $0,01 \text{ PSU}$, погрешность $\pm 0,01 \text{ PSU}$;
- pH — от $0,0$ до $14,0$, разрешение $0,01$, погрешность $\pm 0,02$;
- Eh (окислительно-восстановительного потенциала) — от -2000 до $+2000 \text{ мВ}$, разрешение $0,1 \text{ мВ}$, погрешность $\pm 1,0 \text{ мВ}$;
- растворённого кислорода — от $0,00$ до $50,00 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$, разрешение $0,01 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$, погрешность $\pm 0,10 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$.

Экстракты с гексаном готовили по ГОСТ Р 52406-2005 непосредственно на судне (ЦКП «НИС «Профессор Водяницкий»). Определение содержания углеводородов (далее — УВ) и н-алканов в воде проводили методом газовой хроматографии на хроматографе «Кристалл 5000.2» («Хроматэк», Россия) с пламенно-ионизационным детектором на базе ЦКП «Спектрометрия и хроматография» ФИЦ ИнБЮМ. Метод обеспечивает получение результатов с точностью, не превышающей следующих значений (при доверительной вероятности $P = 0,95$): относительное стандартное отклонение воспроизводимости при концентрации нефтепродуктов от $0,02$ до $0,5 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$ включительно — 25% , более $0,5 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$ — 13% . Для обработки результатов использовали программное обеспечение «Хроматэк Аналитик 3.0», применяли методы абсолютной калибровки и процентной нормализации. Генезис УВ устанавливали по характеру хроматограмм, распределению н-алканов и биогеохимическим маркерам. Различия средних двух выборок определяли на основании блочных диаграмм (MS Office Excel) с ограничителями выбросов, показывающими распределение данных по квартилям, выделяя медиану и выбросы.



Рис. 1. Карта-схема отбора проб воды из поверхностного слоя в акватории Керченского пролива (134-й рейс НИС «Профессор Водяницкий», март 2025 г.)

Fig. 1. Schematic map of water sampling from the surface layer in the Kerch Strait water area (the 134th cruise of the RV “Professor Vodyanitsky,” March 2025)

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Физико-химические параметры воды (табл. 1) являются чувствительными индикаторами загрязнения, в том числе мазутом, и позволяют оперативно выявлять отклонения от естественного состояния морской воды в экосистеме. Значения pH в поверхностном горизонте на исследованных станциях варьировали в диапазоне от 8,2 до 8,4, что свидетельствует о слабощелочной реакции водной среды. Зависимости pH воды от концентрации УВ в ней не отмечено. Значения Eh колебались в пределах от +85 до +134 мВ, что характеризует водную среду как окислительную. Минимальные величины Eh выявлены в воде мелководных станций (например, +85 мВ на ст. 366); на более глубоких станциях значения были выше (+134 мВ на ст. 256). Насыщение кислородом составляло от 101 до 105 %, а концентрация растворённого кислорода — от 9,6 до 10,9 мг·л⁻¹. Наибольшие значения (105 %, 10,9 мг·л⁻¹) зарегистрированы на ст. 366 и 367, минимальные — на ст. 254 (101 %). Водные массы анализируемого района характеризовались насыщением и слабым пересыщением кислородом. На всех станциях отмечено содержание растворённого кислорода выше нормативного значения 6 мг·л⁻¹, что, согласно Приказу Госкомрыболовства РФ № 96 от 28.04.1999, может указывать на оптимальную аэрацию. При загрязнении мазутом обычно фиксируют резкое снижение этих показателей вследствие потребления кислорода на окисление УВ и токсического воздействия на фитопланктон и микрофауну. В данном случае выявленные уровни растворённого кислорода могут косвенно указывать на отсутствие масштабного мазутного загрязнения в воде. Солёность в поверхностных горизонтах варьировала от 18,52 до 18,74 PSU. Эти значения являются характерными для исследуемой акватории. Температура воды в поверхностном горизонте колебалась от +8,5 до +10,0 °С. По органолептическим признакам, включая отсутствие плёнки на поверхности, изменения цвета, запаха и мутности, следов мазута в поверхностном слое воды не отмечено.

Концентрация УВ в исследуемой акватории колебалась в диапазоне от 0,01 до 0,27 мг·л⁻¹ (рис. 2А). На 6 станциях из 13 содержание УВ в воде было выше ПДК (0,05 мг·л⁻¹) или находилось на её уровне. Станции с несущественным превышением санитарных норм (1–1,6 ПДК) были сгруппированы у западного побережья пролива (район города Керчи). На станциях, расположенных в восточной части пролива, значения были в пределах ПДК. Существенное её превышение отмечено на 2 станциях на предпроливном участке Чёрного моря, находящихся южнее места крушения танкеров (рис. 2А).

Таблица 1. Физико-химические показатели поверхностных вод Керченского пролива, март 2025 г.**Table 1.** Physical and chemical parameters of the surface water in the Kerch Strait, March 2025

Номер станции	t, °C	pH	Eh, мВ	DO, %	DO, мг·л ⁻¹	S, PSU
366	+8,81	8,3	+85	104,5	10,9	18,54
362	+9,47	8,4	+88	103,9	10,6	18,67
363	+9,70	8,2	+96	102,0	9,6	18,67
364	+9,73	8,2	+102	104,4	10,5	18,73
365	+9,88	8,2	+88	103,6	10,5	18,73
368	+9,19	8,2	+103	103,5	10,6	18,69
367	+8,71	8,2	+113	105,0	10,9	18,52
252	+9,57	8,2	+100	104,8	10,7	18,74
253	+9,32	8,2	+117	102,7	10,5	18,48
254	+10,63	8,2	+132	100,5	10,3	18,60
370	+9,72	8,2	+120	101,6	10,2	18,49
256	+9,94	8,2	+134	101,2	10,2	18,65
360	+10,00	8,2	+130	101,4	10,3	18,65

Примечание: DO — концентрация растворённого кислорода; S — солёность.

Note: DO, dissolved oxygen; S, salinity.

Доля н-алканов от УВ в поверхностном горизонте воды колебалась от 38 до 78 %, в среднем составляя 60 % (рис. 2Б). Эти значения являются повышенными и свидетельствуют об интенсивном поступлении н-алканов в воды акватории.

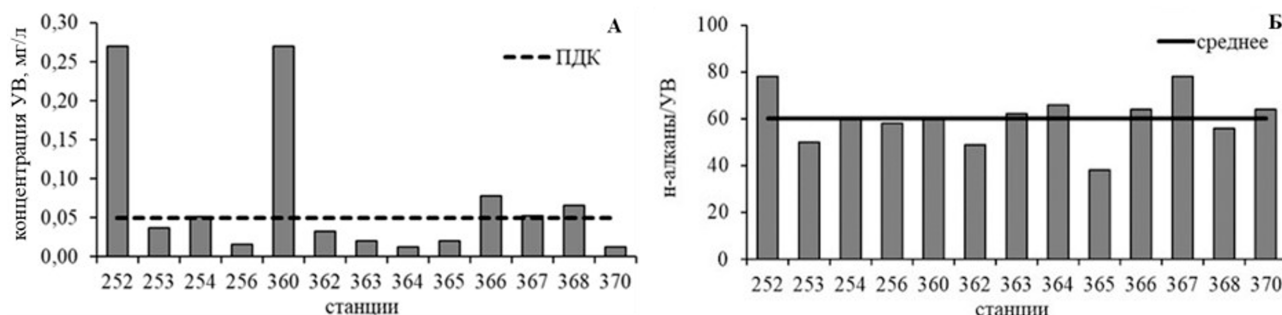


Рис. 2. Концентрации углеводородов (А) и соотношение н-алканы/углеводороды (Б) в поверхностном слое воды Керченского пролива (134-й рейс НИС «Профессор Водяницкий», март 2025 г.)

Fig. 2. Hydrocarbon concentration (A) and n-alkanes/hydrocarbons ratio (Б) in the surface layer of the Kerch Strait waters (the 134th cruise of the RV “Professor Vodyanitsky,” March 2025)

По результатам статистического анализа (рис. 3а–в) выявлено наличие выбросов среди полученных значений концентрации УВ, хроматографически неразделимого фона (unresolved complex mixture, UCM) и долей н-алканов от УВ. Таким образом, установлены станции с показателями, которые существенно превышали величины УВ, характерные для исследованной акватории.

Как уже отмечено, повышенными значениями УВ характеризовались ст. 252 и 360. На них концентрация УВ существенно — в 5,4 раза — была выше ПДК. По параметру доли н-алканов от УВ повышенные значения выявлены на ст. 252 и ст. 367, пониженные — на ст. 365 (рис. 3в). Значения концентрации УВ, зафиксированные на остальных станциях, являются типичными для данного района [Немировская и др., 2022а]. Кроме того, на ст. 252 и 360 зарегистрировано наличие хроматографически неразделимого фона (UCM) — 0,46 и 0,44 мг·л⁻¹ соответственно.

Наличие UCM в воде является индикатором нефтяного загрязнения [Wang et al., 2015]. Подобные величины были зафиксированы в данном районе и ранее (в 2019–2021 гг.): нефтяное загрязнение достигало $0,25 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ [Nemirovskaya et al., 2022b], при этом наличие UCM тогда не регистрировали. На остальных исследованных участках UCM отсутствовал.

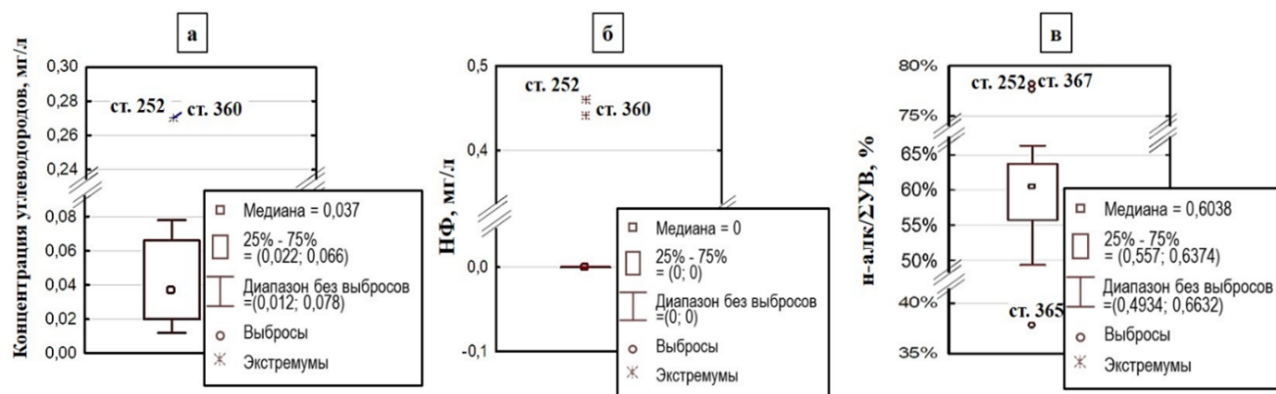


Рис. 3. Коробчатые диаграммы, демонстрирующие наличие статистических выбросов в данных: а — концентрация углеводородов; б — неразделимый фон (UCM); в — соотношение н-алканы/углеводороды

Fig. 3. Box plots showing the presence of statistical outliers in the data: а, hydrocarbon concentration; б, unresolved complex mixture (UCM); в, n-alkanes/hydrocarbons ratio

Хроматографически неразделимый фон может накапливаться и в результате биodeградации насыщенных компонентов нефти [Hu et al., 2018]. «Горб» на хроматограммах смещён в высокомолекулярную область (рис. 4), что также указывает на нефтяную природу UCM [Немировская, 2013], а следовательно, и на наличие в воде нефтяного загрязнения.

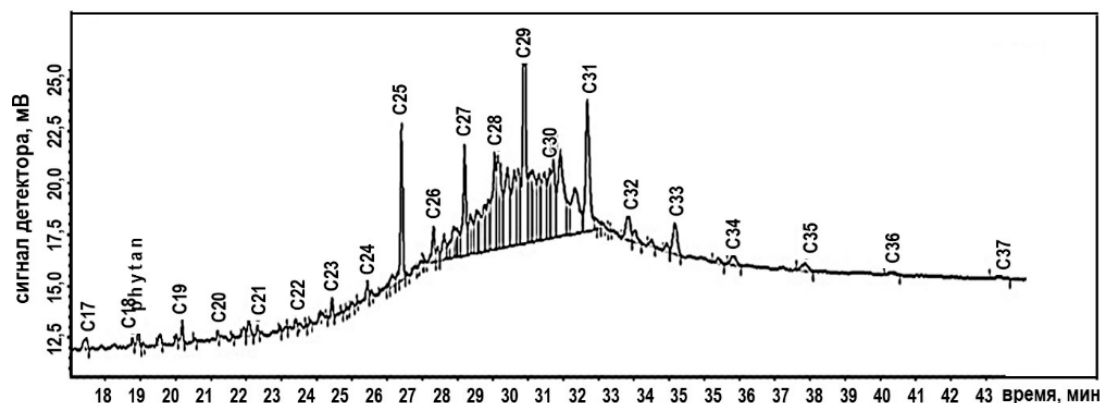


Рис. 4. Пример хроматограммы с наличием неразделимого фона (UCM) в воде поверхностного слоя Керченского пролива (ст. 360) (134-й рейс НИС «Профессор Водяницкий», март 2025 г.)

Fig. 4. Example of a chromatogram showing the presence of an unresolved complex mixture (UCM) in the surface layer of the Kerch Strait waters (sta. 360) (the 134th cruise of the RV “Professor Vodyanitsky,” March 2025)

В исследованной воде идентифицированы н-алканы в диапазоне C_{17} – C_{37} , причём и C_{36} , и C_{37} зафиксированы на ст. 252 и 360. На остальных участках выявлены н-алканы в диапазоне C_{17} – C_{35} , что типично для прибрежных акваторий.

На основании полученных данных установлено существенное отличие содержания нефтепродуктов на ст. 252 и 360 от такового на прочих изученных станциях. Вследствие этого состав н-алканов в выделенных группах станций анализировали отдельно. Так, станции были разделены на две группы — Г1 (ст. 252 и 360) и Г2 (ст. 363, 365, 367, 368, 353, 352, 370, 356). На станциях с низким и умеренным содержанием УВ (Г2) распределение н-алканов имело бимодальный характер (рис. 5а). Для Г2 пики в низкомолекулярной области приходились на автохтонные C_{17} (10 %) и C_{19} (8 %) [Немировская, 2013]. Аллохтонные н-алканы C_{27} (8 %), C_{29} (14 %) и C_{31} (13 %) доминировали над автохтонными, образуя второй максимум. Выявленный характер распределения н-алканов соответствует таковому в прибрежных водах, где преобладающими являются природные источники поступления УВ. Однако с учётом района пробоотбора, в котором фиксировали хроническое нефтяное загрязнение (судоходная артерия) [Nemirovskaya et al., 2022b], можно полагать, что и в данном случае присутствовали следы нефтепродуктов, которые подверглись биотрансформации. Таким образом, в исследованных компонентах водной массы экосистемы Керченского пролива активно происходят процессы самоочищения.

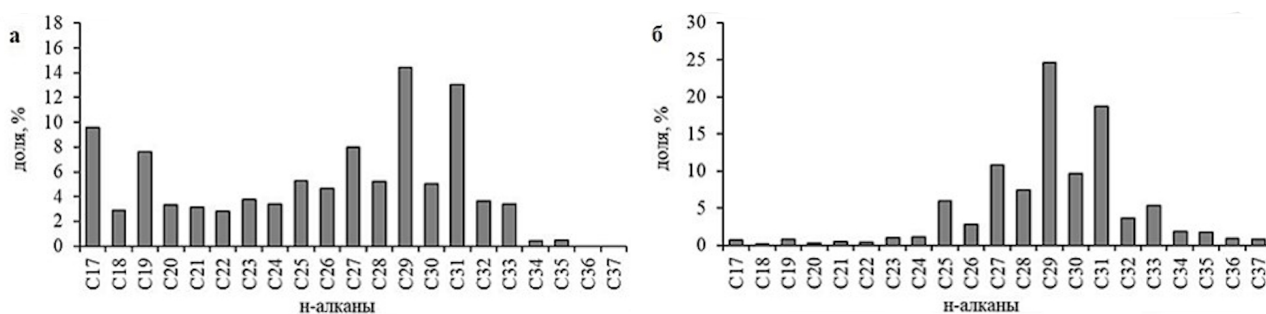


Рис. 5. Распределение н-алканов в воде на станциях с низким и умеренным содержанием углеводородов (а) и с их высоким содержанием (б) в Керченском проливе (134-й рейс НИС «Профессор Водяницкий», март 2025 г.)

Fig. 5. Distribution of n-alkanes in water at stations with low and moderate hydrocarbon content (a) and high hydrocarbon content (b) in the Kerch Strait (the 134th cruise of the RV “Professor Vodyanitsky,” March 2025)

На станциях с высоким содержанием УВ (Г1) распределение н-алканов существенно отличалось от такового для Г2. Содержание автохтонных C_{17} и C_{19} было минорным (не превышало 1 %). Распределение имело одномодальный характер с максимумами C_{27} , C_{29} и C_{31} (рис. 5б), а также с достаточно высокой долей C_{28} и C_{30} . Такой характер распределения сходен с тем, который был зафиксирован в биodeградированных нефтяных агрегатах [Немировская, 2013]. Распределение н-алканов при биodeградации характеризовалось отсутствием пиков в низкомолекулярной области, свойственных нефтяному загрязнению, и преобладанием пиков C_{26} – C_{29} , что может свидетельствовать о значительной степени выветривания УВ. Преобладание нечётных н-алканов, характерных для аллохтонного вещества, вероятно, связано с активным разложением чётных высокомолекулярных гомологов [Немировская, 2013]. Как установлено ранее, в отдельных случаях после разливов нефти в составе н-алканов доминировали аллохтонные гомологи [Wang, Fingas, 2003].

Для уточнения природы УВ были также рассмотрены дополнительные параметры, в частности маркер CPI_2 (carbon preference index), который является основным для идентификации наличия нефтепродуктов и описывается отношением количества нечётных гомологов в высокомолекулярной области к количеству чётных [Peters, Moldowan, 1993]. При наличии свежего нефтяного загрязнения значения маркера близки к 1. На станциях Г1 его величины составляли 2,3 и 2,8,

что соответствует таковому для биогенного вещества [Ficken et al., 2000]. Если предположить поступление мазута, можно заключить, что его относительно лёгкие компоненты спустя два месяца были деградированы; следом его наличия мог являться «горб» на хроматограмме (см. рис. 4).

Соотношения UCM/н-алканы для станций Г1 составили 2,1 и 2,75 (> 2), что характерно для деградированных нефтепродуктов [Shirneshan et al., 2016]. Как отмечено ранее, «горб» смещён в высокомолекулярную область и находится под доминирующими пиками, что свойственно нефтяному загрязнению.

На основании характера хроматограмм и значений отдельных маркеров генезиса УВ на станциях Г1 можно предположить, что повышенные концентрации УВ в водных массах этих участков акватории связаны с наличием биodeградированных компонентов нефти. Таким образом, в акватории Чёрного моря, прилегающей к Керченскому проливу, зафиксированы следы нефтяного загрязнения, при этом компоненты нефти сильно биodeградированы, что может указывать на активно происходящие процессы самоочищения.

Заключение. Значения концентрации углеводородов (УВ) в исследуемой акватории колебались в диапазоне от 0,01 до 0,27 мг·л⁻¹. На 6 из 13 проанализированных станций содержание УВ в поверхностном слое воды превосходило ПДК (0,05 мг·л⁻¹) или находилось на её уровне. Станции с несущественным превышением санитарных норм (1–1,6 ПДК) были сгруппированы у западного побережья пролива (район города Керчи). На станциях, расположенных в восточной части Керченского пролива, значения были в пределах ПДК. Существенное превышение ПДК по содержанию УВ отмечено на 2 станциях на предпроливном участке Чёрного моря.

На станциях с низким и умеренным загрязнением УВ характер распределения н-алканов соответствует таковому в прибрежных водах, где преобладающими являются природные источники поступления УВ. Однако с учётом интенсивности судоходства в районе пробоотбора, в котором зафиксировано хроническое нефтяное загрязнение, можно полагать, что в данном случае присутствовали следы нефтепродуктов, которые подверглись биотрансформации.

На станциях с повышенным содержанием УВ, расположенных в прилегающей к Керченскому проливу акватории Чёрного моря, на основании наличия хроматографически неразделимого фона зафиксированы следы нефтяного загрязнения. Генезис последнего остаётся невыясненным ввиду невозможности идентифицировать состав мазута применяемыми методами. Отмечена сильная биodeградация компонентов нефти, что может указывать на активно происходящие процессы самоочищения вод этой акватории.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Оценка нефтяного загрязнения морских прибрежных акваторий Крымского полуострова в результате катастрофы в Керченском проливе в декабре 2024 г. и разработка рекомендаций по оздоровлению прибрежных акваторий через стимулирование процессов естественного самоочищения» (№ гос. регистрации 125050605819-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Аварии и последствия танкерной перевозки мазута (Керченский пролив – 2007 г., г. Анапа – 2024 г.) / Г. Г. Матишов, А. В. Клещенков, В. В. Кулыгин, С. В. Бердников. Ростов-на-Дону : Изд-во ЮНЦ РАН, 2025. 152 с. [Avarii i posledstviya tankernoi perevozki mazuta (Kerchenskii proliv – 2007 g., g. Anapa – 2024 g.) / G. G. Matishov, A. V. Kleshchenkov, V. V. Kulygin, S. V. Berdnikov. Rostov-on-Don : Izd-vo YuNTs RAN, 2025, 152 p. (in Russ.)]
2. Еремеев В. Н., Иванов В. А., Ильин Ю. П. Океанографические условия и экологические проблемы Керченского пролива // *Морской экологический журнал*. 2003. Т. 2, № 3. С. 27–40. [Eremeev V. N., Ivanov V. A., Ilyin Yu. P. Oceanographic conditions and ecological problems in the Kerch Strait. *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2003, vol. 2, no. 3, pp. 27–40. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/717>

3. Керченская авария: последствия для водных экосистем / под ред. И. Г. Корпакова, С. А. Агапова. Ростов-на-Дону : ФГУП АзНИИРХ, 2008. 229 с. [*The Oil Spill Accident in the Kerch Strait: Its Effects on the Water Ecosystems* / I. G. Korpakov, S. A. Agapov (Eds). Rostov-on-Don : FSUE AzNIIRKh, 2008, 229 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/llwdzy>
4. Клёнкин А. А., Павленко Л. Ф., Скрипник Г. В., Корпакова И. Г. Характеристика нефтяного загрязнения Азовского моря и закономерности его динамики // *Водные ресурсы*. 2007. Т. 34, № 6. С. 731–736. [Klenkin A. A., Pavlenko L. F., Skripnik G. V., Korpakova I. G. Characteristic of oil pollution of the Sea of Azov and regularities in its dynamics. *Vodnye resursy*, 2007, vol. 34, no. 6, pp. 731–736. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/ibcenb>
5. Крушение сухогруза в Чёрном море: спасатели нашли тела трёх погибших // *РИА Новости* : [сайт]. Москва, 2020. [Krushenie sukhogruza v Chernom more: spasateli nashli tela trekh pogibshikh. In: *RIA Novosti* : [site]. Moscow, 2020. (in Russ.)]. URL: <https://ria.ru/incidents/20170419/1492605203.html> [accessed: 12.04.2025].
6. Матишов Г. Г., Инжебейкин Ю. И., Савицкий Р. М. Воздействие на среду и биоту аварийного разлива нефтепродуктов в Керченском проливе в ноябре 2007 г. // *Водные ресурсы*. 2013. Т. 40, № 3. С. 259–273. [Matishov G. G., Inzhebeikin Y. I., Savitskii R. M. The environmental and biotic impact of the oil spill in Kerch Strait in November 2007. *Vodnye resursy*, 2013, vol. 40, no. 3, pp. 259–273. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/pyskph>
7. Немировская И. А. *Нефть в океане (загрязнения и природные потоки)*. Москва : Научный мир, 2013. 432 с. [Nemirovskaya I. A. *Oil in the Ocean (Pollution and Natural Flow)*. Moscow : Nauchnyi mir, 2013, 432 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/ymmlmd>
8. Немировская И. А., Хаустов А. П., Редина М. М. Распределение и генезис углеводородов в воде и осадках акватории Керченского пролива // *Геохимия*. 2022а. Т. 67, № 1. С. 47–56. [Nemirovskaya I. A., Khaustov A. P., Redina M. M. Distribution and genesis of hydrocarbons in water and sediments of the Kerch Strait. *Geokhimiya*, 2022а, vol. 67, no. 1, pp. 47–56. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.31857/S0016752522010095>
9. Фашук Д. Я., Флинт М. В., Иванова А. А., Ткаченко Ю. Ю. Нефтяное загрязнение среды в Керченском проливе по результатам исследований 2007–2009 гг. // *Известия Российской академии наук. Серия географическая*. 2010. № 4. С. 86–97. [Fashchuk D. Ya., Flint M. V., Ivanova A. A., Tkachenko Yu. Yu. Kerch Strait oil pollution by the results of 2007–2009 researches. *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya geograficheskaya*, 2010, no. 4, pp. 86–97. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/mtcpdd>
10. Юнусов Р. Разлив мазута в Керченском проливе: полная хронология катастрофы // *Федерал Пресс* : [сайт]. Москва, 2025. [Yunusov R. Razliv mazuta v Kerchenskom prolyve: polnaya khronologiya katastrofy. In: *Federal Press* : [site]. Moscow, 2025. (in Russ.)]. URL: <https://fedpress.ru/article/3372475> [accessed: 01.05.2025].
11. Ficken K. J., Li B., Swain D. L., Eglinton G. An n-alkane proxy for the sedimentary input of submerged/floating freshwater aquatic macrophytes. *Organic Geochemistry*, 2000, vol. 31, iss. 7–8, pp. 745–749. [https://doi.org/10.1016/S0146-6380\(00\)00081-4](https://doi.org/10.1016/S0146-6380(00)00081-4)
12. Hu S.-z., Li S.-f., Wang J.-h., Cao J. Origin of unresolved complex mixtures (UCMs) in biodegraded oils: Insights from artificial biodegradation experiments. *Fuel*, 2018, vol. 231, pp. 53–60. <https://doi.org/10.1016/j.fuel.2018.05.073>
13. Nemirovskaya I. A., Zavialov P. O., Khramtsova A. V. Hydrocarbon pollution in the waters and sediments of the Kerch Strait. *Marine Pollution Bulletin*, 2022b, vol. 180, art. no. 113760 (13 p.). <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2022.113760>
14. Peters K. E., Moldowan J. M. *The Biomarker Guide: Interpreting Molecular Fossils in Petroleum and Ancient Sediments*. New Jersey : Prentice Hall, 1993, 363 p.
15. Tikhonova E. A., Soloveva O. V., Burdiyan N. V. Assessment of the pollution by organic substances of water and sea bottom sediments of the Kerch Strait and the adjacent Azov–Black Sea water area. In: *Processes in GeoMedia* – vol. 3 / T. Chaplina (Ed.). Cham, Switzerland : Springer Nature Switzerland AG, 2021, pp. 285–293. (Series :

- Springer Geology). https://doi.org/10.1007/978-3-030-69040-3_27
16. Shirneshan G., Bakhtiari A. R., Memariani M. Distribution and origins of n-alkanes, hopanes, and steranes in rivers and marine sediments from Southwest Caspian coast, Iran: Implications for identifying petroleum hydrocarbon inputs. *Environmental Science and Pollution Research*, 2016, vol. 23, iss. 17, pp. 17484–17495. <https://doi.org/10.1007/s11356-016-6825-8>
17. Wang Z., Fingas M. F. Development of oil hydrocarbon fingerprinting and identification techniques. *Marine Pollution Bulletin*, 2003, vol. 47, iss. 9–12, pp. 423–452. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(03\)00215-7](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(03)00215-7)
18. Wang M., Wang C., Hu X., Zhang H., He S., Lv S. Distributions and sources of petroleum, aliphatic hydrocarbons and polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) in surface sediments from Bohai Bay and its adjacent river, China. *Marine Pollution Bulletin*, 2015, vol. 90, iss. 1–2, pp. 88–94.

OIL POLLUTION IN THE KERCH STRAIT AFTER THE “VOLGONEFT” TANKER ACCIDENT IN DECEMBER 2024

O. Soloveva, E. Tikhonova, and K. Zaripova

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

In December 2024, up to 4,000 tons of petroleum products entered the marine environment of the Kerch Strait as a result of an accident involving two tankers carrying fuel oil. Considering intensive shipping in the region and chronic hydrocarbon (HC) loading there, the task of determining the extent of pollution and assessing the state of waters has become urgent. The aim of this study was to evaluate the qualitative and quantitative composition of HC in the Kerch Strait waters after the accident. Sampling was carried out in spring 2025 during the 134th cruise of the RV “Professor Vodyanitsky.” HC and n-alkane concentrations were determined by gas chromatography. Physicochemical parameters of waters were also assessed (pH, Eh, dissolved oxygen, temperature, and salinity). HC content ranged 0.01 to 0.27 mg·L⁻¹, with maximum permissible concentration (0.05 mg·L⁻¹) exceeded at 6 stations out of 13. The highest values were recorded in the pre-strait area of the Black Sea. At stations with elevated HC levels, signs of biodegraded oil pollution were recorded. Physicochemical parameters of waters remained within normal limits. The distribution of n-alkanes and HC composition evidence for actively occurring self-purification processes.

Keywords: pollution, water, hydrocarbons, Kerch Strait, Black Sea

УДК [582.261.1:551.326.7](265.54.04)

**ВИДОВОЙ СОСТАВ СООБЩЕСТВА МИКРОВОДОРОСЛЕЙ
МОРСКОГО ЛЬДА И ПОДЛЁДНОЙ ВОДЫ
В БУХТАХ ОСТРОВА РУССКИЙ
(ЗАЛИВ ПЕТРА ВЕЛИКОГО, ЯПОНСКОЕ МОРЕ)**

© 2025 г. **Е. А. Юрикова, А. А. Бегун**

Национальный научный центр морской биологии имени А. В. Жирмунского ДВО РАН,

Владивосток, Российская Федерация

E-mail: komcitykat@mail.ru

Поступила в редакцию 22.02.2024; после доработки 12.04.2024;

принята к публикации 12.08.2025.

Морской лёд способен выступать в качестве местообитания для микроводорослей, которые могут приспосабливаться к его уникальным условиям и успешно размножаться в нём. В настоящей работе продолжен анализ материала, впервые полученного при исследовании морского льда двух бухт острова Русский (Японское море) в 2020–2021 гг., с целью изучить послойное распределение качественного и количественного состава микроводорослей, населяющих его. В результате таксономического анализа идентифицировано 87 видов из 48 родов и 7 отделов микроводорослей. Максимальное видовое богатство представлено видами отдела Bacillariophyta (57–100 % числа видов в слое льда). Альгофлора морского льда и подлёдной воды была сформирована в основном бентосными видами, относящимися к группе космополитов. Состав доминирующих видов изменялся в зависимости от года, бухты и глубины изучаемого слоя льда; в число преобладающих видов входили *Chaetoceros socialis* f. *radians*, *Cylindrotheca closterium*, *Navicula septentrionalis*, *Nitzschia frigida*, *Thalassiosira gravida*, *T. nordenskioeldii* и *Plagioselmis* sp. Наиболее значительно видовой состав различался между годами исследования, а также в зависимости от бухты, биотопа и расположения слоя в толще льда.

Ключевые слова: ледовая альгофлора, диатомовые водоросли, Японское море

Морской лёд представляет собой совокупность достаточно суровых условий обитания. Однако некоторые виды микроводорослей способны приспосабливаться к ним и успешно населять лёд, оказывая воздействие на его физико-химические свойства. В свою очередь, состояние льда, его толщина и сроки вскрытия влияют на экосистему и продуктивность всей акватории на протяжении зимнего периода и в начале весеннего. Микроводоросли, обильно развивающиеся во льду, выступают в это время важным источником первичной продукции.

Залив Петра Великого Японского моря является одной из самых южных акваторий Северного полушария, на которых в течение нескольких месяцев способен формироваться устойчивый ледяной покров. Однако здесь изучение ледовой биоты ограничено анализом содержания хлорофилла и значений первичной продукции микроводорослей [Кузнецов, 1980], а также продукционных характеристик во льду эстуария реки Раздольной [Звалинский и др., 2010]. В бухтах Воевода и Новик острова Русский были проведены работы гидрологической, гидрохимической и экологической направленности [Барабанщиков и др., 2015, 2018; Бойченко и др., 2019; Мельниченко и др., 2014, 2017; Христофорова и др., 2016, 2017]. Ледовый биотоп в заливе Петра Великого

не был охвачен альгологическими исследованиями, очевидно в силу методических трудностей пробоотбора, в то время как подлёдный фитопланктон уже достаточно широко изучен в видовом и количественном отношении [Орлова и др., 2009; Пономарева, 2017; Стоник, 2018; Шевченко и др., 2020; Semkin et al., 2022; Sorokin, Kononova, 1973].

В 2020–2021 гг. впервые было проведено исследование микроводорослей морского льда в двух бухтах острова Русский — Воевода и Новик; по его результатам вышла публикация, посвящённая анализу количественных характеристик ледовых микроводорослей [Юрикова, Бегун, 2022]. Настоящая работа является продолжением исследования, и её цель — более подробно рассмотреть видовой состав микроводорослей льда и подлёдной воды в бухтах острова Русский (Воевода и Новик) в зимние сезоны 2020 и 2021 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в феврале 2020 и 2021 гг. в бухтах Воевода и Новик острова Русский (Японское море) (рис. 1). Условия в дни полевых работ и методика пробоотбора подробно описаны Е. А. Юриковой и А. А. Бегуном ранее [2022].

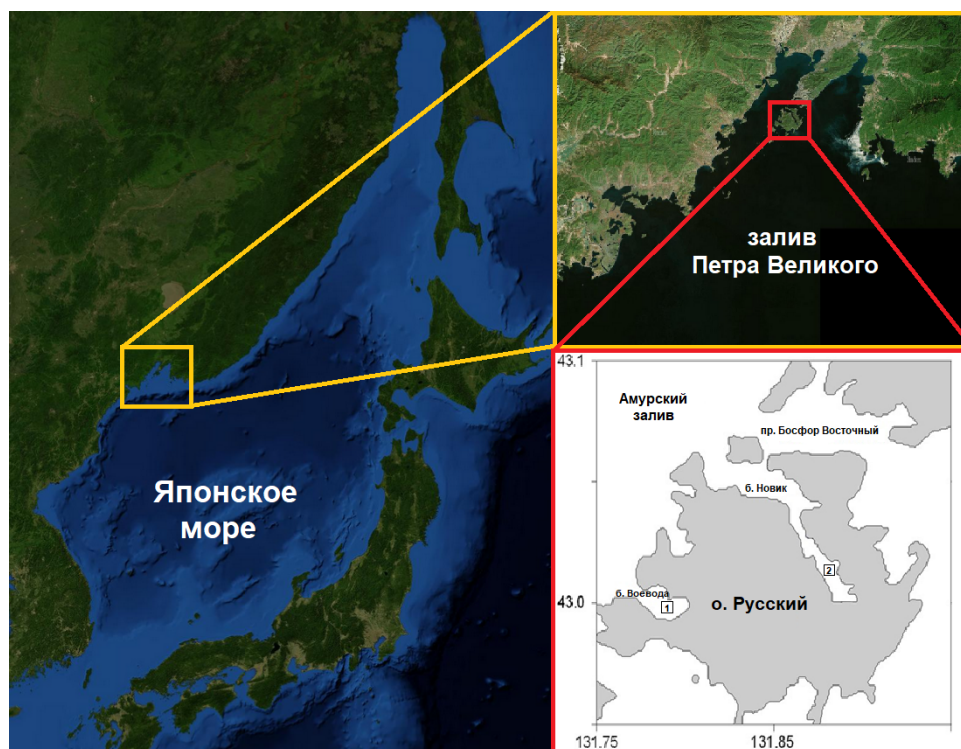


Рис. 1. Местоположение станций отбора проб в бухтах острова Русский (Японское море): 1 — бухта Воевода; 2 — бухта Новик

Fig. 1. Sampling sites in bays of Russky Island (the Sea of Japan): 1, the Voevoda Bay; 2, the Novik Bay

В 2020 г. толщина льда в обеих бухтах составляла около 40 см, в 2021 г. — около 60 см. В 2020 г. в обеих бухтах отобрано по 4 пробы льда и по 1 пробе подлёдной воды, в 2021 г. — по 6 проб льда и по 1 пробе подлёдной воды. Пробы фиксировали раствором Утермеля до светло-жёлтого цвета [Utermöhl, 1958]. Следуя методике осаждения [Радченко и др., 2010], по истечении 12 дней избыток воды сливали до 100–200 мл остатка с каждой пробы.

Подготовку проб для электронной сканирующей микроскопии осуществляли методом кипячения в 98%-ной серной кислоте в течение 40 мин с последующей промывкой дистиллированной водой. Анализ материала производили в лаборатории морской микробиоты ННЦМБ ДВО РАН.

При видовой идентификации микроводорослей использовали световой микроскоп проходящего света Olympus BX41 и объектив UPLanF1 100×/1.30 (Япония). Видовой состав уточняли с помощью сканирующего электронного микроскопа Zeiss Sigma 300 VP (Великобритания). Отделы микроводорослей приведены согласно данным [Коновалова и др., 1989] с учётом номенклатурных изменений за последние 10 лет. В ходе видовой идентификации использовали определители [Коновалова, 1998; Коновалова и др., 1989; Рябушко, Бегун, 2015; Hoppenrath et al., 2009; Identifying Marine Phytoplankton, 1997].

Графики сходства построены в программе PRIMER v7.0.21 [Clarke, Gorley, 2015; Clarke, Warwick, 2001] с применением метода неметрического многомерного шкалирования для ординации альгофлор на основании сходства видов в разных слоях льда и в подлёдной воде. Мерой расстояния был избран уровень сходства Сёренсена.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего в пробах льда и подлёдной воды в 2020–2021 гг. идентифицировано 87 видов, разновидностей и форм из 48 родов и 7 отделов (табл. 1) — Ochrophyta (2 вида), Bacillariophyta (67), Cryptophyta (1), Dinophyta (13), Chlorophyta (2), Euglenophyta (1) и Harpophyta (1). У 16 таксонов не определена видовая принадлежность. Во льду всего отмечены 79 видов, из них 46 встречаются только в этом биотопе. Для подлёдной воды выявлены всего 41 вид и 8 видов соответственно.

Всего в 2020 г. в обеих бухтах встречено 52 вида из 31 рода и 4 отделов, из них в бухте Воевода зарегистрировано 36 видов, в бухте Новик — 37; общий для двух бухт — 21 вид. В 2021 г. всего отмечено 63 вида из 41 рода и 7 отделов, из них в бухте Воевода — 50 видов, в бухте Новик — 43; общий для двух бухт — 31 вид.

Экологическая характеристика определена для 66 таксонов из 87 выявленных, фитогеографическая — для 62. Из них бентосные виды составили 50 % (51 % из обнаруженных во льду и 45 % из найденных в подлёдной воде), бенто-планктонные — 9 %. Среди планктонных видов неритические составили 24 %, океанические — 8 %, панталассные — 8 %, пресноводные — 1 %. Согласно фитогеографической характеристике, большинство видов — 40 % — относилось к космополитам (40 % из обнаруженных во льду и 48 % из найденных в подлёдной воде). Тропическо-аркто-бореальные водоросли включали 19 % от общего числа видов с известной фитогеографической характеристикой, тропическо-бореальные — 18 %, аркто-бореальные — 15 %, бореальные — 5 %, биполярные — 3 %.

Таблица 1. Список видов микроводорослей во льду (Л) и подлёдной воде (ПВ) двух бухт острова Русский в 2020–2021 гг.

Table 1. Species composition of microalgae in sea ice (Л) and under-ice water (ПВ) of two bays of Russky Island in 2020–2021

Таксон	Экологическая характеристика	Фито-географическая характеристика	2020 г.				2021 г.			
			Бухта Воевода		Бухта Новик		Бухта Воевода		Бухта Новик	
			Л	ПВ	Л	ПВ	Л	ПВ	Л	ПВ
Ochrophyta										
<i>Ebria tripartita</i> (Schumann) Lemmermann, 1899	Н	Б	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Octactis speculum</i> (Ehrenberg) F. H. Chang, J. M. Grieve et J. E. Sutherland, 2017	О	К	+	–	+	–	+	–	+	–

Продолжение на следующей странице...

Таксон	Экологическая характеристика	Фито-географическая характеристика	2020 г.				2021 г.			
			Бухта Воевода		Бухта Новик		Бухта Воевода		Бухта Новик	
			Л	ПВ	Л	ПВ	Л	ПВ	Л	ПВ
Bacillariophyta										
<i>Actinoptychus senarius</i> (Ehrenberg) Ehrenberg, 1843	БП	К	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Amphora proteus</i> Gregory, 1857	Бен	К	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Asterionella formosa</i> Hassall, 1850	Пр	–	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Caloneis liber</i> (W. Smith) Cleve, 1894	Бен	К	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Chaetoceros socialis</i> f. <i>radians</i> (F. Schütt) A. I. Proshkina-Lavrenko, 1963	Н	ТАБ	+	–	+	–	+	–	+	–
<i>Cocconeis costata</i> Gregory, 1855	Бен	К	–	–	–	–	+	–	+	–
<i>Cocconeis scutellum</i> Ehrenberg, 1838	Бен	К	+	–	–	–	+	+	+	–
<i>Coscinodiscus oculus-iridis</i> (Ehrenberg) Ehrenberg, 1840	П	АБ	+	–	+	–	–	–	–	–
<i>Coscinodiscus</i> sp.	–	–	–	+	+	+	–	–	–	–
<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i> Prasad, 1990	Н	ТБ	–	–	+	–	+	–	–	–
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg) Reimann et J. C. Lewin, 1964	БП	К	+	+	+	–	+	–	+	+
<i>Cymbella falsa diluviana</i> (Krasske) Lange-Bertalot et Metzeltin, 2009	Бен	Б	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Detonula confervacea</i> (Cleve) Gran, 1896	Н	АБ	+	–	–	–	+	–	+	–
<i>Diploneis chersonensis</i> (Grunow) Cleve, 1894	Бен	ТАБ	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Diploneis lineata</i> (Donkin) Cleve, 1894	Бен	ТБ	+	–	–	–	+	–	+	–
<i>Diploneis smithii</i> (Brébisson) Cleve, 1894	Бен	К	–	–	–	+	+	–	–	–
<i>Entomoneis gigantea</i> var. <i>decussata</i> (Grunow) Nizamuddin, 1982	БП	Б	–	–	–	–	+	–	+	+
<i>Grammatophora marina</i> (Lyngbye) Kützing, 1844	Бен	К	+	–	–	+	+	–	+	–
<i>Gyrosigma arcuatum</i> (Donkin) Sterrenburg, 2005	Бен	К	–	–	–	–	+	–	–	–

Продолжение на следующей странице...

Таксон	Экологическая характеристика	Фито-географическая характеристика	2020 г.				2021 г.			
			Бухта Воевода		Бухта Новик		Бухта Воевода		Бухта Новик	
			Л	ПВ	Л	ПВ	Л	ПВ	Л	ПВ
<i>Gyrosigma fasciola</i> (Ehrenberg) J. W. Griffith et Henfrey, 1856	Бен	–	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Gyrosigma tenuissimum</i> (W. Smith) Griffith et Henfrey, 1856	Бен	ТБ	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Halamphora costata</i> (W. Smith) Levkov, 2009	Бен	ТБ	+	–	–	–	+	–	+	–
<i>Halamphora cymbifera</i> (Gregory) Levkov, 2009	Бен	ТБ	+	–	–	–	+	–	–	–
<i>Haslea ostrearia</i> (Gaillon) Simonsen, 1974	Бен	ТБ	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Leptocylindrus minimus</i> Gran, 1915	Н	ТАБ	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Licmophora abbreviata</i> C. Agardh, 1831	Бен	К	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Licmophora communis</i> (Heiberg) Grunow, 1881	Бен	АБ	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Melosira moniliformis</i> (O. F. Müller) C. Agardh, 1824	БП	ТАБ	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Melosira moniliformis</i> var. <i>subglobosa</i> (Grunow) Hustedt, 1927	БП	АБ	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Navicula distans</i> (W. Smith) Ralfs, 1861	Бен	ТАБ	–	–	–	–	+	+	–	+
<i>Navicula granii</i> (Jørgensen) Gran, 1908	Н	АБ	–	–	–	–	+	+	–	+
<i>Navicula johanrossii</i> Giffen, 1967	Бен	ТБ	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Navicula ramosissima</i> (C. Agardh) Cleve, 1895	Бен	ТАБ	–	–	–	–	+	+	–	+
<i>Navicula septentrionalis</i> Cleve, 1896	Н	АБ	+	+	–	–	+	–	+	+
<i>Navicula</i> sp. 1	–	–	+	+	+	+	–	–	–	–
<i>Navicula</i> sp. 2	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Navicula</i> sp. 3	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Navicula transitans</i> var. <i>derasa</i> (Grunow) Cleve, 1883	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+
<i>Navicula transitans</i> var. <i>derasa</i> f. <i>delicatula</i> Heimdal, 1970	–	–	–	–	–	+	+	+	+	+
<i>Nitzschia angularis</i> W. Smith, 1853	Бен	К	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Nitzschia distans</i> W. Gregory, 1857	Бен	ТБ	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Nitzschia frigida</i> Grunow, 1880	–	–	+	+	+	+	+	–	+	+

Продолжение на следующей странице...

Таксон	Экологическая характеристика	Фито-географическая характеристика	2020 г.				2021 г.			
			Бухта Воевода		Бухта Новик		Бухта Воевода		Бухта Новик	
			Л	ПВ	Л	ПВ	Л	ПВ	Л	ПВ
<i>Nitzschia</i> sp. 1	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Nitzschia</i> sp. 2	–	–	–	+	+	+	–	–	–	–
<i>Nitzschia</i> sp. 3	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Nitzschia</i> sp. 4	–	–	–	–	–	–	+	+	+	+
<i>Odontella aurita</i> (Lyngbye) C. Agardh, 1832	БП	ТАБ	+	+	+	–	+	+	+	+
<i>Parlibellus delognei</i> (Van Heurck) E. J. Cox, 1988	Бен	К	–	–	–	–	+	+	–	+
<i>Pinnularia</i> sp.	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Pleurosigma elongatum</i> W. Smith, 1852	Бен	К	–	–	–	–	+	+	+	+
<i>Pleurosigma formosum</i> W. Smith, 1852	Бен	ТАБ	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pleurosigma inflatum</i> Shadbolt, 1854	Бен	ТБ	+	+	–	–	–	–	–	–
<i>Pleurosigma intermedium</i> W. Smith, 1853	Бен	ТАБ	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pseudo-nitzschia fraudulenta</i> (Cleve) Hasle, 1993	П	К	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Pseudo-nitzschia pungens</i> (Grunow ex Cleve) G. R. Hasle, 1993	П	К	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Rhaphoneis amphiceros</i> (Ehrenberg) Ehrenberg, 1844	Бен	ТБ	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Rhoicosphenia marina</i> (Kützinger) M. Schmidt, 1889	Бен	ТАБ	–	–	–	–	+	–	–	–
<i>Skeletonema</i> sp.	–	–	+	–	+	–	+	–	–	–
<i>Tabularia fasciculata</i> (C. Agardh) D. M. Williams et Round, 1986	Бен	К	+	+	+	+	+	–	+	–
<i>Tabularia tabulata</i> (C. Agardh) Snoeijs, 1992	Бен	К	+	–	–	–	+	+	+	–
<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grunow) Mereschowsky, 1902	П	ТАБ	+	+	+	–	–	–	–	–
<i>Thalassiosira gravida</i> Cleve, 1896	П	Бип	–	–	–	+	+	–	–	–
<i>Thalassiosira nordenskiöldii</i> Cleve, 1873	Н	АБ	+	+	+	–	+	+	+	+
<i>Thalassiosira punctigera</i> (Castracane) Hasle, 1983	Н	ТБ	–	–	–	–	+	+	+	–
<i>Thalassiosira</i> sp.	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Trachyneis aspera</i> (Ehrenberg) Cleve, 1894	Бен	К	+	–	+	–	+	–	+	+
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) P. Compère, 2001	Бен	К	–	–	–	–	–	–	+	–

Продолжение на следующей странице...

Таксон	Экологическая характеристика	Фито-географическая характеристика	2020 г.				2021 г.			
			Бухта Воевода		Бухта Новик		Бухта Воевода		Бухта Новик	
			Л	ПВ	Л	ПВ	Л	ПВ	Л	ПВ
Cryptophyta										
<i>Plagioselmis</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	+	–	+
Dinophyta										
<i>Alexandrium</i> sp.	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Amphidinium sphenoides</i> Wulff, 1919	O	АБ	–	–	–	+	–	–	–	+
<i>Dinophysis acuminata</i> Claparède et Lachmann, 1859	H	K	+	–	+	–	–	–	–	–
<i>Gyrodinium fusiforme</i> Kofoid et Swezy, 1921	H	ТАБ	–	–	+	+	–	–	–	+
<i>Gyrodinium lacryma</i> (Meunier) Kofoid et Swezy, 1921	O	АБ	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Oblea rotunda</i> (Lebour) Balech ex Sournia, 1973	O	–	+	–	+	–	–	–	–	–
<i>Protoceratium reticulatum</i> (Claparède et Lachmann) Bütschli, 1885	H	K	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Protoperidinium brevipes</i> (Paulsen, 1908) Balech, 1974	H	K	+	–	–	+	–	–	+	–
<i>Protoperidinium depressum</i> (Bailey, 1854) Balech, 1974	O	K	+	–	+	–	–	–	–	–
<i>Protoperidinium granii</i> (Ostenfeld) Balech, 1974	H	–	–	–	–	–	–	–	+	+
<i>Protoperidinium pellucidum</i> Bergh, 1881	H	K	+	+	+	+	+	–	–	–
<i>Protoperidinium pentagonum</i> (Gran) Balech, 1974	H	Бип	+	–	+	–	–	–	–	–
<i>Protoperidinium</i> sp.	–	–	+	–	–	–	+	+	–	–
Chlorophyta										
<i>Carteria</i> sp.	–	–	–	–	–	–	+	–	+	–
<i>Chlamydomonas</i> sp.	–	–	–	–	–	–	+	–	+	–
Euglenophyta										
<i>Eutreptiella braarudii</i> Throndsen, 1969	–	–	–	–	+	+	+	+	+	+
Haptophyta										
Неидентифицированный вид	–	–	–	–	–	–	+	–	+	–

Примечание: Н — неритический; О — океанический; П — панталасский; Бен — бентосный; БП — бенто-планктонный; Пр — пресноводный; Б — бореальный; К — космополит; АБ — аркто-бореальный; ТБ — тропическо-бореальный; ТАБ — тропическо-аркто-бореальный; Бип — биполярный.

Note: Н, neritic; О, oceanic; П, panthalassic; Бен, benthic; БП, bento-planktonic; Пр, freshwater; Б, boreal; К, cosmopolite; АБ, arcto-boreal; ТБ, tropical-boreal; ТАБ, tropical-arcto-boreal; Бип, bipolar.

В бухте Воевода в 2020 г. наибольшее число видов (22) отмечено в слоях льда 0–10 и 10–20 см, в 2021 г. (28 видов) — в слое 10–20 см (рис. 2). В бухте Новик в оба года максимальное видовое богатство выявлено в подлёдной воде (19 и 22 вида). Основу сообщества микроводорослей

как во льду, так и в подлёдной воде составляли диатомовые водоросли, доля которых от общего числа видов в одном из слоёв льда достигала 100 %. Пеннатных видов было 53, центрических — 14; их среднее соотношение в пробах льда и воды — 3 : 1 и 6 : 1 соответственно. В 2020 г. наибольшее число центрических видов встречено в обеих бухтах в слоях льда 0–10 и 10–20 см (5 и 4 вида), в 2021 г. — в бухте Воевода в нижнем слое льда, 50–62 см (6 видов), и в бухте Новик в середине ледяной толщи, 30–40 см (4 вида).

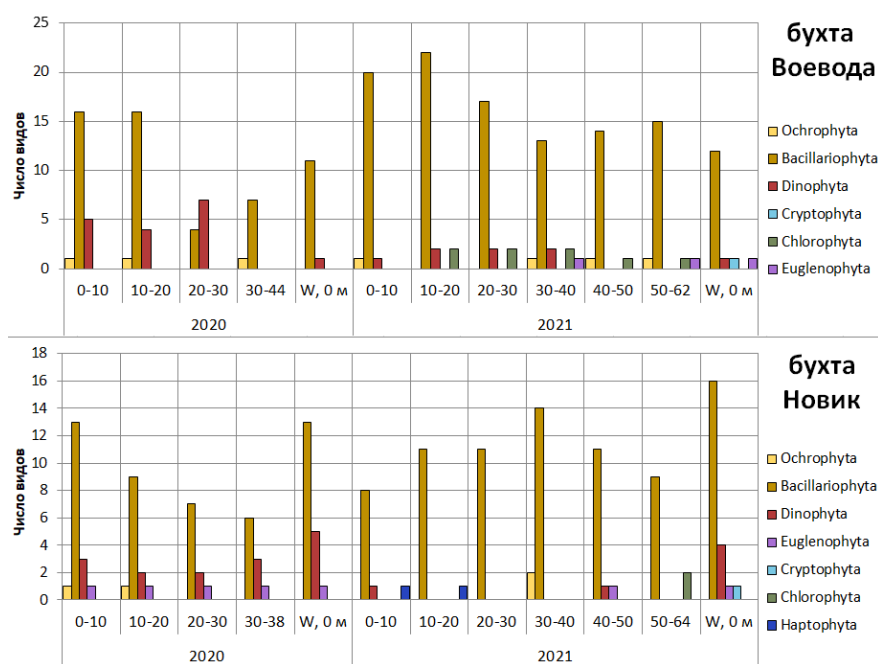


Рис. 2. Число видов в пробах льда и подлёдной воды в бухтах Воевода и Новик

Fig. 2. Species number in samples of ice and under-ice water in the Voevoda Bay (the upper plot) and the Novik Bay (the lower plot)

В ледовой флоре преобладали планктонные неритические виды, в основном относящиеся к группе аркто-бореальных (рис. 3). Доминанты различались в зависимости от места, года, биотопа и глубины отбора. Так, в 2020 г. во льду бухты Воевода преобладали *Nitzschia frigida* (до 94 % от общей численности в слое льда) и *Thalassiosira nordenskiöldii* (до 41 %), в подлёдной воде — *Nitzschia* sp. 2 (до 41 %) и *Cylindrotheca closterium* (до 31 %). Во льду бухты Новик доминировали *C. closterium* (до 63 %), *T. nordenskiöldii* (до 55 %) и *N. frigida* (до 28 %), в подлёдной воде — *Thalassiosira gravida* (до 88 %). В 2021 г. во льду бухты Воевода преобладали *Navicula septentrionalis* (до 59 %), *Nitzschia* sp. 4 (до 46 %), *Navicula granii* (до 41 %) и *Chaetoceros socialis* f. *radians* (до 76 %), в подлёдной воде — *Plagioselmis* sp. (до 67 %). Во льду бухты Новик доминировали *Nitzschia* sp. 4 (до 72 %), *N. frigida* (до 40 %) и *C. socialis* f. *radians* (до 27 %), в подлёдной воде — *T. nordenskiöldii* (до 34 %) и *Plagioselmis* sp. (до 25 %).

Статистический анализ распределения видов микроводорослей в слоях льда и в подлёдной воде показал существенные различия в уровнях сходства горизонтов между собой в зависимости от типа биотопа, глубины отбора пробы, а также места и года исследования (рис. 4). Наиболее значительно видовой состав в пробах отличался между годами исследования: уровень сходства проб, отобранных в один год, составил 25 %. При этом пробы 2021 г. существенно отличались друг от друга по видовому составу в зависимости от места отбора: в каждой из бухт уровень сходства составил 40 %. В 2020 г. подобной чёткой корреляции не было выявлено. Пробы из некоторых соседствующих слоёв оказались сходными на 65 %: в 2020 г. — из слоёв 20–40 см в бухте Новик; в 2021 г. — из слоёв 30–50 см в бухте Воевода и 0–20 см в бухте Новик.

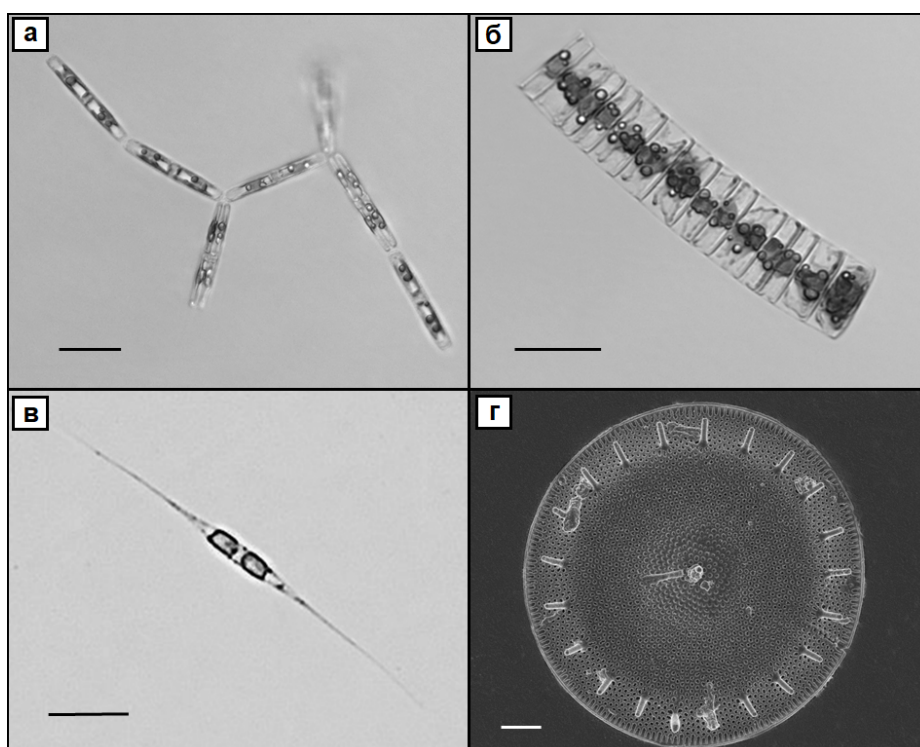


Рис. 3. Доминирующие виды микроводорослей: а — *Nitzschia frigida*; б — *Navicula septentrionalis*; в — *Cylindrotheca closterium* (световой микроскоп); г — *Thalassiosira nordenskiöldii* (сканирующий электронный микроскоп). Масштабные линейки — 20 мкм (а–в) и 4 мкм (г)

Fig. 3. Dominant microalgal species: а, *Nitzschia frigida*; б, *Navicula septentrionalis*; в, *Cylindrotheca closterium*; (a light microscope); г, *Thalassiosira nordenskiöldii* (a scanning electron microscope). Scale bars are 20 μm (а–в) and 4 μm (г)

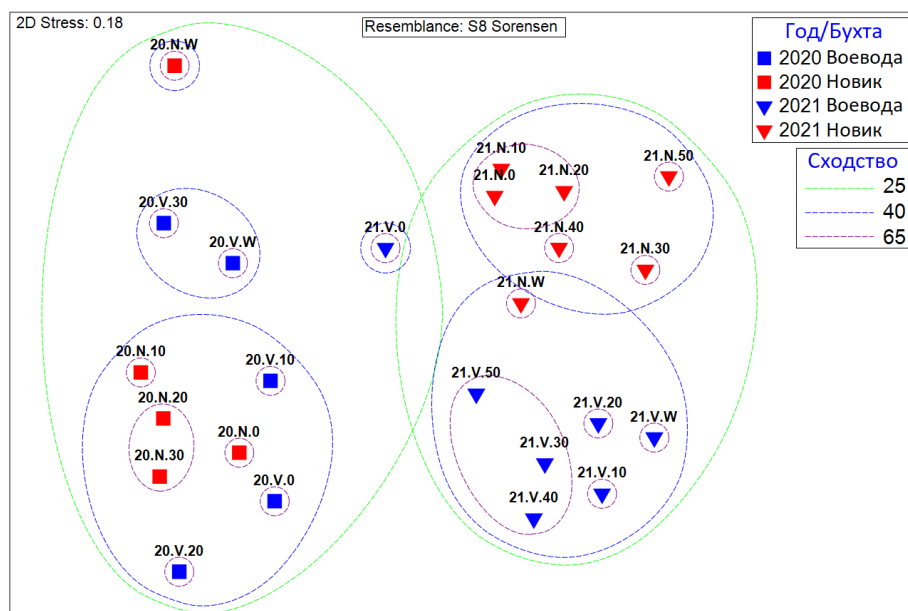


Рис. 4. Неметрическое многомерное шкалирование ординации альгофлоры для проб льда и подлёдной воды. Пробы подписаны по шаблону «год.бухта.слой»; номер в индексе слоя указывает на его верхнюю границу; W означает пробу подлёдной воды

Fig. 4. Non-metric multidimensional scaling of algal flora ordination for samples of ice and under-ice water. Samples are signed according to a “year.bay.layer” pattern; a digit in a layer index indicates its upper boundary; W denotes a sample of under-ice water

ОБСУЖДЕНИЕ

Ледовая альгофлора бухт Воевода и Новик характеризовалась схожей таксономической структурой, в которой по видовому составу и количеству видов доминировали диатомовые водоросли [Юрикова, Бегун, 2022]. Общими за 2020–2021 гг. для двух бухт оказались 45 видов (52 % от общего числа). Сходство альгофлоры в бухтах прослеживается и по отмеченным родам с наиболее разнообразным видовым составом. При этом в бухте Новик выявлено большее количество представленных групп в каждом из исследованных периодов. В 2021 г. число видов ледовых микроводорослей в бухте Воевода было выше в 1,3 раза, чем в бухте Новик, в то время как в 2020 г. оно было сходным. Вероятно, наблюдаемое сходство видового состава вызвано достаточно близким географическим положением этих бухт и их связью с Амурским заливом, с его замкнутым типом циркуляции вод. Отмеченные различия в таксономической структуре ледовой альгофлоры обусловлены расположением бухт. Так, бухта Новик глубоко врежется в остров Русский, её кутовая часть значительно отдалена от вод пролива Босфор Восточный, что объясняет высокий уровень замкнутости биотопа. Более открытая бухта Воевода опресняется стоками реки Русской, из-за чего там формируется видовой состав микроводорослей, отличный от такового бухты Новик.

Статистический анализ показал наиболее значительную вариабельность видового состава в пробах льда и подлёдной воды в зависимости от года исследования. В 2021 г. состав микроводорослей изученных бухт оказался богаче, чем в 2020 г., что совпадает с результатами по их количественному развитию [Юрикова, Бегун, 2022]. Данное явление может быть связано с особенностями метеорологических условий, которые способствовали формированию ледяного покрова большей толщины, чем в предыдущем году. На различия в видовом составе также влияют локация (точка отбора проб), тип биотопа и глубина залегания ледяного слоя.

Большинство видов диатомовых водорослей морского льда бухт Воевода и Новик широко известны для подлёдного фитопланктона акваторий залива Петра Великого, развивающегося при отрицательной температуре воды и достигающего уровня, характерного для цветения вод в зимний и ранневесенний период [Бегун и др., 2003, 2011; Коновалова и др., 1989; Орлова и др., 2009; Пономарева, 2017; Стоник, 2018; Шевченко и др., 2020; Ryabushko et al., 2019]. В микрофитобентосе каменистых грунтов в ледяной корке залива Восток в январе 1980 г. при температуре воды до $-1,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ была указана максимальная биомасса диатомовых ($2576\text{ мг}\cdot\text{м}^{-2}$) с доминированием бенто-планктонного вида *Odontella aurita* (Lyngbye) C. Agardh, 1832 [Рябушко, 1986; Рябушко, Бегун, 2015], который встречался и в бухтах Воевода и Новик. Некоторые зарегистрированные нами виды также отмечены в большинстве работ по биоте ледяного покрова морей полярных регионов [Буйницкий, 1973; Мельников, 1989; Усачёв, 1949; Kauko et al., 2009].

Обнаруженные массовые представители ледовой альгофлоры бухт острова Русский являются планктонными неритическими видами. Однако среди других видов значительную часть составляли бентосные (49 %) и бенто-планктонные (10 %) формы, характерные для грунтового биотопа или обрастания различных подводных субстратов, что может быть обусловлено мелководностью бухт и близостью донного биотопа. В результате волнового воздействия и поднятия к поверхности воды бентосные виды способны прикрепляться к нижней части ледяного покрова как к субстрату, выступая в роли криоперифитона [Буйницкий, 1973; Мельников, Бондарчук, 1987; Ewert, Deming, 2013]. Известно [Kauko et al., 2009], что в результате турбулентного перемешивания вод пелагиали клетки микроводорослей включаются в морской лёд в процессе его формирования. Однако, по мнению некоторых исследователей [Olsen et al., 2017; Ratkova, Wassmann, 2005], микрофитобентос тоже является источником пополнения ледового биотопа альгофлорой.

В сообществе микроводорослей бухт острова Русский планктонные виды диатомовых представлены как центрическими формами (большинство из них обитает в пелагиали), так и пеннатыми (более присущими бентали), что в целом характерно и для подлёдного фитопланктона акваторий залива Петра Великого [Бегун и др., 2011; Пономарева, 2017; Шевченко и др., 2020; Sorokin, Konovalova, 1973]. Отметим, что представителей пеннатных видов встречено в 4 раза больше, чем центрических, что некоторые авторы считают закономерным результатом основной стадии сукцессии во время цветения ледовых микроводорослей [Leu et al., 2015; Van Leeuwe et al., 2018].

Исследование морского льда бухт острова Русский показало, что ледовая альгофлора представлена как планктонными, так и бентосными микроводорослями. Это связано с тем, что во время закономерного для зимнего сезона массового развития подлёдного фитопланктона при формировании морского льда массовые виды способны с большей или меньшей интенсивностью включаться в состав ледового сообщества. Эта интенсивность обусловлена рядом сложных метеорологических и гидрохимических процессов, происходящих в акватории в момент льдообразования, что находит отражение в различиях в видовом составе сообщества и количественном обилии микроводорослей [Юрикова, Бегун, 2022] в каждом конкретном слое ледяного покрова.

Выводы. Значительно расширены сведения о флоре микроводорослей морского льда и подлёдной воды залива Петра Великого. Впервые приведён список видов-криофилов, насчитывающий 87 таксонов из 48 родов и 7 отделов. Альгофлора морского льда и подлёдной воды акваторий острова Русский представлена в основном бентосными космополитными видами. Таксономический состав микроводорослей открытой акватории бухты Воевода в целом характеризуется большим видовым богатством, но меньшим количеством отделов микроводорослей, чем таковой закрытой бухты Новик.

Всего в 2020 г. в обеих бухтах встречено 52 вида из 31 рода и 4 отделов, из них в бухте Воевода зарегистрировано 36 видов, в бухте Новик — 37; общим для двух бухт стал 21 вид. В 2021 г. всего отмечено 63 вида из 41 рода и 7 отделов, из них в бухте Воевода — 50 видов, в бухте Новик — 43; общий для двух бухт — 31 вид. Выявлены различия в послонном распределении видов. Установлено, что наиболее значительно видовой состав в пробах льда и подлёдной воды различался в разные годы исследования.

Данное исследование поддержано Федеральной службой по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды Российской Федерации (соглашение № 169-15-2023-002).

Благодарность. Авторы выражают признательность сотрудникам Тихоокеанского океанологического института имени В. И. Ильичёва ДВО РАН П. Я. Тищенко, П. Ю. Семкину, Ю. А. Барабанщикову и С. Г. Сагалаеву за помощь в организации и проведении полевых работ. Также авторы благодарят А. Ю. Лазарюка за научную консультацию. Работа проведена на базе ЦКП РК «Морской биобанк» ННЦМБ ДВО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Барабанщиков Ю. А., Тищенко П. Я., Семкин П. Ю., Волкова Т. И., Звалинский В. И., Михайлик Т. А., Сагалаев С. Г., Сергеев А. Ф., Тищенко П. П., Швецова М. Г., Шкирникова Е. М. Сезонные гидролого-гидрохимические исследования бухты Воевода (Амурский залив, Японское море) // *Известия ТИНРО*. 2015. Т. 180. С. 161–178. [Barabanshchikov Yu. A., Tishchenko P. Ya., Semkin P. Yu., Volkova T. I., Zvalinsky V. I., Mikhailik T. A., Sagalaev S. G., Sergeev A. F., Tishchenko P. P., Shvetsova M. G., Shkirmikova E. M. Seasonal hydrological and hydrochemical surveys in the Voevoda Bay (Amur Bay, Japan Sea). *Izvestiya TINRO*, 2015, vol. 180, pp. 161–178. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2015-180-161-178>
2. Барабанщиков Ю. А., Тищенко П. Я., Семкин П. Ю., Михайлик Т. А., Косьяненко А. А.

- Условия образования лечебных грязей в бухте Воевода (Амурский залив, Японское море) // *Известия ТИНРО*. 2018. Т. 192. С. 167–176. [Barabanshchikov Yu. A., Tishchenko P. Ya., Semkin P. Yu., Mikhailik T. A., Kosyanenko A. A. Conditions of forming for therapeutic mud in the Voevoda Bay (Amur Bay, Japan Sea). *Izvestiya TINRO*, 2018, vol. 192, pp. 167–176. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-192-167-176>
3. Бегун А. А., Орлова Т. Ю., Звягинцев А. Ю. Фитопланктон Амурского залива Японского моря в районе г. Владивостока // *Альгология*. 2003. Т. 13, № 2. С. 204–215. [Begun A. A., Orlova T. Yu., Zvyagintsev A. Yu. Phytoplankton of Amur Bay in the Sea of Japan near Vladivostok. *Algologiya*, 2003, vol. 13, no. 2, pp. 204–215. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/ahnogo>
 4. Бегун А. А., Звягинцев А. Ю., Масленников С. И. Фитопланктон в районе очистных сооружений г. Владивостока (Амурский залив, Японское море) // *Научные труды Дальрыбвтуза*. 2011. Т. 24. С. 3–12. [Begun A. A., Maslennikov S. I., Zvyagintsev A. Yu. Phytoplankton in treatment facilities area near Vladivostok (Amurskii Bay, Japan Sea). *Nauchnye trudy Dal'rybvтуza*, 2011, vol. 24, pp. 3–12. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/oirajb>
 5. Бойченко Т. В., Христофорова Н. К., Емельянов А. А. Микробная индикация загрязнения поверхностных вод бухты Новик (остров Русский, залив Петра Великого, Японское море) // *Известия ТИНРО*. 2019. Т. 198. С. 186–194. [Boychenko T. V., Khristoforova N. K., Emelyanov A. A. Microbial indication of pollution for the surface waters in the Novik Bay (Russky Island, Peter the Great Bay, Japan Sea). *Izvestiya TINRO*, 2019, vol. 198, pp. 186–194. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2019-198-186-194>
 6. Буйницкий В. Х. *Морские льды и айсберги Антарктики*. Ленинград : Изд-во ЛГУ, 1973. 256 с. [Buinitskii V. Kh. *Morskie l'dy i aisbergi Antarktiki*. Leningrad : Izd-vo LGU, 1973, 256 p. (in Russ.)]
 7. Звалинский В. И., Марьяш А. А., Стоник И. В., Швецова М. Г., Сагалаев С. Г., Бегун А. А., Тищенко П. Я. Продукционные и гидрохимические характеристики льда, подлёдной воды и донных осадков эстуария реки Раздольной (Амурский залив, Японское море) в период ледостава // *Биология моря*. 2010. Т. 36, № 3. С. 186–195. [Zvalinsky V. I., Maryash A. A., Shvetsova M. G., Sagalaev S. G., Tishchenko P. Y., Stonik I. V., Begun A. A. Production and hydrochemical characteristics of ice, under-ice water and sediments in the Razdolnaya River estuary (Amursky Bay, Sea of Japan) during the ice cover period. *Biologiya morya*, 2010, vol. 36, no. 3, pp. 186–195. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/ouiphz>
 8. Коновалова Г. В. *Динофлагелляты (Dinophyta) дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана*. Владивосток : Дальнаука, 1998. 300 с. [Konovalova G. V. *Dinoflagellyaty (Dinophyta) dal'nevostochnykh morei Rossii i sopredel'nykh akvatorii Tikhogo okeana*. Vladivostok : Dal'nauka, 1998, 300 p. (in Russ.)]
 9. Коновалова Г. В., Орлова Т. Ю., Паутова Л. А. *Атлас морского фитопланктона Японского моря*. Ленинград : Наука, 1989. 160 с. [Konovalova G. V., Orlova T. Yu., Pautova L. A. *Atlas morskogo fitoplanktona Yaponskogo morya*. Leningrad : Nauka, 1989, 160 p. (in Russ.)]
 10. Кузнецов Л. Л. Хлорофиллы и первичная продукция микроводорослей, связанных со льдом Амурского залива Японского моря // *Биология моря*. 1980. № 5. С. 72–74. [Kuznetsov L. L. Chlorophylls and primary production of microalgae connected with ice of the Amur Bay (Sea of Japan). *Biologiya morya*, 1980, no. 5, pp. 72–74. (in Russ.)]
 11. Мельников И. А. *Экосистема арктического морского льда*. Москва : АН СССР, 1989. 192 с. [Mel'nikov I. A. *Ekosistema arkhticheskogo morskogo l'da*. Moscow : AN SSSR, 1989, 192 p. (in Russ.)]
 12. Мельников И. А., Бондарчук Л. Л. К экологии массовых скоплений колониальных диатомовых водорослей под арктическим дрейфующим льдом // *Океанология*. 1987. Вып. 2. С. 317–321. [Mel'nikov I. A., Bondarchuk L. L. To the ecology of the mass aggregations of colonial diatom algae under the arctic drifting sea ice. *Okeanologiya*, 1987, iss. 2, pp. 317–321. (in Russ.)]
 13. Мельниченко Н. А., Тювеев А. В., Лазарюк А. Ю., Савченко В. Г., Кустова Е. В. Особенности формирования вертикальной структуры льда в бухте Новик (о-в Русский) по данным ЯМР и МРТ // *Вестник Дальневосточного*

- отделения Российской академии наук. 2017. № 4 (194). С. 70–80. [Mel'nichenko N. A., Tyuveev A. V., Lazaryuk A. Yu., Savchenko V. G., Kustova E. V. Particular features of forming sea ice vertical structure in the Novik Bay (the Russian Island) by NMR and MRT. *Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossiiskoi akademii nauk*, 2017, no. 4 (194), pp. 70–80. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/zndttz>
14. Мельниченко Н. А., Тювеев А. В., Лазарюк А. Ю., Савченко В. Г., Харламов П. О., Юрцев А. Ю., Марьина Е. Н. Вертикальное распределение содержания рассола, температуры и солёности в припайных льдах бухты Новик (о-в Русский) залива Петра Великого // *Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук*. 2014. № 5 (177). С. 32–38. [Mel'nichenko N. A., Tyuveev A. V., Lazaryuk A. Yu., Savchenko V. G., Kharlamov P. O., Yurtsev A. Yu., Mar'yina E. N. Vertical distribution of brine content, temperature and salinity in land fast ice of the Novik Bay (Russky Island) of Peter the Great Bay. *Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossiiskoi akademii nauk*, 2014, no. 5 (177), pp. 32–38. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/tndocn>
 15. Орлова Т. Ю., Стоник И. В., Шевченко О. Г. Флора микроводорослей планктона Амурского залива Японского моря // *Биология моря*. 2009. Т. 35, № 1. С. 48–61. [Orlova T. Yu., Stonik I. V., Shevchenko O. G. Flora of planktonic microalgae of Amursky Bay, Sea of Japan. *Biologiya morya*, 2009, vol. 35, no. 1, pp. 48–61. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S106307400901009X>
 16. Пономарёва А. А. *Структура и динамика фитопланктона в бухте Парис (залив Петра Великого, Японское море)* : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.10. Владивосток : ННЦМБ ДВО РАН, 2017. 171 с. [Ponomareva A. A. *Struktura i dinamika fitoplanktona v bukhte Paris (zaliv Petra Velikogo, Yaponskoe more)*. [dissertation]. Vladivostok : NNTsMB DVO RAN, 2017, 171 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/zqepgn>
 17. Радченко И. Г., Капков В. И., Федоров В. Д. *Практическое руководство по сбору и анализу проб морского фитопланктона* : учебно-методическое пособие для студентов биологических специальностей университетов. Москва : Мordvinцев, 2010. 60 с. [Radchenko I. G., Kapkov V. I., Fedorov V. D. *Prakticheskoe rukovodstvo po sboru i analizu prob morskogo fitoplanktona* : uchebno-metodicheskoe posobie dlya studentov biologicheskikh spetsial'nostei universitetov. Moscow : Mordvintsev, 2010, 60 p. (in Russ.)]
 18. Рябушко Л. И. *Диатомовые водоросли верхней сублиторали северо-западной части Японского моря* : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.18. Севастополь, 1986. 244 с. [Ryabushko L. I. *Diatomovye vodorosli verkhnei sublitorali severo-zapadnoi chasti Yaponskogo morya*. [dissertation]. Sevastopol, 1986, 244 p. (in Russ.)]
 19. Рябушко Л. И., Бегун А. А. *Диатомовые водоросли микрофитобентоса Японского моря* : в 2 т. Симферополь ; Севастополь : Н.Орианда, 2015. Т. 1. 288 с. [Ryabushko L. I., Begun A. A. *Diatoms of Microphytobenthos of the Sea of Japan* : in 2 vols. Simferopol ; Sevastopol : N.Orianda, 2015, vol. 1, 288 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/7924>
 20. Стоник И. В. Качественный и количественный состав фитопланктона бухты Золотой Рог Японского моря // *Известия ТИНРО*. 2018. Т. 194. С. 167–174. [Stonik I. V. Qualitative and quantitative composition of phytoplankton in the Golden Horn Bay, Japan Sea. *Izvestiya TINRO*, 2018, vol. 194, pp. 167–174. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2018-194-167-174>
 21. Усачёв П. И. Микрофлора полярных льдов // *Труды Института океанологии*. 1949. Т. 3. С. 216–259. [Usachev P. I. Mikroflora polyarnykh l'dov. *Trudy Instituta okeanologii*, 1949, vol. 3, pp. 216–259. (in Russ.)]
 22. Христофорова Н. К., Бойченко Т. В., Емельянов А. А., Попова А. В. Микробиологический контроль состояния вод бухты Новик (залив Петра Великого, Японское море) // *Известия ТИНРО*. 2017. Т. 189. С. 121–130. [Khristoforova N. K., Boychenko T. V., Emelyanov A. A., Popova A. V. Microbiological control of the water condition in the Novik Bay (Peter the Great Bay, Japan Sea). *Izvestiya TINRO*, 2017, vol. 189, pp. 121–130. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-189-121-130>
 23. Христофорова Н. К., Дёгтева Ю. Е., Бердасова К. С., Емельянов А. А., Лазарюк А. Ю. Химико-экологическое состояние вод бухты Новик (остров Русский, зал. Петра

- Великого, Японское море) // *Известия ТИНРО*. 2016. Т. 186. С. 135–144. [Khristoforova N. K., Degteva Yu. E., Berdasova K. S., Emelyanov A. A., Lazaryuk A. Yu. Chemical and ecological state of the waters in the Novik Bay (Russky Island, Peter the Great Bay, Japan Sea). *Izvestiya TINRO*, 2016, vol. 186, pp. 135–144. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2016-186-135-144>
24. Шевченко О. Г., Тевс К. О., Шулькин В. М. Комплексный мониторинг фитопланктона в мелководной бухте залива Петра Великого (Японское море): динамика хлорофилла «а» и биогенных элементов // *Известия ТИНРО*. 2020. Т. 200, вып. 1. С. 141–154. [Shevchenko O. G., Tevs K. O., Shul'kin V. M. Integrated monitoring of phytoplankton in a shallow inlet of Peter the Great Bay (Japan Sea): Dynamics of chlorophyll *a* and nutrients. *Izvestiya TINRO*, 2020, vol. 200, iss. 1, pp. 141–154. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2020-200-141-154>
 25. Юрикова Е. А., Бегун А. А. Количественная структура сообщества микроводорослей морского льда (остров Русский, залив Петра Великого, Японское море) // *Морской биологический журнал*. 2022. Т. 7, № 2. С. 98–112. [Yurikova E. A., Begun A. A. Quantitative structure of the sea ice microalgae community (Russky Island, Peter the Great Bay, Sea of Japan). *Marine Biological Journal*, 2022, vol. 7, no. 2, pp. 98–112. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2022.07.2.08>
 26. *Identifying Marine Phytoplankton* / T. R. Carmelo (Ed.). San Diego, CA : Academic Press, 1997, 874 p. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-693018-4.X5000-9>
 27. Clarke K. R., Gorley R. N. *PRIMER version 7: User Manual / Tutorial*. Plymouth, UK : PRIMER-E, 2015, 296 p.
 28. Clarke K. R., Warwick R. M. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. 2nd edition. Plymouth : PRIMER-E, 2001, 176 p.
 29. Ewert M., Deming J. W. Sea ice microorganisms: Environmental constraints and extracellular responses. *Biology*, 2013, vol. 2, iss. 2, pp. 603–628. <https://doi.org/10.3390/biology2020603>
 30. Hoppenrath M., Elbrächter M., Drebes G. *Marine Phytoplankton: Selected Microphytoplankton Species from the North Sea Around Helgoland and Sylt*. Stuttgart : E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 2009, 264 p.
 31. Kauko H. M., Olsen L. M., Duarte P., Peeken I., Granskog M. A., Johnsen G., Fernández-Méndez M., Pavlov A. K., Mundy Ch. J., Assmy Ph. Algal colonization of young Arctic sea ice in spring. *Frontiers in Marine Science*, 2018, no. 5, art. no. 199 (20 p.). <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00199>
 32. Leu E., Mundy Ch. J., Assmy Ph., Campbell K., Gabrielsen T. M., Gosselin M. Arctic spring awakening – steering principles behind the phenology of vernal ice algal blooms. *Progress in Oceanography*, 2015, vol. 139, pp. 151–170. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.07.012>
 33. Olsen L. M., Laney S. R., Duarte P., Kauko H. M., Fernández-Méndez M., Mundy Ch. J., Rösel A., Meyer A., Itkin P., Cohen L., Peeken I., Tatarek A., Rózańska-Pluta M., Wiktor J., Taskjelle T., Pavlov A. K., Hudson S. R., Granskog M. A., Hop H., Assmy Ph. The seeding of ice algal blooms in Arctic pack ice: The multiyear ice seed repository hypothesis. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2017, vol. 122, iss. 7, pp. 1529–1548. <https://doi.org/10.1002/2016JG003668>
 34. Ratkova T. N., Wassmann P. Sea ice algae in the White and Barents seas: Composition and origin. *Polar Research*, 2005, vol. 24, no. 1–2, pp. 95–110. <https://doi.org/10.3402/polar.v24i1.6256>
 35. Ryabushko L. I., Balycheva D. S., Bondarenko A. V., Zheleznova S. N., Begun A. A., Stonik I. V. Different aspects of studying a diatom *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann et Lewin, 1964 in natural and laboratory conditions. *Marine Biological Journal*, 2019, vol. 4, no. 2, pp. 52–62. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.2.06>
 36. Semkin P., Tishchenko P., Pavlova G., Barabanshchikov Yu., Tishchenko P., Shvetsova M., Shkirknikova E., Fedorets Yu. O₂ and CO₂ responses of the synaptic period to under-ice phytoplankton bloom in the eutrophic Razdolnaya River estuary of Amur Bay, the Sea of Japan. *Journal of Marine Science and Engineering*, 2022, vol. 10, iss. 12, art. no. 1798 (17 p.). <https://doi.org/10.3390/jmse10121798>

37. Sorokin Y. I., Konovalova G. V. Production and decomposition of organic matter in a bay of the Japan Sea during the winter diatom bloom. *Limnology and Oceanography*, 1973, vol. 18, iss. 6, pp. 962–967. <https://doi.org/10.4319/lo.1973.18.6.0962>
38. Utermöhl H. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Mitteilungen*, 1958, vol. 9, iss. 1, pp. 1–38. <https://doi.org/10.1080/05384680.1958.11904091>
39. Van Leeuwe M. A., Tedesco L., Arrigo K. R., Assmy Ph., Campbell K., Meiners K. M. Microalgal community structure and primary production in Arctic and Antarctic sea ice: A synthesis. *Elementa: Science of the Anthropocene*, 2018, vol. 6, art. no. 4 (25 p.). <https://doi.org/10.1525/elementa.267>

**SPECIES COMPOSITION OF THE MICROALGAL COMMUNITY
IN SEA ICE AND UNDER-ICE WATER
IN BAYS OF RUSSKY ISLAND (PETER THE GREAT BAY, SEA OF JAPAN)**

E. Yurikova and A. Begun

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

Sea ice can serve as a habitat for microalgae which can adapt to its unique conditions and successfully reproduce in it. This paper continues the analysis of material obtained for the first time from sea ice in two bays of Russky Island (the Sea of Japan) in 2020–2021 aimed at studying layer-by-layer distribution of the qualitative and quantitative composition of inhabiting microalgae. The taxonomic analysis allowed for identifying 87 species of microalgae from 48 genera and 7 phyla. The maximum species richness was characteristic of the Bacillariophyta phylum (57–100% of the species number in an ice layer). Algal flora of sea ice and under-ice water was formed mainly by benthic cosmopolites. The composition of dominant species varied depending on year, bay, and depth of an ice layer; the prevailing species were *Chaetoceros socialis* f. *radians*, *Cylindrotheca closterium*, *Navicula septentrionalis*, *Nitzschia frigida*, *Thalassiosira gravida*, *T. nordenskiöldii*, and *Plagioselmis* sp. Species composition varied most significantly between years of the study. Differences in species composition were also noted between bays and biotopes, as well as depending on the position of the layer in the ice column.

Keywords: ice algal flora, diatoms, Sea of Japan

ЗАМЕТКИ

УДК 582.26/.27-114.328:549

**ДЕЙСТВИЕ ТЯЖЁЛЫХ МЕТАЛЛОВ
НА СКОРОСТЬ РОСТА МИКРОВОДОРОСЛЕЙ
HETEROSIGMA AKASHIWO, *ALEXANDRIUM AFFINE*
И *PROROCENTRUM FORAMINOSUM***

© 2025 г. **Ж. В. Маркина¹, А. В. Огнистая^{1,2}**

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

²Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Российская Федерация
E-mail: alya_lokshina@mail.ru

Поступила в редакцию 18.11.2022; после доработки 14.04.2023;
принята к публикации 12.08.2025.

Увеличение частоты вредоносных цветений водорослей связывают с растущим загрязнением окружающей среды, в частности с повышением содержания тяжёлых металлов в водах. Цель работы — оценить влияние тяжёлых металлов на скорость роста микроводорослей, вызывающих такие цветения. Изучено действие ионов кадмия Cd^{2+} , свинца Pb^{2+} и никеля Ni^{2+} в концентрациях 10 и 20 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$, а также цинка Zn^{2+} и железа Fe^{3+} в концентрациях 50 и 100 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ на скорость роста микроводорослей *Heterosigma akashiwo*, *Alexandrium affine* и *Prorocentrum foraminosum*. Оценка выполнена на третьи и седьмые сутки опыта. Выявлено, что эти тяжёлые металлы оказывали влияние на все изученные виды водорослей. На третьи сутки скорость роста *H. akashiwo* увеличивалась при добавлении Cd^{2+} , Pb^{2+} , Ni^{2+} и Fe^{3+} ; подавление роста обнаружено при внесении Zn^{2+} . На седьмые сутки ингибирование микроводоросли выявлено при содержании 10 и 20 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ Cd^{2+} , 10 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ Pb^{2+} и Ni^{2+} , а также 100 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ Zn^{2+} . Стимуляция *H. akashiwo* происходила при 20 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ Pb^{2+} и Ni^{2+} , 50 и 100 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ Fe^{3+} . Скорость роста *A. affine* на третьи сутки увеличивалась при 20 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ Cd^{2+} , 10 и 20 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ Pb^{2+} и Ni^{2+} , а также 100 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ Fe^{2+} и Zn^{2+} . На седьмые сутки рост уменьшался в результате негативного влияния 10 и 20 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ Cd^{2+} и Pb^{2+} и 20 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ Ni^{2+} . Стимуляция роста водоросли зафиксирована при 10 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ Ni^{2+} , а также при обеих концентрациях Fe^{3+} и Zn^{2+} . Наименее устойчивым к тяжёлым металлам оказался вид *P. foraminosum*. Его скорость роста снижалась при воздействии всех токсикантов, за исключением Fe^{3+} : в данном случае происходила стимуляция роста микроводоросли на седьмой день эксперимента.

Ключевые слова: *Heterosigma akashiwo*, *Alexandrium affine*, *Prorocentrum foraminosum*, кадмий, никель, свинец, цинк, железо, тяжёлые металлы

В последние десятилетия в разных акваториях Мирового океана отмечено увеличение количества вредоносных цветений, вызываемых рафидофитовой водорослью *Heterosigma akashiwo* (Y. Nada) Y. Nada ex Y. Nara, M. Chihara [Dursun et al., 2016; Heisler et al., 2008] и представителями динофитовых водорослей родов *Alexandrium* Halim, 1960 [Anderson et al., 2012] и *Prorocentrum* Ehrenberg, 1834 [Li et al., 2021; Shin et al., 2019]. Ряд исследователей связывает учащение этих явлений с возрастающим загрязнением окружающей среды [Heisler et al., 2008]. Тяжёлые металлы регулярно обнаруживают в водах российских морей [Качество морских вод, 2020]. Всё чаще

их выявляют и в других акваториях Мирового океана. Влияние этих токсикантов на растительные организмы изучают в течение длительного времени, однако в большинстве работ анализируют сублетальные и летальные концентрации, а содержание металлов, соответствующее природному, исследуют всё реже [Nagajoti et al., 2010].

В связи с вышеизложенным целью настоящей работы было оценить действие кадмия, никеля, свинца, цинка и железа на скорость роста микроводорослей *Heterosigma akashiwo*, *Alexandrium affine* Н. Inoue & Y. Fukuyo Balech и *Prorocentrum foraminosum* Faust.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Растительный материал. Объектом исследования служили культуры одноклеточных водорослей *H. akashiwo* (штамм MBRU_HAK-SR11) (Raphidophyceae), *A. affine* (штамм AFRU-12) (Dinophyta) и *P. foraminosum* (штамм MBRU_PrRUS_16) (Dinophyta), предоставленные ЦКП «Морской биобанк» ННЦМБ ДВО РАН (<https://marbank.dvo.ru/>).

Условия проведения экспериментов. Водоросли выращивали на среде *f* [Guillard, Ryther, 1962] в 250-мл колбах Эрленмейера с объёмом культуральной среды 100 мл, при температуре +18 °С, интенсивности освещения 70 мкмоль·м⁻²·с⁻¹ и свето-темновом периоде 14 ч : 10 ч (свет : темнота), без барботирования. В качестве инокулята использовали культуру на экспоненциальной стадии роста. Начальная концентрация клеток составила 20 000 кл·мл⁻¹ для *H. akashiwo*, 300 кл·мл⁻¹ для *P. foraminosum* и 1000 кл·мл⁻¹ для *A. affine*. Продолжительность экспериментов — семь суток.

Отбор проб объёмом 1 мл осуществляли пипеточным дозатором (НПП «Томъаналит», Россия). Подсчёт клеток проводили на третьи и седьмые сутки в камере Нажотта объёмом 50 мл под микроскопом EVOS M5000 (Thermo Fisher Scientific, США) при увеличении 10х. Всего подсчитано шесть повторностей для каждого варианта опыта. Эксперименты проводили в трёх биологических повторностях [Руководство, 2002].

Токсиканты и их концентрации. Cd²⁺ добавляли в виде 3CdSO₄ × 8H₂O, Ni²⁺ — NiSO₄ × 7H₂O, Pb²⁺ — PbCl₂, Zn²⁺ — ZnSO₄ × 7H₂O, Fe³⁺ — FeCl₃ × 6H₂O с пересчётом на ионы металла в день постановки эксперимента. Выбор концентраций основан на данных о содержании этих тяжёлых металлов в прибрежных водах России и об их предельно допустимых концентрациях (ПДК); проанализированные значения соответствуют ПДК и 2ПДК [Качество морских вод, 2020].

Скорость роста рассчитана по стандартной формуле [Guillard, Ryther, 1962]. Достоверность различий между выборками оценена по критерию Манна — Уитни при уровне значимости $p < 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Скорость роста *H. akashiwo* на третьи сутки была выше контрольной при воздействии Pb²⁺ и Ni²⁺ в концентрации 10 мкг·л⁻¹ и Fe²⁺ в концентрациях 50 и 100 мкг·л⁻¹ (табл. 1). В остальных случаях показатель достоверно не отличался от контроля. На седьмые сутки скорость роста при 10 мкг·л⁻¹ Cd²⁺ была значимо ниже таковой в контроле.

Скорость роста *A. affine* на третьи сутки существенно возросла при воздействии Cd²⁺ в концентрации 20 мкг·л⁻¹, а также Pb²⁺ и Ni²⁺ (табл. 2). Внесение 50 мкг·л⁻¹ Fe²⁺ и Zn²⁺ приводило к снижению показателя. На седьмые сутки при содержании в среде 10 и 20 мкг·л⁻¹ Cd²⁺ и Pb²⁺ происходило ингибирование роста водоросли. В то же время 10 мкг·л⁻¹ Ni²⁺, 50 мкг·л⁻¹ Fe²⁺ и 100 мкг·л⁻¹ Zn²⁺ вызвали стимуляцию её роста.

Скорость роста *P. foraminosum* при всех исследованных концентрациях металлов была ниже контроля как на третьи, так и на седьмые сутки эксперимента. Между тем на седьмой день при добавлении Fe²⁺ зафиксирована стимуляция роста микроводоросли (табл. 3).

Таблица 1. Средние значения скорости роста (дел.·сут⁻¹) *Heterosigma akashiwo* при воздействии тяжёлых металлов в разных концентрациях (мкг·л⁻¹)

Table 1. Mean values of the growth rate (div.·day⁻¹) rate of *Heterosigma akashiwo* when exposed to heavy metals at different concentrations (µg·L⁻¹)

Сутки	0	Cd ²⁺		Pb ²⁺		Ni ²⁺		Fe ²⁺		Zn ²⁺	
		10	20	10	20	10	20	50	100	50	100
Третьи	0,31	0,34	0,31	0,39	0,35	0,39	0,35	0,42	0,40	0,27	0,28
Седьмые	0,23	<i>0,17</i>	0,20	0,21	0,26	0,21	0,26	0,24	0,25	0,23	0,22

Примечание: жирным выделены значения достоверно выше контрольного уровня ($p < 0,05$), курсивом — достоверно ниже контрольного уровня.

Note: values significantly higher than the control level ($p < 0.05$) are highlighted in bold; a value significantly lower than the control level is highlighted in italics.

Таблица 2. Средние значения скорости роста (дел.·сут⁻¹) *Alexandrium affine* при воздействии тяжёлых металлов в разных концентрациях (мкг·л⁻¹)

Table 2. Mean values of the growth rate (div.·day⁻¹) of *Alexandrium affine* when exposed to heavy metals at different concentrations (µg·L⁻¹)

Сутки	0	Cd ²⁺		Pb ²⁺		Ni ²⁺		Fe ²⁺		Zn ²⁺	
		10	20	10	20	10	20	50	100	50	100
Третьи	0,21	0,18	0,33	0,36	0,36	0,45	0,37	<i>0,03</i>	0,24	<i>0,11</i>	0,41
Седьмые	0,13	<i>-0,16</i>	<i>-0,29</i>	<i>-0,01</i>	<i>0,05</i>	0,21	0,12	0,27	0,14	0,13	0,23

Примечание: жирным выделены значения достоверно выше контрольного уровня ($p < 0,05$); курсивом — достоверно ниже контрольного уровня.

Note: values significantly higher than the control level ($p < 0.05$) are highlighted in bold; values significantly lower than the control level are highlighted in italics.

Таблица 3. Средние значения скорости роста (дел.·сут⁻¹) *Prorocentrum foraminosum* при воздействии тяжёлых металлов в разных концентрациях (мкг·л⁻¹)

Table 3. Mean values of the growth rate (div.·day⁻¹) of *Prorocentrum foraminosum* when exposed to heavy metals at different concentrations (µg·L⁻¹)

Сутки	0	Cd ²⁺		Pb ²⁺		Ni ²⁺		Fe ²⁺		Zn ²⁺	
		10	20	10	20	10	20	50	100	50	100
Третьи	0,24	<i>0,05</i>	0,21	<i>0,12</i>	<i>0,10</i>	<i>0,08</i>	0,20	<i>-0,20</i>	<i>-0,33</i>	<i>-0,11</i>	<i>0,10</i>
Седьмые	0,13	<i>0,05</i>	<i>0,01</i>	0,12	0,10	<i>0,01</i>	<i>-0,03</i>	0,16	0,24	0,13	0,06

Примечание: курсивом выделены значения достоверно ниже контрольного уровня ($p < 0,05$).

Note: values significantly lower than the control level ($p < 0.05$) are highlighted in italics.

Токсичность тяжёлых металлов для микроводорослей разных отделов была показана неоднократно. Она связана прежде всего с тем, что они вызывают окислительный стресс в результате увеличения количества свободных радикалов. Из-за повреждения молекул свободными радикалами происходит нарушение физиологических процессов, что в конечном итоге влияет на жизнеспособность клеток [Nagajoti et al., 2010].

Тяжёлые металлы не разлагаются; соответственно, их взаимодействие с организмами остаётся постоянным на протяжении опыта. При этом может проявляться токсический эффект, что в нашем эксперименте было зарегистрировано у *P. foraminosum*. Однако у *H. akashiwo* при наличии в среде свинца, никеля и железа, а у *A. affine* при наличии кадмия, свинца, никеля и цинка отмечена стимуляция роста с дальнейшим снижением её интенсивности, то есть

эффект гормезиса. Гормезис представляет собой двухфазную, а иногда и многофазную дозозависимую реакцию организма на воздействие химического вещества, характеризующуюся периодами стимуляции и подавления различных биологических функций (изменяется в том числе интенсивность роста популяции организмов). Проявление гормезиса обусловлено физиологическими особенностями организма. Обычно этот эффект проявляется при воздействии концентраций ниже летальных [Calabrese, Mattson, 2011; Cedergreen et al., 2007].

В целом изученные виды оказались более чувствительными к воздействию всех металлов, чем другие представители микроводорослей. Например, ингибирование скорости роста популяции *Phaeocystis antarctica* на 10 % происходило при концентрации Cd^{2+} 135 мкг·л⁻¹ и Pb^{2+} 260 мкг·л⁻¹ [Gissi et al., 2015]. Скорость роста *Isochrysis galbana* увеличивалась при 50–100 мкг·л⁻¹ Pb^{2+} [Ahmadi et al., 2021]. В то же время *Ankistrodesmus falcatus* оказался видом, близким по устойчивости к воздействию Ni^{2+} : численность его клеток снижалась при концентрациях металла 15–30 мкг·л⁻¹ уже через 24 ч опыта [Martínez-Ruiz, Martínez-Jeronimo, 2015].

Заключение. Протестированные соединения тяжёлых металлов оказывали влияние на все изученные виды микроводорослей. Наиболее чувствительным видом был *Prorocentrum foraminosum*, наименее — *Heterosigma akashiwo*. В связи с тем, что скорость роста *H. akashiwo* увеличивалась при добавлении Cd^{2+} , Pb^{2+} , Ni^{2+} и Fe^{2+} , а *Alexandrium affine* — при наличии в среде Cd^{2+} , Pb^{2+} , Ni^{2+} , Fe^{2+} и Zn^{2+} , можно предположить, что указанные металлы способны оказывать влияние на формирование цветения этих видов.

Данная работа финансировалась за счёт средств бюджета Национального научного центра морской биологии ДВО РАН, тема FWFE-2024-0004 «Динамика морских экосистем, адаптации морских организмов и сообществ к факторам внешней среды»

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Качество морских вод по гидрохимическим показателям. Ежегодник 2020 / под ред. А. Н. Коршенко. Москва : Наука, 2020. 200 с. [Marine Water Pollution. Annual Report 2020 / A. Korshenko (Ed.). Moscow : Nauka, 2020, 200 p. (in Russ.)]
2. Руководство по определению методом биотестирования токсичности вод, донных отложений, загрязняющих веществ и буровых растворов / Министерство природных ресурсов Российской Федерации. Москва : РЭФИА : НИА-Природа, 2002. [60] с. [Rukovodstvo po opredeleniyu metodom biotestirovaniya toksichnosti vod, donnykh otlozhenii, zagryaznyayushchikh veshchestv i burovykh rastvorov / Ministerstvo prirodnnykh resursov Rossiiskoi Federatsii. Moscow : REFIA : NIA-Priroda, 2002, [60] p. (in Russ.)]
3. Ahmadi Z. B., Taherizadeh M. R., Zadi M. Y. Effects of different concentrations of lead on growth, photosynthetic pigmentation and protein in micro alga *Isochrysis galbana*. *Journal of Oceanography*, 2021, vol. 12, iss. 46, pp. 109–116.
4. Anderson D. M., Alpermann T. J., Cembella A. D., Collos Y., Masseret E., Montresor M. The globally distributed genus *Alexandrium*: Multifaceted roles in marine ecosystems and impacts on human health. *Harmful Algae*, 2012, vol. 14, pp. 10–35. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.10.012>
5. Calabrese E. J., Mattson M. P. Hormesis provides a generalized quantitative estimate of biological plasticity. *Journal of Cell Communication and Signaling*, 2011, vol. 5, iss. 1, pp. 25–38. <https://doi.org/10.1007/s12079-011-0119-1>
6. Cedergreen N., Streibig J. C., Kudsk P., Mathiesen S. K., Duke S. O. The occurrence of hormesis in plants and algae. *Dose-Response*, 2007, vol. 5, iss. 2, pp. 150–162. <https://doi.org/10.2203/dose-response.06-008.Cedergreen>
7. Dursun F., Taş S., Koray T. Spring bloom of the raphidophycean *Heterosigma akashiwo* in the Golden Horn Estuary at the northeast of Sea of Marmara. *Ege Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2016, vol. 33, iss. 3, pp. 201–207. <https://doi.org/10.12714/egejfas.2016.33.3.03>
8. 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>
9. Gissi F., Adams M. S., King C. K., Jolley D. F. A robust bioassay to assess the toxicity of metals to the Antarctic marine microalga *Phaeocystis antarctica*. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 2015, vol. 34, iss. 7, pp. 1578–1587. <https://doi.org/10.1002/etc.2949>
 10. Heisler J., Glibert P. M., Burkholder J. M., Anderson D. M., Cochlan W., Dennison W. C., Dortch Q., Gobler C. J., Heil C. A., Humphries E., Lewitus A., Magnien R., Marshall H. G., Sellner K., Stockwell D. A., Stoecker D. K., Suddleson M. Eutrophication and harmful algal blooms: A scientific consensus. *Harmful Algae*, 2008, vol. 8, iss. 1, pp. 3–13. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.08.006>
 11. Li M., Zhang F., Glibert P. M. Seasonal life strategy of *Prorocentrum minimum* in Chesapeake Bay, USA: Validation of the role of physical transport using a coupled physical–biogeochemical–harmful algal bloom model. *Limnology and Oceanography*, 2021, vol. 66, iss. 11, pp. 3873–3886. <https://doi.org/10.1002/lno.11925>
 12. Martínez-Ruiz E. B., Martínez-Jeronimo F. Nickel has biochemical, physiological, and structural effects on the green microalga *Ankistrodesmus falcatus*: An integrative study. *Aquatic Toxicology*, 2015, vol. 169, pp. 27–36. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2015.10.007>
 13. Nagajoti P. C., Lee K. D., Sreekanth T. V. M. Heavy metals, occurrence and toxicity for plants: A review. *Environmental Chemistry Letters*, 2010, vol. 8, iss. 3, pp. 199–216. <https://doi.org/10.1007/s10311-010-0297-8>
 14. Shin H. H., Li Z., Mertens K. N., Seo M. H., Gu H., Lim W. A., Yoon Y. H., Soh H. Y., Matsuoka K. *Prorocentrum shikokuense* Hada and *P. donghaiense* Lu are junior synonyms of *P. obtusidens* Schiller, but not of *P. dentatum* Stein (Prorocentrales, Dinophyceae). *Harmful Algae*, 2019, vol. 89, art. no. 101686 (14 p.). <https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.101686>

THE EFFECT OF HEAVY METALS ON THE GROWTH RATE OF MICROALGAE *HETEROSIGMA AKASHIWO*, *ALEXANDRIUM AFFINE*, AND *PROROCENTRUM FORAMINOSUM*

Zh. Markina¹ and A. Ognistaya^{1,2}

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

²Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russian Federation

E-mail: alya_lokshina@mail.ru

A rise in the frequency of harmful algal blooms is associated with increasing environmental pollution, in particular with a gain in heavy metal content in waters. The aim of the study was to assess the effect of heavy metals on the growth rate of microalgae causing such blooms. The effect of heavy metals on the growth rate of microalgae *Heterosigma akashiwo*, *Alexandrium affine*, and *Prorocentrum foraminosum* was investigated: cadmium Cd^{2+} , nickel Ni^{2+} , and lead Pb^{2+} at concentrations of 10 and 20 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, as well as zinc Zn^{2+} and iron Fe^{3+} at 50 and 100 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$. The evaluation was carried out on the third and seventh days of the experiment. These heavy metals were found to affect all investigated algae species. On the third day, the growth rate of *H. akashiwo* increased with the addition of Cd^{2+} , Pb^{2+} , Ni^{2+} , and Fe^{3+} ; the growth was suppressed with the addition of Zn^{2+} . On the seventh day, the microalga inhibition was recorded at 10 and 20 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ of Cd^{2+} , 10 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ of Pb^{2+} and Ni^{2+} , and 100 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ of Zn^{2+} . *H. akashiwo* stimulation occurred at 20 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ of Pb^{2+} and Ni^{2+} , as well as at 50 and 100 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ of Fe^{3+} . The growth rate of *A. affine* on the third day rose at 20 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ of Cd^{2+} , 10 and 20 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ of Pb^{2+} and Ni^{2+} , and 100 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ of Fe^{2+} and Zn^{2+} . On the seventh day, the growth rate dropped because of the negative effect of 10 and 20 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ of Cd^{2+} and Pb^{2+} , as well as 20 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ of Ni^{2+} . Stimulation of *A. affine* growth was registered at 10 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ of Ni^{2+} and at both concentrations of Fe^{3+} and Zn^{2+} . *P. foraminosum* was the least resistant to heavy metals. Its growth rate decreased when exposed to all toxicants, except for Fe^{3+} : in this case, stimulation of the microalga growth occurred on the seventh day of the experiment.

Keywords: *Heterosigma akashiwo*, *Alexandrium affine*, *Prorocentrum foraminosum*, cadmium, nickel, lead, zinc, iron, heavy metals

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 № 8 от 12.08.2025).

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. Неврова Е. Л.

Корректор:

Копытова О. Ю.

Перевод:

Тренкеншу Т. А., Солонченко Е. 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 12.08.2025	Тираж 100 экз.
Усл. печ. листов 14,42	Дата выхода в свет 26.09.2025	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!

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

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