

ISSN 2499-9768 print

**МОРСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ**

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

Том 11 № 1
2026

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

Редакционная коллегия

Главный редактор

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

Заместитель главного редактора

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

Ответственный секретарь

Корнийчук Ю. М., к. б. н., ФИЦ ИнБЮМ

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

Азовский А. И., д. б. н., проф., МГУ

Васильева Е. Д., д. б. н., МГУ

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

Денисенко С. Г., д. б. н., ЗИН РАН

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

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

Картавец Ю. Ф., д. б. н., проф., ННЦМБ ДВО РАН

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

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

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

Kartavtsev Yu. Ph., D. Sc., Prof., NSCMB FEB RAS, Russia

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

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

MHI RAS, Russia

Magni P., PhD, CNR-IAS, Italy

Milchakova N. A., PhD, IBSS, Russia

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

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

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

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

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

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

2026 Том 11 № 1

Основан в феврале 2016 г.

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ

Выходит 4 раза в год

СОДЕРЖАНИЕ

Научные сообщения

Амину Б. Х.

Состав пищи и пищеварительные ферменты в кишечнике

Chrysichthys nigrodigitatus (Lacépède, 1803) у пляжа Ибеше, лагуна Лагос, Нигерия (in Eng.) 3–13

Горбунова С. Ю., Боровков А. Б., Тренкениш Р. П.

Оценка продукционных характеристик и фотосинтетических пигментов *Scenedesmus rubescens*

при различной обеспеченности биогенными элементами 14–26

Елькин Ю. Н., Максимов С. О., Бегун А. А.

Цирконы и титаномагнетиты морского ежа *Scaphechinus griseus* (Mortensen, 1927)

(Echinodermata: Echinoidea: Scutelloidea) 27–34

Зайцев А. А., Литвинов Ю. В., Пахомов М. В., Трошичев А. Р., Яковлев А. П.

Сезонные изменения активности гренландского тюленя *Pagophilus groenlandicus* (Erleben, 1777)

(Carnivora: Phocidae) в условиях вольерного содержания 35–49

Лифанчук А. В., Микаэлян А. С.

Морфология клеток диатомовой водоросли *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve, 1873

(Bacillariophyta: Thalassiosirales) и её экологическое значение (in Eng.) 50–56

Рыжик И. В., Казакова Е. О., Клиндух М. П.

Суточная динамика накопления полифенолов в клетках *Fucus vesiculosus* L.

и *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis в период полярного дня на побережье Баренцева моря 57–69

Сергеева Н. Г., Анисеева О. В., Чан Х. К.

Первые находки мягкораковинных моноталамусных фораминифер и громиид

в мейобентосных сообществах Южно-Китайского моря (in Eng.) 70–78

Титлянов Э. А., Титлянова Т. В., Белоус О. С., Ли Ш.

Эпифитизм среди водорослей коралловых рифов и каменистых прибрежных экосистем

в Южно-Китайском и Восточно-Китайском морях (in Eng.) 79–97

Харчук И. А., Береговая Н. М., Рьлькова О. А.

Факторы, влияющие на концентрацию С-фикоцианина

в клетках *Limnospira platensis* (Gomont) K. R. S. Santos & Hentschke (*Spirulina*)

при различных сроках хранения в обезвоженном состоянии 98–108

Заметки

Геворгиз Р. Г., Зиновьева Е. В., Железнова С. Н., Бобко Н. И.

Количественное определение массовой доли суммарного йода в морских гидробионтах

спектрофотометрическим методом 109–112

Лисицкая Е. В., Болтачева Н. А.

О нахождении пелагических личинок голотурий (Echinodermata: Holothuroidea)

у юго-западного побережья Крыма (Чёрное море) 113–118

Хроника и информация

Памяти Сергея Ивановича Масленникова (25.08.1963 – 17.11.2025) 119–120

МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

MARINE BIOLOGICAL JOURNAL

2026 Vol. 11 No. 1

Established in February 2016

SCIENTIFIC JOURNAL

4 issues per year

CONTENTS

Scientific communications

- Aminu B. H.*
Dietary composition and digestive enzymes of *Chrysichthys nigrodigitatus* (Lacépède, 1803)
off Ibeshe Beach, the Lagos Lagoon, Nigeria 3–13
- Gorbunova S., Borovkov A., and Trenkenshu R.*
Estimation of the production characteristics and chemical composition of *Scenedesmus rubescens*
with varying availability of mineral substrate (in Russ.) 14–26
- Elkin Yu., Maksimov S., and Begun A.*
Zircons and titanomagnetites of the sea urchin *Scaphechinus griseus* (Mortensen, 1927)
(Echinodermata: Echinoidea: Scutelloida) (in Russ.) 27–34
- Zaitsev A., Litvinov Yu., Pakhomov M., Troshichev A., and Yakovlev A.*
Seasonal changes in the activity of the harp seal *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben, 1777)
(Carnivora: Phocidae) in an aviary (in Russ.) 35–49
- Lifanchuk A. and Mikaelyan A.*
The fine cell morphology of a diatom *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve, 1873
(Bacillariophyta: Thalassiosirales) and its ecological significance 50–56
- Ryzhik I., Kazakova E., and Klindukh M.*
Daily dynamics of polyphenol accumulation in cells of *Fucus vesiculosus* L.
and *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis during the polar day on the Barents Sea coast (in Russ.) 57–69
- Sergeeva N., Anikeeva O., and Tran H. Q.*
First findings of soft-walled monothalamous foraminifera and gromiids
in the meiobenthic communities of the South China Sea 70–78
- Titlyanov E., Titlyanova T., Belous O., and Li X.*
Epiphytism among algae of coral reefs and rocky ecosystems
in the South China and East China seas 79–97
- Kharchuk I., Beregovaya N., and Rylkova O.*
Factors affecting C-phycoyanin concentration
in cells of *Limnospira platensis* (Gomont) K. R. S. Santos & Hentschke (*Spirulina*)
at different storage periods in dehydrated state (in Russ.) 98–108
- #### Notes
- Gevorgiz R., Zinovieva E., Zheleznova S., and Bobko N.*
Quantitative determination of the mass fraction of total iodine in marine hydrobionts
by the spectrophotometric method (in Russ.) 109–112
- Lisitskaya E. and Boltachova N.*
About the finding of pelagic larvae of holothuroids (Echinodermata: Holothuroidea)
off the southwestern coast of the Crimea (the Black Sea) (in Russ.) 113–118
- #### Chronicle and information
- In memoriam: Sergey Maslennikov (25.08.1963 – 17.11.2025) (in Russ.) 119–120

SCIENTIFIC COMMUNICATIONS

UDC 597.551.4-113(261.05:669)

**DIETARY COMPOSITION AND DIGESTIVE ENZYMES
OF *CHRYSICHTHYS NIGRODIGITATUS* (LACÉPÈDE, 1803)
OFF IBESHE BEACH, THE LAGOS LAGOON, NIGERIA**

© 2026 **B. H. Aminu**

Ural Federal University named after B. N. Yeltsin, the first president of Russia,

Yekaterinburg, Russian Federation

E-mail: baminu@urfu.ru

Received 02.05.2025; revised 11.10.2025;

accepted 21.11.2025.

Chrysichthys nigrodigitatus (Lacépède, 1803) has high economic significance in coastal areas of Nigeria, especially off the Lagos Lagoon as a source of protein for locals. It is also an important component in the aquatic food web. Analysis of stomach content and digestive enzymes of 540 silver catfish from Ibeshe Beach, the Lagos Lagoon, confirmed the omnivorous diet of the species. Overall, stomachs of 10.6% of specimens were empty, while stomachs of the others were characterized by a varying degree of fullness. According to the Index of Relative Importance (IRI), the prevailing food items were diatoms accounting for 32.2%; those were followed by crustaceans, algae, and molluscs. The occurrence, distribution, and specific activities of digestive enzymes (carbohydrases, proteases, and lipases) in different gut regions of juvenile *C. nigrodigitatus* (standard length < 20.5 cm) and adult fish (SL > 20.5 cm) were assessed using a digestive enzyme assay. The activity of these enzymes, which enables the digestion of carbohydrates, proteins, and lipids, aligns with an omnivorous feeding habit. These results underscore the trophic adaptability of *C. nigrodigitatus* to its environment, especially in light of the high level of ongoing anthropogenic activity in the area, and provide insight into nutritional physiology of the silver catfish. This study is relevant in terms of the development of age-specific feed for this species, enhancing fisheries management and aquaculture practices.

Keywords: *Chrysichthys nigrodigitatus*, food items, gut, digestive enzymes, Lagos Lagoon

Water quality, human activities, and various environmental stressors are among the main factors that greatly affect the structure and functioning of aquatic ecosystems. These factors often lead to a decrease in the availability, diversity, and quality of food resources. Studies indicate that changes in the ecological niches of fish species eventually affect their diet, nutritional strategies, and even the survival of fish in the future [Kuton, Akinsanya, 2016]. The Lagos Lagoon, one of key natural and ecologically valuable brackish water systems in Nigeria, faces serious environmental threats. Major problems, such as increasing pollution, habitat destruction, eutrophication, and overfishing, remain unresolved up to now and are subjects of extensive discussion. Intense human pressure on the ecosystem can affect species composition, since it can result in local extinction and endangerment of native species, as well as in invasion by alien ones [Wilson, 1994]. Therefore, determining the feeding habits and digestive responses of fish species in such disturbed environments is an important issue to elucidate their resilience and ecological plasticity. In addition, such studies provide a scientific basis for formulating effective and feasible strategies for sustainable fishery exploitation, habitat conservation, and aquaculture development.

Chrysichthys nigrodigitatus (Lacépède, 1803) is a species of high ecological and economic value in Nigeria, especially along the Lagos Lagoon shores. This fish is a vital source of protein for locals, and it plays an essential role in the aquatic food web. Numerous studies have analyzed various aspects of its biology, particularly feeding ecology and growth patterns. Investigations of the silver catfish food and feeding habits across different aquatic systems have confirmed its omnivorous and opportunistic nature [Atobatele, Ugwumba, 2011; Kuton, Akinsanya, 2016]. Surveys on length–weight relationships and condition factor have provided insights into its growth patterns [Kareem et al., 2015; Uneke, 2015].

Stomach content analysis was pivotal in determining the species trophic position and dietary plasticity. For instance, M. Jeyol and N. Umar [2024] explored the feeding habits of the species in the Lagos Lagoon; C. Ikechukwu et al. [2025] examined the stomach content of *C. nigrodigitatus* in the Otuocha River; and I. Esenowo et al. [2017] focused on its biological characteristics in the Nwaniba River, South-east Nigeria. All concluded that it is a voracious and flexible feeder. Earlier studies conducted by S. Fagade and C. Olaniran [1973], K. Ikusemiju [1975; 1976] / K. Kusemiju [1981; 1991], and J. Igbinosun and O. Robert [1988] also showed the dietary flexibility of this species. In [Ikusemiju, 1976; Kusemiju, 1981], foundational insights are provided into hydrobiology and ichthyofauna of the Lekki Lagoon linking feeding behavior of fish with habitat characteristics and food availability. Collectively, these surveys demonstrate that *C. nigrodigitatus* exhibits a high degree of trophic adaptability, enabling it to exploit a wide range of food resources and thrive in fluctuating environmental conditions.

M. Hidalgo et al. [1999] and W. Uys and T. Hecht [1987] explain that fish feeding and food habits are significant indicators of their digestive abilities. Understanding the digestive physiology of *C. nigrodigitatus* requires analyzing both adults and juveniles: various fish are known to undergo ontogenetic changes in their digestive enzyme activities as they mature, usually due to metabolic demands and biological processes, such as reproduction [Gisbert et al., 2018]. Few studies have investigated digestive enzymes of *C. nigrodigitatus* along the Ibeshe area of the Lagos Lagoon, leading to a serious research gap: there is a lack of comprehensive data on the distribution of digestive enzymes in the gut, and on the ontogenetic changes in the digestion of different feed components [Oghenochuko et al., 2022].

This investigation contributes to developing a species-specific and nutritionally balanced feed with reduced feed waste and an increased growth rate for *C. nigrodigitatus*, a fish of high economic and ecological importance. Understanding its digestive physiology will help the Nigerian aquaculture in creating more efficient feeding plan and reducing pressure on wild populations, especially with the rising interest in farming the silver catfish. Also, due to its resilience to environmental stressors in the Lagos Lagoon, this species is a suitable model for studying the effect of changing estuarine habitats on nutrition and digestion in hydrobionts.

This study aims to investigate the trophic adaptability and digestive efficiency of *Chrysichthys nigrodigitatus* from Ibeshe Beach, the Lagos Lagoon. The objectives of the work are to analyze the diet of the species by examining its stomach contents using numerical method, estimating frequency of occurrence, and involving volumetric method. Also, the objectives are to conduct a digestive enzyme assay to identify the catalytic proteins involved in the breakdown of major food components, to determine the distribution of these catalysts in different gut regions, to compare their activities between adult and juvenile specimens, and to measure their specific activities.

MATERIAL AND METHODS

To study *C. nigrodigitatus* diet, a total of 500 specimens were collected from artisanal fishermen that used gill nets and cast nets between July and November 2023. To prevent putrefaction, the samples were immediately preserved in ice boxes in the field and transported to a laboratory for further analysis. The standard length (SL), total length, and weight of each specimen were measured by standard

morphometric techniques. The stomach of each specimen was then categorized as empty, one-quarter full ($\frac{1}{4}$), half full ($\frac{1}{2}$), three-quarters full ($\frac{3}{4}$), or full, following the established protocol for dietary studies [Hyslop, 1980].

After dissection, stomach contents were emptied into Petri dishes, and examined under a Biobase optical microscope (BMP-107B, Biobase, Shandong, China) at magnification from 40× to 400×. Food items were identified to the lowest possible taxonomic level using *Field Guide to the Commercial Marine Resources of the Gulf of Guinea* [1990]. The food habits were quantified involving three indices: frequency of occurrence (%F) as the percentage of stomachs containing a specific food item; numerical composition (%N) as the proportion of each food item relative to the total number of items; and volumetric composition (%V) as the relative volume of each food item compared to the total stomach content, estimated *via* water displacement. The Index of Relative Importance (IRI) was calculated by the formula described by E. Hyslop [1980]:

$$IRI = \%F(\%N + \%V) ,$$

where %N (percent by number) is the number of individuals of prey type *i* expressed as a percentage of the total number of all prey items in non-empty stomachs;

%V (percent by volume) is the volumetric contribution of prey type *i* expressed as a percentage of the total gut content volume [for macroscopic prey, it was estimated by wet weight (mg), while for microscopic prey (diatoms and algae) and amorphous matter (detritus and unidentified masses), %V was estimated under a microscope by the point-count method and scaled to total stomach volume];

%F (frequency of occurrence) is the percentage of non-empty stomachs in which prey type *i* occurred (empty stomachs were excluded from analysis).

IRI values were subsequently standardized to %IRI to allow comparison across prey categories:

$$\%IRI = \frac{IRI_i}{\sum IRI} \times 100 ,$$

where *i* is individual prey type.

For the digestive enzyme assay, 40 live specimens of *C. nigrodigitatus* were taken from fishermen at the Ibeshe area of the Lagos Lagoon. The sample size (20 juveniles and 20 adults) was determined based on methodological precedents in similar studies of fish digestive physiology [Gisbert et al., 2018; Hidalgo et al., 1999]. Although this sample size is below the theoretical minimum for detecting medium effect in a two-way ANOVA, it was adequate for revealing large effects. The significant differences observed across gut regions and age classes support the validity of the sample size used. Healthy individuals, showing no signs of diseases, were selected for analysis without sexual distinction. Specimens were euthanized by cervical dislocation following ethical guidelines for fish research, with approval from the relevant institutional review board. The entire gut was excised and divided into six anatomical regions: oesophagus, stomach, pyloric caeca, anterior intestine, posterior intestine, and rectum, following established protocols [Tengjaroenkul et al., 2000]. To ensure sufficient material for analysis, tissues from each gut region were pooled for juveniles and adults.

Each gut region was weighed after thawing, and homogenized in an all-glass Potter–Elvehjem homogenizer (model GPE-10, VWR International, Germany) with 10 volumes of ice-cold 1% neutralized KOH to produce a 1 : 10 homogenate. The homogenate was centrifuged at 2,500 g for 20 min at +4 °C. The resulting supernatant was collected as the crude enzyme extract and stored at –20 °C until analysis to preserve enzymatic activity, following the method of M. Furné et al. [2005].

Protease activity was quantified involving casein hydrolysis [Kunitz, 1947]. The reaction mixture contained 1 mL of crude enzyme extract and 1 mL of 1% casein solution (in phosphate buffer, pH 7.5); it was incubated at +37 °C for 30 min. The reaction was terminated by adding 0.5 mL of 10% trichloroacetic

acid, and the mixture was centrifuged at 3,000 g for 10 min using a refrigerated centrifuge (model 5415R, Eppendorf AG, Hamburg, Germany). The absorbance of the supernatant was measured at 280 nm with a UV-Vis spectrophotometer (model UV-1800, Shimadzu Corporation, Kyoto, Japan). Lipase activity was measured titrimetrically using olive oil as a substrate [Winkler, Stuckmann, 1979]. A mixture of 1 mL of enzyme extract, 2 mL of 50 mM Tris-HCl buffer (pH 8.0), and 2 mL of olive oil was heated in a water bath at +37 °C for 60 min. After that, the mixture was titrated with 0.05 M NaOH to pink endpoint. Enzyme activity was calculated from the difference in titrant volume between the test sample and the control. Carbohydrase activity was determined in triplicate applying the dinitrosalicylic acid (DNS) method of M. Furné *et al.* [2005]. Enzyme assays were performed using starch, maltose, sucrose, and lactose as substrates.

For each assay, the reaction mixture consisted of 0.4 mL of 1% substrate solution, 0.2 mL of phosphate buffer (pH 8.0), 1.6 mL of DNS reagent, and 0.1 mL of enzyme extract. These mixtures were heated at +37 °C for 30 min, and the absorbance of the product was measured at a wavelength of 540 nm with a colorimeter (model 721 Visible Spectrophotometer, LabTex Digital, China). Enzyme activity was expressed in laboratory-specific units: proteases (trypsin and pepsin), in $\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ based on tyrosine equivalents; lipase, in $\text{units}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ based on titration volume against NaOH; and carbohydrases (amylase, lactase, and maltase), in $\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ based on glucose equivalents using standard calibration curves. All enzyme activity data was normalized to the total protein concentration ($\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ of enzyme extract) to control for inconsistencies arising from differences in tissue weight and extraction efficiency.

Statistical analyses were performed involving ANOVA, with gut region and organism size as sources of variation. Post-hoc comparisons were executed using Tukey's Honest Significant Difference (HSD) test to characterize specific group differences and detect essential relationships. A *p*-value of less than 0.05 was considered statistically significant.

RESULTS

Stomach fullness analysis of 500 *C. nigrodigitatus* specimens revealed that 48.2% had full stomachs, while 10.6% had empty ones (Fig. 1). A summary of food items that constituted the diet of *C. nigrodigitatus* from the Ibeshe sampling site of the lagoon is given in Table 1. Diatoms were the dominant food item, with the value of the Index of Relative Importance (IRI) accounting for 32.2%. Those were followed by crustaceans (19.5%), algae (18.7%), and molluscs (8.9%). The presence of plant materials and fish parts (IRI of 5.5% and 5.4%, respectively) suggests an omnivorous feeding habit. IRI for detritus and unidentified materials were of 7.4% and 2.4%, respectively (Fig. 2).

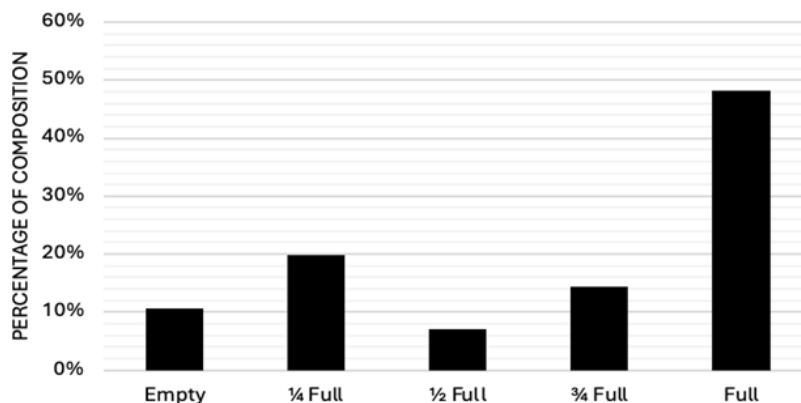


Fig. 1. Stomach fullness of 500 *Chrysichthys nigrodigitatus*

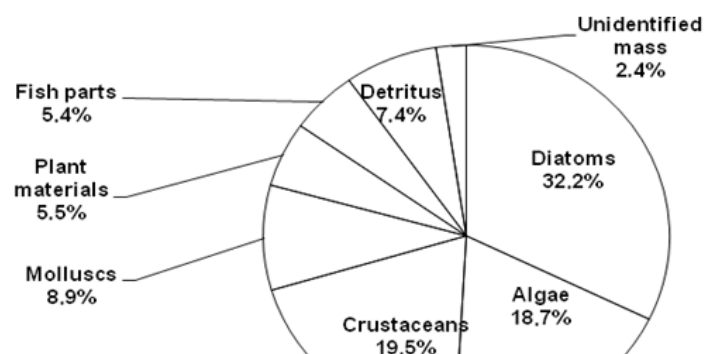
Рис. 1. Наполнение желудков 500 особей *Chrysichthys nigrodigitatus*

Table 1. Share (%), occurrence, and volume of food items in *Chrysichthys nigrodigitatus* stomachs**Таблица 1.** Доля (%), количество и объём пищевых объектов в желудках *Chrysichthys nigrodigitatus*

Food item	Numerical method		Occurrence method		Volumetric method	
	N	%N	F	%F	V	%V
Diatoms	5,652	37.7	252	56.4	850	17.0
Algae	4,761	31.7	237	53.0	100	2.0
Crustaceans	2,344	15.6	219	49.0	1,125	22.5
Molluscs	1,229	8.2	192	43.0	575	11.5
Plant materials	499	3.3	179	40.0	490	9.8
Fish parts	523	3.5	149	33.3	600	12.0
Detritus	–	0	157	35.1	1,010	20.2
Unidentified mass	–	0	205	45.9	250	5.0

Note: %F is a number of stomachs containing prey item ÷ total of non-empty stomachs ($n = 447$). Empty stomachs ($n = 53$) were excluded.

Примечание: %F — количество содержащих добычу желудков ÷ общее количество непустых желудков ($n = 447$). Пустые желудки ($n = 53$) исключены.

**Fig. 2.** The Index of Relative Importance (%) of food items in stomachs of *Chrysichthys nigrodigitatus* from Ibeshe Beach, the Lagos Lagoon**Рис. 2.** Относительная значимость (%) пищевых объектов в желудках *Chrysichthys nigrodigitatus* у пляжа Ибеше, лагуна Лагос

The digestive enzyme profiles of *C. nigrodigitatus* juveniles and adults revealed consistent activity of proteases (trypsin and pepsin), lipases, and glycosidases (amylase, lactase, and maltase) across all gut regions (Tables 2, 3, Figs 3–5). In juveniles (SL < 20.5 cm), trypsin and pepsin activities were the highest in the anterior intestine: (0.75 ± 0.015) and (0.76 ± 0.010) $\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$, respectively. Lipase activity ranged from (0.54 ± 0.10) $\text{units}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ in the pyloric caeca to (0.78 ± 0.10) $\text{units}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ in the stomach, indicating a capacity of lipid digestion throughout the gut.

Glycosidase activity was the highest in the pyloric caeca: (3.07 ± 0.021) $\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ for maltase and (1.31 ± 0.081) $\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ for lactase. Strong activity was also observed in the posterior intestine for both lactase [(2.70 ± 0.081) $\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$] and maltase [(2.81 ± 0.015) $\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$] reflecting intensive carbohydrate digestion in midgut and hindgut sections.

Adult fish (SL > 20.5 cm) exhibited elevated overall enzyme activities. Trypsin and pepsin activities reached the highest values in the posterior intestine: (1.17 ± 0.021) and (0.98 ± 0.010) $\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$, respectively. Lipase activity was uniformly distributed along the gut, peaking in the rectum: (0.82 ± 0.15) $\text{units}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$. Glycosidase activity was concentrated in the pyloric caeca [(2.99 ± 0.006) $\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ for maltase and (1.96 ± 0.025) $\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ for lactase] and anterior intestine [(2.74 ± 0.036) $\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ for maltase], confirming active digestion of carbohydrate-rich diets in these gut regions.

Table 2. Specific activity of enzymes in the gut of *Chrysichthys nigrodigitatus* juveniles (standard length < 20.5 cm) (with Tukey's HSD superscripts) off Ibeshe Beach, the Lagos Lagoon, Nigeria (mean \pm SD)

Таблица 2. Удельная активность ферментов в кишечнике молоди *Chrysichthys nigrodigitatus* (стандартная длина < 20,5 см) (со средним Тьюки) у пляжа Ибеше, лагуна Лагос, Нигерия (среднее значение \pm SD)

Gut region	Proteases, $\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$		Lipid, $\text{units}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$	Glycosidases, $\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$		
	Trypsin	Pepsin	Lipase	Amylase	Lactase	Maltase
Oesophagus	0.70 \pm 0.01*	0.59 \pm 0.01*	0.72 \pm 0.10**	0.47 \pm 0.02*	0.09 \pm 0.01*	2.54 \pm 0.02**
Stomach	0.44 \pm 0.01*	0.35 \pm 0.01*	0.78 \pm 0.10**	0.51 \pm 0.02*	0.77 \pm 0.02*	2.16 \pm 0.04**
Pyloric caeca	0.52 \pm 0.02*	0.17 \pm 0.01*	0.54 \pm 0.10**	0.24 \pm 0.01*	1.31 \pm 0.08**	3.07 \pm 0.02**
Anterior intestine	0.75 \pm 0.02*	0.76 \pm 0.01*	0.74 \pm 0.15**	0.42 \pm 0.02*	0.91 \pm 0.02*	1.37 \pm 0.02**
Posterior intestine	0.57 \pm 0.01*	0.48 \pm 0.01*	0.62 \pm 0.15**	0.30 \pm 0.02*	2.70 \pm 0.10**	2.81 \pm 0.01**
Rectum	0.61 \pm 0.02*	0.86 \pm 0.02*	0.71 \pm 0.02**	0.28 \pm 0.02*	0.43 \pm 0.01*	2.34 \pm 0.03**

Note: * and ** mark significant differences within the same row among different enzymes (Tukey's HSD, $P < 0.05$).

Примечание: * и ** — значимые различия в пределах одного ряда среди разных ферментов (среднее Тьюки, $P < 0,05$).

Table 3. Specific activities of enzymes in the gut of *Chrysichthys nigrodigitatus* adults (standard length > 20.5 cm) (with Tukey's HSD superscripts) off Ibeshe Beach, the Lagos Lagoon, Nigeria (mean \pm SD)

Таблица 3. Удельная активность ферментов в кишечнике взрослых особей *Chrysichthys nigrodigitatus* (стандартная длина > 20,5 см) (со средним Тьюки) у пляжа Ибеше, лагуна Лагос, Нигерия (среднее значение \pm SD)

Gut region	Proteases, $\mu\text{g}\cdot\text{mL}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$		Lipid, $\text{units}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$	Glycosidases, $\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$		
	Trypsin	Pepsin	Lipase	Amylase	Lactase	Maltase
Oesophagus	0.54 \pm 0.01*	0.51 \pm 0.02*	0.73 \pm 0.15**	0.24 \pm 0.02*	0.05 \pm 0.01*	0.53 \pm 0.03**
Stomach	0.56 \pm 0.01*	0.50 \pm 0.01*	0.71 \pm 0.10**	0.26 \pm 0.01*	0.02 \pm 0.01*	2.51 \pm 0.04**
Pyloric caeca	0.97 \pm 0.01*	0.93 \pm 0.01*	0.77 \pm 0.20**	0.44 \pm 0.01*	1.96 \pm 0.03**	3.00 \pm 0.01**
Anterior intestine	0.81 \pm 0.01*	0.83 \pm 0.01*	0.78 \pm 0.15**	0.34 \pm 0.01*	0.41 \pm 0.01*	2.74 \pm 0.04**
Posterior intestine	1.17 \pm 0.02*	0.98 \pm 0.01*	0.81 \pm 0.10**	0.41 \pm 0.02*	0.70 \pm 0.03*	2.10 \pm 0.06**
Rectum	0.71 \pm 0.01*	0.59 \pm 0.01*	0.82 \pm 0.15**	0.55 \pm 0.02*	1.20 \pm 0.01*	2.40 \pm 0.01**

Note: * and ** mark significant differences within the same row among different enzymes (Tukey's HSD, $P < 0.05$).

Примечание: * и ** — значимые различия в пределах одного ряда среди разных ферментов (среднее Тьюки, $P < 0,05$).

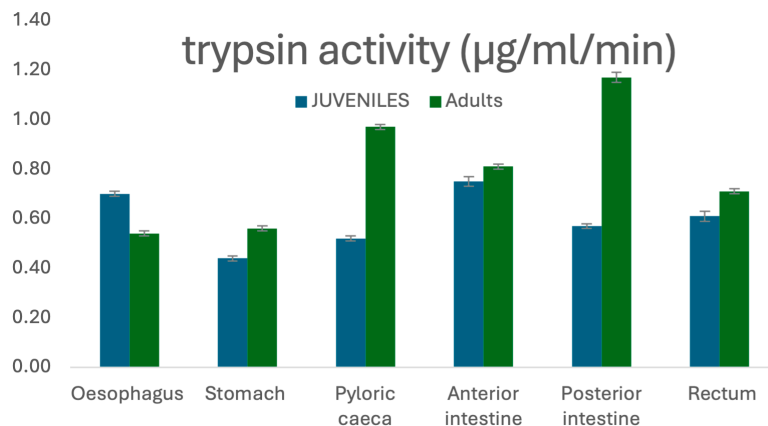


Fig. 3. Trypsin activity in different gut regions of *Chrysichthys nigrodigitatus*

Рис. 3. Активность трипсина в различных отделах кишечника *Chrysichthys nigrodigitatus*

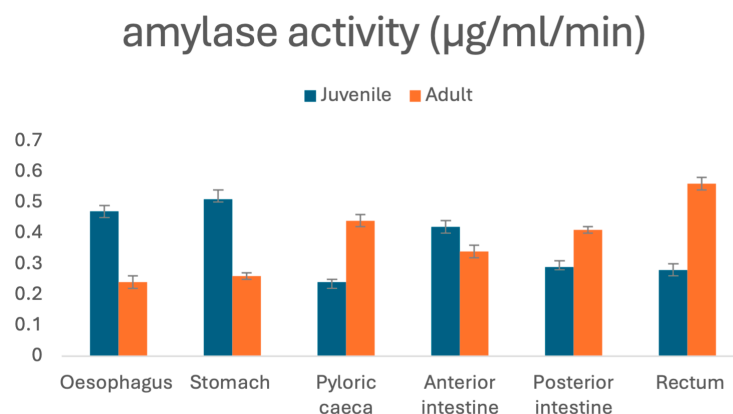


Fig. 4. Amylase activity in different gut regions of *Chrysichthys nigrodigitatus*

Рис. 4. Активность амилазы в различных отделах кишечника *Chrysichthys nigrodigitatus*

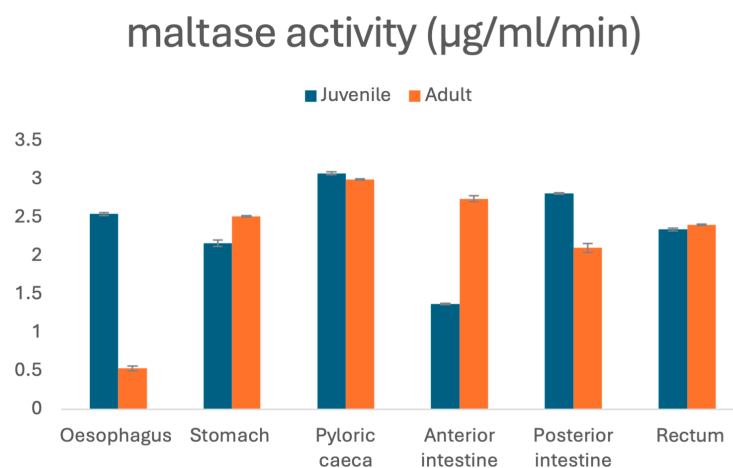


Fig. 5. Maltase activity in different gut regions of *Chrysichthys nigrodigitatus*

Рис. 5. Активность мальтазы в различных отделах кишечника *Chrysichthys nigrodigitatus*

These results demonstrate that *C. nigrodigitatus* possesses a full complement of digestive enzymes at both life stages, supporting its omnivorous feeding habit. The enzyme distribution shows ontogenetic adaptation: juveniles increased activity of carbohydrase, while adults increased protease and lipase activity, reflecting a dietary shift with growth.

DISCUSSION

Food and feeding habits of fish are crucial for aquaculture and provide valuable insights into habitat characteristics, ecological productivity, and environmental heterogeneity. *C. nigrodigitatus* feeds on a variety of food items in the lagoon. In its diet, 8 major items were recorded, of both plant and animal origin: diatoms, algae, crustaceans, molluscs, plant materials, fish, detritus, and unidentified mass. These observations are consistent with *prior* studies by M. Lawal *et al.* [2010], T. Edem and C. Odey [2019], and J. Dada and P. Araoye [2008]. Quantitative analysis revealed that diatoms, a plant component, were the prevailing food item, constituting 37.7% by number and 56.4% by frequency of occurrence. Plant materials were also reported as a major food for this species in Asa Dam [Dada, Araoye, 2008]. I. Udosen and O. Rufus [2018] reported six main food groups, including plant ones (phytoplankton) and animal ones (crustaceans, insects, molluscs, and worms), as well as unidentified matter; this indicates that *C. nigrodigitatus* is an omnivorous feeder. A similar report on this species published

by N. Inyang and C. Nwani [2004] suggested that it fed on both plants and animals, but animal components predominated in its food. This contradicts the results of the present study, in which diatoms were the prevailing food item. Such a discrepancy could be the result of an unspecialized mode of fish feeding, which can be explained by differences in food availability between various habitats. O. Oghechuko *et al.* [2022] confirmed the overlapping and omnivorous feeding nature of *C. nigrodigitatus*, linking it to opportunistic behavior. This conclusion was supported by O. Atobatele and O. Ugwumba [2011], as well as B. Uneke [2014]. R. Welcomme [2001] also reported that unspecialized feeders consume items like insects, zooplankton, detritus, and plant matter based on their relative abundance in the environment.

We recorded high glycosidase activity, which indicated that *C. nigrodigitatus* can effectively digest carbohydrates. Apparently, starch digestion starts in the esophagus and continues in the posterior intestine. In adults, high glycosidase activity in the pyloric caeca ($1.96 \text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ for lactase and $2.99 \text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ for maltase) and anterior intestine ($2.74 \text{ mg}\cdot\text{mL}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ for maltase) ensures the complete digestion of carbohydrates in these regions. The strong specific activity of the amylase enzyme observed in the stomach suggests that the digestion of carbohydrates, which starts in the anterior segment (esophagus), intensifies as food moves into the stomach. This fact provides evidence that the digestion of carbohydrate is largely concluded in these parts of the alimentary canal [Oghechuko *et al.*, 2022]: a finding consistent with that in the paper of D. Odedeyi and O. Fagbenro [2010]. Lipase activity was detected uniformly throughout the entire gut of *C. nigrodigitatus*, and a similar pattern was reported for *Heterotis niloticus* (Cuvier, 1829) by O. Fagbenro *et al.* [1993]. As noted by R. Buddington [1985], the presence or absence of specific digestive enzymes in fish depends on its diet and feeding habits, and also on the functional morphology of gut regions. The occurrence of various glycosidases, proteases, and lipases in *C. nigrodigitatus* gut correlates with its omnivorous diets. Furthermore, the digestive enzyme activities were higher in adults than in juveniles, supporting conclusion of C. Tramati *et al.* [2005] that the digestive processes in *Diplodus puntazzo* (Walbaum, 1792) are correlated with body size and dietary composition.

The high protease and lipase activities in adults indicate that a protein- and lipid-rich diet would enhance the growth rate of fish in a culture system, and this aligns with recommendations established for omnivorous species [Cahu, Zambonino Infante, 2001]. Conversely, the high carbohydrase activity in juveniles suggests that a plant-based diet is both cost-effective and nutritionally suitable during the earlier stages of cultivation [Francis *et al.*, 2001]. Consequently, this investigation provides a basis for formulating stage-specific feeds, reducing the reliance on expensive animal-based feed ingredients, thereby lowering costs and enhancing the sustainability of culturing the silver catfish.

This study shows that *C. nigrodigitatus* is a promising species for both wild capture and aquaculture due to its omnivorous and opportunistic feeding habits, which make it resistant to constantly changing environmental conditions. The dietary and enzymatic activity data provided in this investigation can be integrated into fisheries management strategies, supporting the species economic potential, particularly in regions like Ibeshe, where it serves as a vital source of protein for locals, while also helping to maintain ecological balance. However, realizing this potential requires regular monitoring of population dynamics and ecosystem health, especially in the face of anthropogenic threats like pollution and the habitat degradation from ongoing sand mining in the Lagos Lagoon [Wilson, 1994].

Conclusions. This study provides crucial insights into the feeding ecology and digestive physiology of *Chrysichthys nigrodigitatus*: a species of ecological and economic importance in coastal and estuarine systems of West Africa. The identification of a diverse range of dietary items, particularly diatoms, algae, crustaceans, and molluscs, alongside the distribution of carbohydrases, proteases, and lipases throughout the gut, underscores the species trophic adaptability and omnivorous feeding strategy. Such physiological and dietary flexibility is likely to contribute to resistance of the silver catfish to anthropogenic pressures and fluctuating environmental conditions in habitats like the Lagos Lagoon.

The observed ontogenetic variation in digestive enzyme activity reflects an adaptive physiological response to changing dietary needs across life stages. This insight can be directly applied to design nutritionally efficient, age-specific diets, thereby improving feed formulation, optimizing growth, and reducing production costs in aquaculture. From a fisheries management perspective, understanding the species ecological role as both a consumer of diverse food resources and a key contributor to energy transfer in the aquatic food web is vital for developing effective conservation strategies to wild populations.

Given its ecological plasticity and economic importance, *C. nigrodigitatus* should be a priority species in ecosystem-based management plans. Further in-depth studies are recommended to investigate how environmental stressors, seasonal dynamics, and habitat changes affect feeding ecology of the silver catfish, its reproductive success, and long-term population stability. Such research will enhance our capacity to balance aquaculture development with the conservation of natural stocks and ecosystem functions.

Acknowledgement. My appreciation goes to the Marine Biology section at the Nigerian Institute of Oceanography and Marine Science (NIOMR) for their significant contribution and expertise to this research. Sincere thanks are also extended to the artisanal fishermen of the Lagos Lagoon for their assistance in the timely supply of samples. I am grateful to my family for their moral and financial support throughout this study.

REFERENCES

1. Atobatele O. E., Ugwumba O. A. Condition factor and diet of *Chrysichthys nigrodigitatus* and *Chrysichthys auratus* (Siluriformes: Bagridae) from Aiba Reservoir, Iwo, Nigeria. *Revista de Biología Tropical*, 2011, vol. 59, no. 3, pp. 1233–1244. <https://doi.org/10.15517/rbt.v0i0.3394>
2. Buddington R. K. Digestive secretions of lake sturgeon, *Acipenser fulvescens*, during early development. *Journal of Fish Biology*, 1985, vol. 26, iss. 6, pp. 715–723. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1985.tb04313.x>
3. Cahu C. L., Zambonino Infante J. Substitution of live food by formulated diets in marine fish larvae. *Aquaculture*, 2001, vol. 200, iss. 1–2, pp. 161–180. [https://doi.org/10.1016/s0044-8486\(01\)00699-8](https://doi.org/10.1016/s0044-8486(01)00699-8)
4. Dada J. O., Araoye P. A. Some aspects of the biology of *Chrysichthys nigrodigitatus* (Pisces: Siluridae) in Asa Lake Ilorin, Nigeria. *Nigerian Journal of Fisheries*, 2008, vol. 5, no. 1, pp. 73–84. <https://doi.org/10.4314/njf.v5i1.41971>
5. Edem T., Odey C. O. Condition factor, food and feeding habit of *Chrysichthys nigrodigitatus* (Siluriformes: Bagridae) from Lower River Benue, Makurdi, Nigeria. *Asian Journal of Advances in Agricultural Research*, 2019, vol. 10, iss. 4, art. ajaar.49196 (7 p.). <https://doi.org/10.9734/ajaar/2019/v10i430035>
6. Esenowo I. K., Ugwumba A. A. A., Umoh I. I., ADEM A. B. Aspects of the biology of silver catfish (*Chrysichthys nigrodigitatus*) in Nwaniba River, Southeast Nigeria. *Asian Journal of Biology*, 2017, vol. 3, iss. 1, art. ajob.34408 (9 p.). <https://doi.org/10.9734/ajob/2017/34408>
7. Fagade S. O., Olaniyan C. I. The food and feeding interrelationship of fishes in the Lagos Lagoon. *Journal of Fish Biology*, 1973, vol. 5, iss. 2, pp. 205–225. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1973.tb04449>
8. Fagbenro O. A., Adedire C. O., Owoseeni E. A., Ayotunde E. O. Studies on the biology and aquaculture potential of feral catfish *Heterobranchus bidorsalis* (Geoffroy St. Hilaire 1809) (Clariidae). *Tropical Zoology*, 1993, vol. 6, iss. 1, pp. 67–79. <https://doi.org/10.1080/03946975.1993.10539209>
9. *Field Guide to the Commercial Marine Resources of the Gulf of Guinea* / W. Schneider (Ed.). Rome : Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1990, 268 p. (FAO species identification sheets for fishery purposes).
10. Francis G., Makkar H. P. S., Becker K. Antinutritional factors present in plant-derived alternate fish feed ingredients and their effects in fish. *Aquaculture*, 2001, vol. 199, iss. 3–4, pp. 197–227. [https://doi.org/10.1016/s0044-8486\(01\)00526-9](https://doi.org/10.1016/s0044-8486(01)00526-9)
11. Furné M., Hidalgo M. C., López A., García-Gallego M., Morales A. E., Domezain A., Domezain J., Sanz A. Digestive enzyme activities in Adriatic sturgeon *Acipenser naccarii* and rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. A comparative study. *Aquaculture*, 2005, vol. 250,

- iss. 1–2, pp. 391–398. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.05.017>
12. Gisbert E., Morais S., Moyano F. J. Feeding and digestion in fish larvae: An overview of ontogenetic changes and nutritional implications. *Reviews in Aquaculture*, 2018, vol. 10, iss. 3, pp. 620–639. <https://doi.org/10.1111/raq.12189>
 13. Hidalgo M. C., Urea E., Sanz A. Comparative study of digestive enzymes in fish with different nutritional habits. Proteolytic and amylase activities. *Aquaculture*, 1999, vol. 170, iss. 3–4, pp. 267–283. [https://doi.org/10.1016/s0044-8486\(98\)00413-x](https://doi.org/10.1016/s0044-8486(98)00413-x)
 14. Hyslop E. J. Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 1980, vol. 17, iss. 4, pp. 411–429. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x>
 15. Igbinosun J. E., Roberts O. O. *Studies on the Nutrition of Brackish Water Catfish – Chrysichthys nigrodigitatus. III. Effects of Processing Methods on the Nutrition of Quality of Soybean Meal in Catfish Nutrition* / Nigerian Institute for Oceanography and Marine Research. Victoria Island, Nigeria: [s. n.], 1988, 12 p. (Technical paper ; no. 41).
 16. Ikechukwu C. C., Akinrotimi O. A., Amachree D., Ayaabu-Cookey I. K., Nwankwo C. G., Nwosu P. O., Nwankwoala I. C. Stomach content analysis of silver catfish (*Chrysichthys nigrodigitatus*) in Otuocha River, Anambra State, Nigeria. *International Journal of Geoscience and Remote Sensing*, 2025, vol. 4, iss. 1, art. 115 (5 p.). <https://doi.org/10.36266/ijgrs/115>
 17. Ikusemiju K. A comparative racial study of the catfish *Chrysichthys nigrodigitatus* (Lacède) from Lagos and Lekki Lagoons, Nigeria. *Bulletin de l'Institut fondamental d'Afrique noire, série A, Sciences naturelles*, 1975, t. 37, n° 4, pp. 887–898.
 18. Ikusemiju K. Distribution, reproduction and growth of the catfish *Chrysichthys walkeri* (Gunther) in Lekki Lagoon, Nigeria. *Journal of Fish Biology*, 1976, vol. 8, pp. 453–458. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1976.tb03988.x>
 19. Inyang N. M., Nwani C. D. The food and feeding habits of *Distichodus rostratus* (Pisces: Distichodontidae) in Anambra River Basin, Nigeria. *Journal of Biological Research and Biotechnology (Bio-Research)*, 2004, vol. 2, no. 2, pp. 1–6. <https://doi.org/10.4314/br.v2i2.28551>
 20. Jeyol M. C., Umar N. J. Stomach content analysis of *Chrysichthys nigrodigitatus* (Lacépède, 1803) of the Lagos Lagoon, Nigeria, with respect to microphytobenthos. *Journal of Environment, Earth Sciences and Ecology*, 2024, vol. 6, no. 3, pp. 8–25.
 21. Kareem O. K., Olanrewaju A. N., Orisasona O. Length-weight relationship and condition factor of *Chrysichthys nigrodigitatus* and *Schilbe mystus* in Erelu Lake, Oyo State, Nigeria. *Journal of Fisheries & Livestock Production*, 2015, vol. 3, iss. 4, pp. 150–154. <https://doi.org/10.4172/2332-2608.1000150>
 22. Kunitz M. Crystalline soybean trypsin inhibitor: II. General properties. *Journal of General Physiology*, 1947, vol. 30, iss. 4, pp. 291–310. <https://doi.org/10.1085/jgp.30.4.291>
 23. Kusemiju K. *Fishes, Man and the Aquatic Environment*. Lagos : University of Lagos Press, 1991, 36 p. (Inaugural lecture series).
 24. Kusemiju K. The hydrobiology and fishes of Lekki Lagoon, Nigeria. *Nigerian Journal of Natural Sciences*, 1981, vol. 3, iss. 1–2, pp. 135–146.
 25. Kuton M. P., Akinsanya B. Food and feeding habits of *Chrysichthys nigrodigitatus* (Lacépède, 1803) and evaluation of physico-chemical parameters in the Lagos Lagoon, Nigeria. *Egyptian Journal of Experimental Biology (Zoology)*, 2016, vol. 12, iss. 1, pp. 73–79.
 26. Lawal M. O., Sangoleye O. J., Seriki B. M. Morphometry and diet of *Chrysichthys nigrodigitatus* (Lacépède) in Epe Lagoon, Nigeria. *African Journal of Biotechnology*, 2010, vol. 9 (46), pp. 7955–7960. <https://doi.org/10.5897/ajb09.1514>
 27. Odedeyi D. O., Fagbenro O. A. Feeding habits and digestive enzymes in the gut of *Mormyrus rume* (Valenciennes 1846) (Osteichthyes Mormyridae). *Tropical Zoology*, 2010, vol. 23, iss. 1, pp. 75–89.
 28. Oghenochuko O. M., Leramo F. G., Adeosun O. M., Bangura P., Adeosun F. I. Biology, digestive enzymes and organosomatic indices of *Chrysichthys nigrodigitatus* (Lacépède, 1803) from Oyan Dam, Southwestern Nigeria. *Ege Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2022, vol. 39, iss. 4, pp. 326–331. <https://doi.org/10.12714/egejfas.39.4.08>
 29. Tengjaroenkul B., Smith B. J., Caceci T., Smith S. A. Distribution of intestinal enzyme activities along the intestinal tract of cultured Nile tilapia, *Oreochromis niloticus* L. *Aquaculture*,

- 2000, vol. 182, iss. 3–4, pp. 317–327. [https://doi.org/10.1016/s0044-8486\(99\)00270-7](https://doi.org/10.1016/s0044-8486(99)00270-7)
30. Tramati C., Savona B., Mazzola A. A study of the pattern of digestive enzymes in *Diplodus puntazzo* (Cetti, 1777) (Osteichthyes, Sparidae): Evidence for the definition of nutritional protocols. *Aquaculture International*, 2005, vol. 13, iss. 1–2, pp. 89–95. <https://doi.org/10.1007/s10499-004-9028-0>
31. Udosen I. E., Rufus O. Aspects of the biology of *Chrysichthys nigrodigitatus* in Uta-Ewa Creek, Akwa Ibom State, Nigeria. *African Journal of Aquatic Science*, 2018, vol. 33, iss. 1, pp. 55–63.
32. Uneke B. I. Diet composition, feeding habits and condition factor of *Chrysichthys nigrodigitatus* in Ebonyi River (a tropical flood river system), South-Eastern Nigeria. *Continental Journal of Agricultural Sciences*, 2014, vol. 8, iss. 1, pp. 29–37.
33. Uneke B. I. Length-weight relationship and condition factor of three *Chrysichthys* species of the mid Cross River flood system, South Eastern Nigeria. *AASCIT Journal of Biology*, 2015, vol. 1, no. 3, pp. 29–33.
34. Uys W., Hecht T. Assays on the digestive enzymes of sharptooth catfish, *Clarias gariepinus* (Pisces: Clariidae). *Aquaculture*, 1987, vol. 63, iss. 1–4, pp. 301–313. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(87\)90080-9](https://doi.org/10.1016/0044-8486(87)90080-9)
35. Welcomme R. L. *Inland Fisheries: Ecology and Management*. Oxford, UK : Blackwell Science, 2001, 358 p. <https://doi.org/10.1002/9780470995693>
36. Wilson R. P. Utilization of dietary carbohydrate by fish. *Aquaculture*, 1994, vol. 124, iss. 1–4, pp. 67–80. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(94\)90363-8](https://doi.org/10.1016/0044-8486(94)90363-8)
37. Winkler U. K., Stuckmann M. Glycogen, hyaluronate, and some other polysaccharides greatly enhance the formation of exolipase by *Serratia marcescens*. *Journal of Bacteriology*, 1979, vol. 138, no. 3, pp. 663–667. <https://doi.org/10.1128/jb.138.3.663-670.1979>

СОСТАВ ПИЩИ И ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЕ ФЕРМЕНТЫ В КИШЕЧНИКЕ *CHRYSICHTHYS NIGRODIGITATUS* (LACÉPÈDE, 1803) У ПЛЯЖА ИБЕШЕ, ЛАГУНА ЛАГОС, НИГЕРИЯ

Б. Х. Амину

Уральский федеральный университет имени первого президента России Б. Н. Ельцина,
Екатеринбург, Российская Федерация
E-mail: baminu@urfu.ru

Chrysichthys nigrodigitatus (Lacépède, 1803) имеет большое экономическое значение для прибрежных районов Нигерии, особенно лагуны Лагос, как источник белка для местного населения, а также как важный компонент морской пищевой цепи. Анализ содержимого желудков, а также пищеварительных ферментов 540 особей сома *C. nigrodigitatus*, выловленных у пляжа Ибеше в лагуне Лагос, свидетельствует о всеядности этого вида. У 10,6 % рыб желудки были пустыми, а у остальных особей степень наполненности различалась. Согласно значениям индекса относительной значимости (Index of Relative Importance, IRI), доминирующим пищевым объектом были диатомовые водоросли — 32,2 %; за ними следовали ракообразные, водоросли и моллюски. У молоди *C. nigrodigitatus* (standard length < 20,5 см) и взрослых особей (SL > 20,5 см) с помощью ферментативного анализа установлено распределение пищеварительных ферментов (карбогидраз, протеаз и липаз) в различных отделах кишечника и определена их удельная активность. Способность разновозрастных особей этого вида переваривать углеводы, белки и жиры отражается в активности пищеварительных ферментов, что подтверждает всеядность сома. Полученные результаты подчёркивают его трофическую адаптивность к условиям среды обитания и к уровню антропогенной нагрузки, давая представления о физиологии пищеварительного процесса этого вида. Результаты исследования важны для разработки возрастспецифических кормов для *C. nigrodigitatus* в целях совершенствования управления рыбными ресурсами в регионе и оптимизации аквакультуры.

Ключевые слова: *Chrysichthys nigrodigitatus*, пищевые объекты, кишечник, пищеварительные ферменты, лагуна Лагос

УДК 582.263.1-114.3:57.04

ОЦЕНКА ПРОДУКЦИОННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ПИГМЕНТОВ *SCENEDESMUS RUBESCENS* ПРИ РАЗЛИЧНОЙ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ БИОГЕННЫМИ ЭЛЕМЕНТАМИ

© 2026 г. С. Ю. Горбунова, А. Б. Боровков, Р. П. Тренкеншу

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

Севастополь, Российская Федерация

E-mail: svetlana_8423@mail.ru

Поступила в редакцию 18.12.2024; после доработки 17.04.2025;

принята к публикации 21.11.2025.

Биотехнология микроводорослей рассматривается как перспективное направление для получения возобновляемых источников биомассы, богатой белками, липидами и пигментами, что делает актуальным поиск оптимальных условий их культивирования. Представители рода *Scenedesmus* Meyen, 1829 отличаются быстрым ростом, устойчивостью к изменениям внешней среды и значительным содержанием биологически активных соединений, что определяет их высокий потенциал для применения в пищевой, фармацевтической и энергетической отраслях. Целью настоящей работы было проанализировать параметры роста и содержания фотосинтетических пигментов в культуре *Scenedesmus rubescens* (P. J. L. Dangeard) E. Kessler, M. Schafer, C. Hummer, A. Kloboucek & V. A. R. Huss, 1997, выращиваемой на трёх типах минеральных питательных сред — на полной среде Тамия, её половинной модификации (Тамия ½) и среде Болда (Bold's basal medium, BBM) (варианты № 1, 2 и 3 соответственно). В рамках исследования микроводоросли *S. rubescens* культивировали в условиях дополнительной подачи углекислого газа и непрерывного освещения в течение 16 сут. Отмечена высокая удельная скорость роста культуры (μ) на питательных средах BBM и Тамия — 0,48 и 0,49 сут⁻¹ соответственно. При использовании среды Тамия ½ удельная скорость роста *S. rubescens* была ниже — 0,33 сут⁻¹. Линейный рост микроводорослей на трёх питательных средах наблюдали по 4-е сутки включительно. За этот период плотность *S. rubescens* в вариантах опыта № 1 и 3 увеличилась практически в 7 раз, в варианте № 2 — в 3,7 раза. Максимальная продуктивность *S. rubescens* для трёх вариантов эксперимента составляла 0,35, 0,18 и 0,31 г сухой массы·л⁻¹·сут⁻¹, при этом каких-либо изменений в морфологической структуре клеток обнаружено не было. Выявлены значимые различия в биохимических и кинетических характеристиках роста *S. rubescens*, культивируемых на трёх разных питательных средах. Высокие концентрации хлорофилла *a* и *b* зафиксированы в клетках микроводорослей, выращенных на средах Тамия и BBM. Полученные в эксперименте результаты свидетельствуют об очень близких ростовых характеристиках культуры *S. rubescens* в вариантах № 1 и 3 в диапазоне экспоненциальной и линейной фаз роста, что позволяет подобрать условия, способные обеспечить на среде BBM продуктивность и накопление ценных веществ, аналогичные таковым для варианта на среде Тамия.

Ключевые слова: *Scenedesmus rubescens*, питательная среда Болда, питательная среда Тамия, накопительная культура, продуктивность, фотосинтетические пигменты

Биотехнология микроводорослей способна внести значительный вклад в решение глобальных проблем, связанных с растущим населением Земли, загрязнением окружающей среды, сокращением запасов ископаемого топлива и потребностью в устойчивых пищевых и энергетических ресурсах. Использование микроводорослей, являющихся возобновляемым источником целого комплекса биологически активных веществ, со множеством потенциальных способов их применения, открывает огромные возможности для инноваций. Иными словами, микроводоросли привлекают внимание благодаря многофункциональности получаемой продукции и значительному потенциалу своего использования в различных отраслях промышленности (в мелиорации, в производстве БАДов, кормов, топлива и косметики) [Levasseur et al., 2020; Suresh, Benor, 2020].

Скорость роста микроводорослей позволяет получать огромное количество биомассы (в 10–20 раз больше, чем биомасса кукурузы или сои на единицу площади) с высоким содержанием белков, пигментов, липидов и микроэлементов. Биохимическим составом биомассы можно управлять, изменяя физико-химические параметры среды обитания. Представители рода *Scenedesmus* Meyen, 1829 из класса Chlorophyceae часто встречаются в пресноводных водоёмах. Эти неподвижные колониальные зелёные микроводоросли, состоящие из клеток около 8 мкм в ширину и 14 мкм в длину, обладают высокой питательной ценностью. Многие виды этого рода используются по всему миру в разнообразных коммерческих проектах благодаря своему быстрому росту, простоте выращивания и способности адаптироваться к различным условиям окружающей среды.

Питательная ценность зелёных микроводорослей рода *Scenedesmus* обусловлена высоким содержанием белка, полиненасыщенных жирных кислот, витаминов и биологически активных соединений [Chu, 2012]. При этом каждый вид характеризуется своим соотношением липидов, углеводов и белков [Nur et al., 2014]. *Scenedesmus rubescens* (P. J. L. Dangeard) E. Kessler, M. Schafer, C. Hummer, A. Kloboucek & V. A. R. Huss, 1997 был использован в качестве модельного организма для производства бета-каротина, омега-3 — жирных кислот и глицерина [Jo et al., 2020], которые играют важную роль в борьбе с различными заболеваниями, включая сердечно-сосудистые патологии, хронические воспаления, атеросклероз и рак, а также в борьбе с процессами старения.

Биомасса *Scenedesmus* богата хлорофиллами и каротиноидами, которые способны значительно улучшить общее состояние организма человека и животных. Эти пигменты эффективно действуют как ингибиторы роста микроорганизмов и антиоксиданты, а также поддерживают зрение, иммунную систему и здоровье кожи. Кроме того, они имеют большое значение в пищевой промышленности, поскольку расширяют возможности производства функциональных продуктов и улучшают их нутритивный профиль [Fan et al., 2013; Guedes et al., 2013; Ishaq et al., 2016; Patil, Kaliwal, 2019]. Благодаря такой особенности микроводоросли *Scenedesmus* обладают значительным коммерческим потенциалом для применения в медицине и в пищевой и косметической промышленности. Также биомасса *Scenedesmus* является одним из основных живых кормов, обеспечивающих правильное развитие водных организмов — коловраток, представителей зоопланктона, личинок рыб и креветок [Руденко, Ткачева, 2021; Mayeli et al., 2004].

Однако следует принимать во внимание, что массовое производство микроводорослей сопряжено с преодолением множества препятствий. Одна из проблем — высокая стоимость макро- и микроэлементов для приготовления культуральных сред: на неё, согласно данным [Fasaei et al., 2018], приходится около 34 % от общей стоимости производства, при этом затраты на сбор урожая составляют 20–30 %. Если проблемы со сбором урожая возможно решить, используя эффективные и малозатратные методы, такие как флокуляция [Rahman et al., 2022], то для снижения себестоимости производства водорослей по-прежнему актуален поиск продуктивной, устойчивой и экономически приемлемой питательной среды. Результаты большого количества экспериментальных исследований, в том числе наших собственных, показали, что у представителей

рода *Scenedesmus* можно значительно увеличить скорость роста при частичной или полной замене минеральных составляющих питательных сред на сточные воды [Ishaq et al., 2016; Muluye et al., 2021]. Это позволяет существенно сократить затраты на приготовление питательных сред для выращивания микроводорослей. При этом полученную подобным способом биомассу в большинстве случаев целесообразно использовать для извлечения ценных веществ и для удобрения сельскохозяйственных культур либо же в качестве кормовой добавки для животных (человеку употреблять её нельзя) [Горбунова, Гудвилевич, 2020; Горбунова, Зубко, 2010].

Тот факт, что при организации производства микроводорослей значимым показателем выступает не только продуктивность, но и качество получаемого урожая, является основанием для поиска оптимальной питательной среды для *Scenedesmus*. На сегодняшний день в литературе описаны различные типы питательных сред, активно используемых во всём мире для культивирования микроводорослей семейства Scenedesmaceae. Это среды Успенского, Болда (Bold's basal medium, BBM), Чу-10, Чу-13, Тамия, Тамия ½, Сетлик и BG-11. Несмотря на то, что все эти среды пригодны для выращивания *Scenedesmus*, скорость роста культуры, урожайность и содержание пигментов могут значительно отличаться из-за разного состава и концентрации химических соединений, применяемых для приготовления питательных сред.

Таким образом, ряд преимуществ — быстрый рост, высокая концентрация антиоксидантов и физиологическая пластичность — делает представителей *Scenedesmus* перспективными объектами биотехнологии. Однако реализация коммерческого потенциала возможна лишь за счёт совершенствования стратегий и оптимизации параметров культивирования микроводорослей, что остаётся главной задачей исследователей. Целью настоящей работы было проанализировать ростовые характеристики и содержание пигментов в культуре *Scenedesmus rubescens* (Chlorophyta: Scenedesmaceae, Scenedesmus), выращиваемой на трёх минеральных средах — Тамия, Тамия ½ и BBM.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве объекта исследования использована зелёная микроводоросль *S. rubescens*, штамм IBSS-91 из ЦКП «Коллекция гидробионтов Мирового океана» ФИЦ ИнБЮМ (Севастополь). Микроводоросли выращивали на трёх питательных средах: Тамия [Tamiya, 1957], Тамия ½ [Hase et al., 1957; Sandmann et al., 2022] и BBM [Bischoff, Bold, 1963] (далее — варианты № 1, 2 и 3 соответственно). Среды отличаются друг от друга не только составом и уровнем концентрации химических соединений, но и стоимостью (табл. 1).

Для каждого варианта эксперимент проводили в трёх повторностях. Питательные среды готовили на основе дистиллированной воды. Предварительно в течение 5 сут *S. rubescens* адаптировали к каждой среде. Микроводоросли выращивали в стеклянных культиваторах плоскопараллельного типа толщиной 5 см [Тренкеншу и др., 2017]. Рабочий объём культиватора составлял 3 л. Освещение культуры было круглосуточным; использовали световую решётку из люминесцентных ламп мощностью 18 Вт. Интенсивность освещения на поверхности фотобиореакторов регистрировали измерителем LI-250A с пирометрическим датчиком (Li-COR, США). Средняя освещённость — 10 кЛк. Барботаж культур осуществляли воздухом с помощью аквариумного компрессора Hailea ACO-308. Средняя скорость подачи воздуха составляла около 1 л·л⁻¹ культуры в минуту (с дополнительной подачей углекислого газа для стабилизации pH и внесения источника углерода в среду). Оптимальный уровень pH в культиваторах, 6,5–7, поддерживали с помощью pH-контроллера (Aqua Medic, Германия). Температуру стабилизировали в диапазоне +28...+30 °С. На протяжении всего эксперимента в культиваторах поддерживали заданный объём воды; испарение компенсировали, доливая один раз в сутки перед измерениями дистиллированную воду до отметки 3 л. В среднем объём долива составлял 60 мл.

Таблица 1. Средняя рыночная стоимость минеральных питательных сред для промышленного культивирования *Scenedesmus rubescens***Table 1.** Average market cost of mineral nutrient media for industrial cultivation of *Scenedesmus rubescens*

Химическое соединение	Цена за 1 кг, руб.	Цена реактива для приготовления 1000 л среды, руб.		
		Среда Тамия	Среда Тамия ½	Среда BBM
NaNO ₃	285	–	–	71,25
KNO ₃	357	1785	892,5	–
MgSO ₄ ·7H ₂ O	134	335	167,5	10,05
NaCl	95	–	–	2,38
K ₂ HPO ₄	693	–	–	52
KH ₂ PO ₄	534	667,5	333,75	93,45
CaCl ₂ ·2H ₂ O	172	–	–	4,3
Na ₂ EDTA·2H ₂ O	790	29,2	14,6	39,5
FeSO ₄ ·7H ₂ O	433	1,3	0,65	2,15
KOH	254	–	–	7,85
H ₃ BO ₃	344	0,98	0,5	0,39
MnCl ₂ ·4H ₂ O	865	1,57	0,78	1,25
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	365	0,08	0,04	3,25
MoO ₃	2500	0,04	0,02	1,8
NH ₄ VO	9400	0,22	0,11	–
CuSO ₄ ·5H ₂ O	555	–	–	0,87
Co(NO ₃) ₂ ·5H ₂ O	2376	–	–	1,16
Всего		2822	1411	292

Для засева экспериментальных культиваторов использовали предварительно адаптированную к определённой среде культуру с начальной плотностью 0,16 г сухой массы·л⁻¹.

Для оценки плотности культуры применяли оптический метод. Оптическую плотность культуры микроводорослей (D) рассчитывали по формуле:

$$D = -\lg(T), \quad (1)$$

где T — величина пропускания, определяемая на фотометре Unicо при длине волны 750 нм, в кюветах с рабочей длиной 0,5 см (абсолютная погрешность не превышала 1,0 %).

Кюветы располагали максимально близко к фотоприёмнику для уменьшения влияния светорассеяния на показания прибора.

Пересчёт единиц оптической плотности на сухую массу (CM) микроводорослей проводили в соответствии с уравнением:

$$CM = k \times D_{750}, \quad (2)$$

где k — эмпирически определённый коэффициент, равный 0,77 г·л⁻¹·ед. опт. пл.⁻¹.

Для расчёта k отбирали серию проб из всех экспериментальных культиваторов. Серия состояла минимум из трёх повторностей по 15 мл каждая. Для каждой пробы проводили параллельные измерения оптической плотности (D) и сухой массы. Перед определением D суспензию микроводорослей в пробе тщательно перемешивали. Для измерения сухой массы аликвоту суспензии (10 мл) помещали в пробирки, которые предварительно доводили до постоянной массы в сушильном шкафу при (+105 ± 3) °С в течение суток. С помощью центрифуги лабораторной ОПн-3 с максимальным фактором разделения $g = 1,870$ при 3000 об·мин⁻¹ осаждали клетки на протяжении 15 мин, после чего аккуратно сливали супернатант. Клетки микроводорослей промывали

от солей тем же объёмом дистиллированной воды и ещё раз центрифугировали. На заключительном этапе пробирки с биомассой высушивали в сушильном шкафу при $(+105 \pm 3)$ °С в течение суток. По разнице начальной и конечной массы пробирок определяли сухую массу *S. rubescens* в отфильтрованном объёме, после чего проводили пересчёт на 1 л.

Удельную скорость роста (μ) вычисляли путём аппроксимации кривой роста биомассы в экспоненциальной фазе по формуле:

$$\mu = \frac{\ln B_2 - \ln B_1}{t_2 - t_1}, \quad (3)$$

где $\ln B_1$ и $\ln B_2$ — биомасса в начале и конце экспоненциальной фазы роста;

t_1 и t_2 — время в начале и конце экспоненциальной фазы роста [Тренкеншу, 2019].

Максимальная продуктивность культуры (P) для каждого варианта эксперимента рассчитана путём аппроксимации кривой роста биомассы в линейной фазе по формуле:

$$P = \frac{B_2 - B_1}{t_2 - t_1}, \quad (4)$$

где B_1 и B_2 — биомасса в начале и конце фазы линейного роста [Тренкеншу, 2005].

Урожай культуры для каждого варианта эксперимента (H) определён по формуле:

$$H = B_{max} - B_0, \quad (5)$$

где B_0 — биомасса в начале эксперимента;

B_{max} — максимальная биомасса за время эксперимента [Лелеков, Тренкеншу, 2007].

Состояние клеток микроводоросли *S. rubescens* и чистоту культуры контролировали с помощью светового микроскопа Carl Zeiss Axiostar Plus (Германия) при увеличении 400х.

Содержание пигментов (хлорофилл *a*, хлорофилл *b* и каротиноиды) определяли спектрофотометрическим методом. Пробы отбирали в трёх повторностях после тщательного перемешивания культуры на 2, 4, 6, 10 и 16-е сут эксперимента. Суспензию центрифугировали в течение 10 мин при 3000 об·мин⁻¹, надосадочную жидкость сливали, осадённую биомассу замораживали на 24 ч и использовали для определения пигментов. Пигменты экстрагировали из клеток микроводорослей 100%-ным ацетоном (химически чистым, «ЭКОС-1», Россия). Спектры поглощения ацетоновых экстрактов фиксировали на спектрофотометре СФ-2000 («ОКБ Спектр», Россия) в диапазоне 400–800 нм в кварцевых кюветах с длиной оптического пути 1 см.

Расчёт концентраций хлорофилла *a* и *b* и суммарного содержания каротиноидов проводили по формулам, предложенным [Wellburn, 1994], по значениям оптической плотности (D) на длинах волн, которые соответствуют максимумам поглощения этих пигментов:

$$\begin{aligned} Chl a &= 11,75 \times D_{662} - 2,35 \times D_{645}; \\ Chl b &= 18,61 \times D_{645} - 3,96 \times D_{662}; \\ Carotenoids &= (1000 \times D_{470} - 2,27 \times Chl a - 81,4 \times Chl b)/227. \end{aligned} \quad (6)$$

Определяли средние арифметические (\bar{x}), стандартные отклонения (S), основные ошибки средних значений и доверительные интервалы для средних ($\Delta\bar{x}$). Расчёты проводили в программах LibreOffice и SciDAVis для уровня значимости $\alpha = 0,05$. В таблицах представлены средние значения и вычисленные доверительные интервалы ($\bar{x} \pm \Delta\bar{x}$) для трёх повторностей.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В течение 16 сут микроводоросли выращивали на трёх типах питательных сред, в трёх лабораторных культиваторах, в условиях круглосуточного освещения. Динамика плотности культур микроводорослей описывается накопительными кривыми (рис. 1).

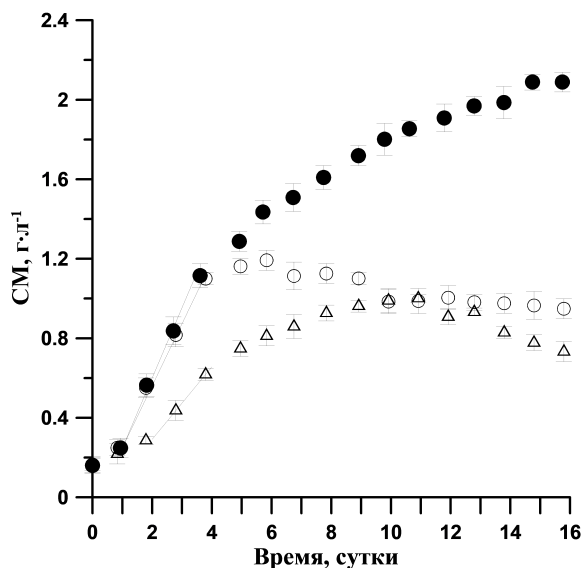


Рис. 1. Динамика плотности накопительной культуры *Scenedesmus rubescens* при выращивании на питательных средах Тамия (●), ВВМ (○) и Тамия $\frac{1}{2}$ (Δ)

Fig. 1. Dynamics of the density of *Scenedesmus rubescens* batch culture when grown on Tamiya nutrient medium (●), ВВМ (○), and Tamiya $\frac{1}{2}$ nutrient medium (Δ)

Удельная скорость роста (μ) для микроводорослей на средах Тамия и ВВМ рассчитана исходя из концентраций биомассы в период экспоненциальной фазы [см. уравнение (3)]. Определены кинетические характеристики *S. rubescens* при выращивании на трёх средах (табл. 2).

Таблица 2. Кинетические характеристики роста микроводоросли *Scenedesmus rubescens*

Table 2. Kinetic characteristics of *Scenedesmus rubescens* growth

Параметр	Среда Тамия	Среда Тамия $\frac{1}{2}$	Среда ВВМ
Урожай, г сухой массы·л ⁻¹	1,94 ± 0,06	0,84 ± 0,02	1,03 ± 0,04
Максимальная продуктивность, г сухой массы·л ⁻¹ ·сут ⁻¹	0,35 ($R^2 = 0,97$)	0,18 ($R^2 = 0,98$)	0,31 ($R^2 = 0,99$)
Удельная скорость роста, сут ⁻¹	0,48 ($R^2 = 0,99$)	0,31 ($R^2 = 0,99$)	0,49 ($R^2 = 0,99$)

Линейный рост *S. rubescens* для всех вариантов эксперимента наблюдали с 1-х по 4-е сут. Значения биомассы за этот период использовали для расчёта скорости роста водорослей. После 6 дней рост культуры на питательной среде ВВМ прекратился, началась фаза отмирания микроводорослей. К этому моменту прирост биомассы составил 1,03 г·л⁻¹. Следует отметить, что в линейной фазе на среде Тамия $\frac{1}{2}$ скорость роста *S. rubescens* была практически вдвое ниже, чем таковая для других вариантов. На 10-е сут опыта плотность культур в вариантах № 2 и 3 сравнялась. Далее зарегистрирована фаза отмирания микроводорослей на среде Тамия $\frac{1}{2}$.

Биохимический анализ биомассы микроводорослей, выращенных на полной питательной среде Тамия, показал: содержание хлорофилла *a* в клетках в процессе культивирования увеличилось с 2,34 % в начале линейной фазы роста до 2,62 % (рис. 2). Затем концентрация пигмента постепенно снижалась; минимального значения, 1,77 %, она достигла на 16-е сут эксперимента.

Аналогичную динамику хлорофилла *a* наблюдали в клетках микроводорослей при использовании питательной среды Тамия 1/2, однако концентрация пигмента была вдвое ниже. При выращивании *S. rubescens* на среде BBM содержание хлорофилла *a* увеличилось с 2,25 до 2,63 %. На заключительной стадии эксперимента, при достижении стационарной фазы роста и фазы отмирания микроводорослей, значения концентрации хлорофилла *a* для трёх вариантов при расчёте на 1 л культуры вышли практически на один уровень.

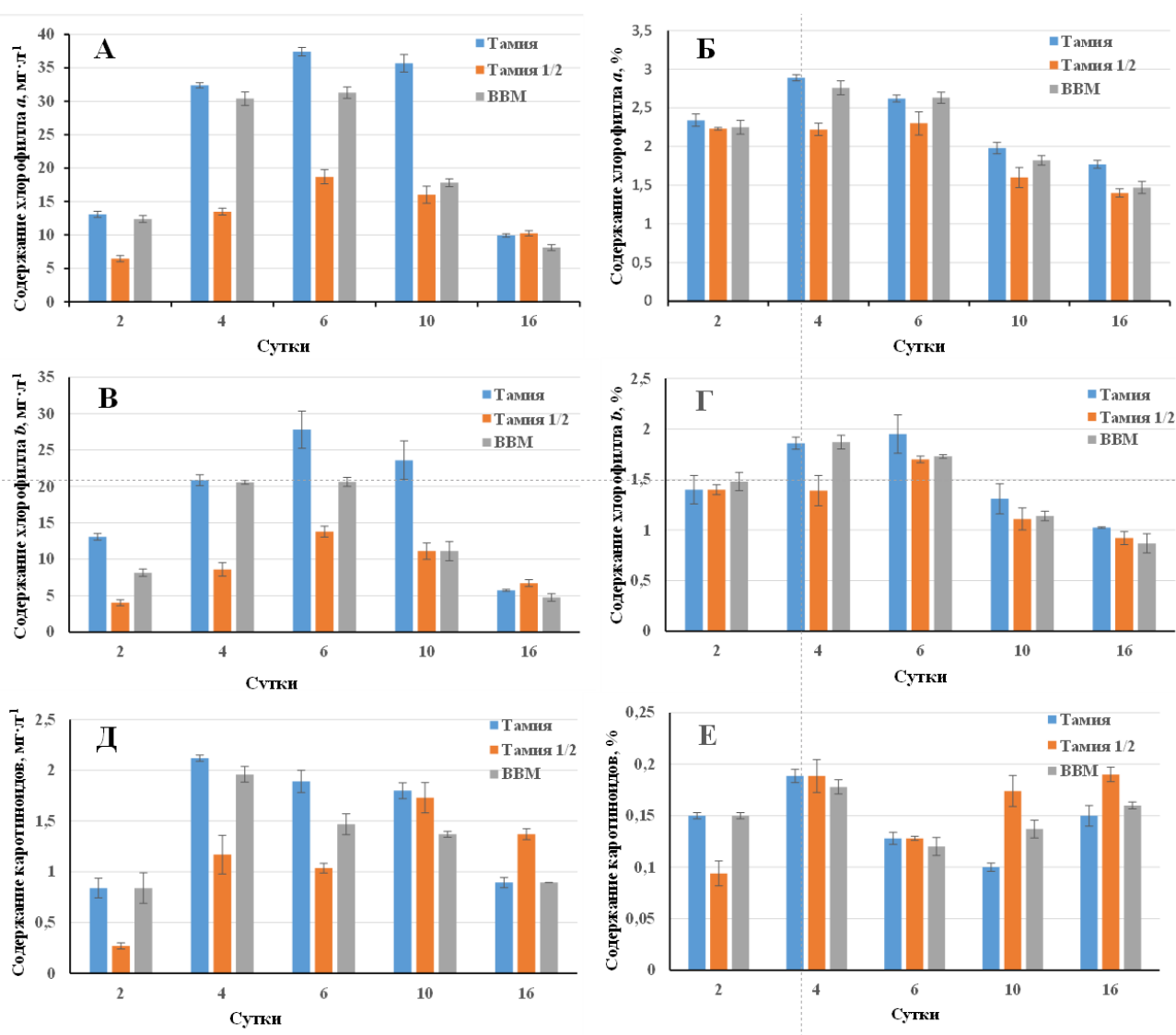


Рис. 2. Динамика содержания пигментов: А, В, Д — в культуре *Scenedesmus rubescens* при выращивании на питательных средах Тамия, Тамия 1/2 и BBM, $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$; Б, Г, Е — в сухой биомассе микроводорослей, %

Fig. 2. Dynamics of pigment accumulation: А, В, Д, in *Scenedesmus rubescens* culture when grown on Tamiya nutrient medium, Tamiya 1/2 nutrient medium, and BBM, $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$; Б, Г, Е, in the dry biomass of the microalga, %

ОБСУЖДЕНИЕ

Выбор сред Тамия, Тамия $\frac{1}{2}$ и ВВМ обусловлен разницей в составе и широким диапазоном концентрации питательных веществ, используемых для их приготовления. Так, среда Тамия является одной из самых концентрированных минеральных сред, применяемых для получения интенсивных, плотных культур зелёных микроводорослей. Напротив, для приготовления среды ВВМ используются невысокие концентрации минеральных веществ. В качестве промежуточного варианта по значениям концентрации мы применяли среду Тамия с половинным составом нутриентов.

Экспоненциальный рост *S. rubescens* на средах Тамия и ВВМ наблюдали в 1-е сут эксперимента, на среде Тамия $\frac{1}{2}$ — в течение первых 2 сут. Известно, что в этот период удельная скорость роста постоянна и имеет максимальные значения [Лелеков, Тренкеншу, 2007]. Рост *S. rubescens* на питательных средах ВВМ и Тамия характеризовался высокой удельной скоростью, 0,48 и 0,49 сут⁻¹, а рост на среде Тамия $\frac{1}{2}$ — значением 0,33 сут⁻¹. В работе [Nur et al., 2014] удельная скорость роста *Scenedesmus* на среде ВВМ составила $(0,22 \pm 0,04)$ сут⁻¹, что в 2,2 раза ниже значений, полученных нами.

Выше упомянуто, что линейный рост *S. rubescens* для всех вариантов опыта наблюдали по 4-е сут. Следует отметить существенное превышение скорости роста микроводорослей на питательных средах Тамия и ВВМ по сравнению с таковым на среде Тамия $\frac{1}{2}$. За 4 сут эксперимента биомасса микроводорослей в вариантах № 1 и 3 увеличилась практически в 7 раз, а в варианте № 2 — в 3,7 раза. Максимальная продуктивность *S. rubescens* для вариантов опыта № 1, 2 и 3 составляла при этом 0,35, 0,18 и 0,31 г сухой массы·л⁻¹·сут⁻¹ соответственно. Важно, что на данном этапе никакие изменения морфологии клеток ни в одном из вариантов эксперимента не зафиксированы. С 5-х по 9-е сут отмечен линейный рост культуры с меньшим углом наклона накопительной кривой для сред Тамия и Тамия $\frac{1}{2}$. Возможно, это связано со сменой лимитирующего рост фактора.

Известно, что на линейном участке скорость роста микроводорослей определяется величиной светового потока или концентрацией углекислого газа, которые полностью поглощаются культурой, что приводит к снижению продуктивности. Учитывая, что в нашем эксперименте культура непрерывно барботировалась газовоздушной смесью с CO₂, можно предположить, что его содержание в среде было достаточным для поддержания оптимального уровня фотосинтеза и роста микроводорослей. Таким образом, лимитирование роста *S. rubescens* по углероду в данный период можно исключить. Вероятно, в вариантах № 2 и 3 интенсивный рост микроводорослей был ограничен недостатком биогенных элементов.

За весь период выращивания *S. rubescens* на питательной среде ВВМ наибольшая плотность культуры составила 1,2 г·л⁻¹, что превышает максимальное значение плотности *Scenedesmus* sp., полученное в работе [Muluye et al., 2021], — 0,75 г·л⁻¹ за 7 дней выращивания на среде ВВМ без дополнительной подачи CO₂. Также авторами определена максимальная продуктивность *Scenedesmus* sp. — 107 мг·л⁻¹·сут⁻¹; это в 3 раза ниже значения, полученного в настоящем исследовании. Такую разницу кинетических характеристик роста микроводорослей можно объяснить дополнительной подачей в наших экспериментах углекислого газа в культуру, причём pH среды во всех вариантах опыта не увеличивался и находился в диапазоне 6,5–7.

Кислотность культуральной среды очень важна: уровень pH определяет доступность CO₂ и питательных веществ для микроводорослей, а также оказывает существенное влияние на их метаболизм. При высоких значениях pH образуются карбонаты, что ограничивает доступность углекислого газа; как следствие, мы наблюдаем снижение эффективности фотосинтеза и подавление роста клеток микроводорослей. Как известно, оптимальный уровень pH для каждого вида варьирует в узком диапазоне и зачастую зависит от вида водорослей

и конкретного штамма [Drira et al., 2017]. Это связано с физиологическими особенностями микроводорослей, определяющими их способность адаптироваться к различным условиям внешней среды. Для большинства пресноводных водорослей, в том числе для *Chlorella vulgaris* Beijerinck, 1890 и *S. rubescens*, оптимальный уровень pH обычно составляет 7–8. Высокие концентрации CO₂ (> 5 %) могут негативно влиять на скорости поглощения микроводорослями субстрата и света и, как следствие, на скорость роста и на морфологию клеток. Например, в работах [Jena et al., 2012; Zhang et al., 2022] показано, что повышенный уровень углекислого газа способствовал образованию более крупных колоний *Scenedesmus obliquus* (Turpin) Kützing, 1833. Таким образом, поддержание необходимого значения pH в процессе культивирования микроводорослей и возможность управления его уровнем критически важны: отклонение pH от оптимального может привести к замедлению роста или даже к гибели клеток. Поскольку культуры *S. rubescens* дополнительно снабжались CO₂, а pH среды поддерживался на оптимальном уровне, можно утверждать: эти факторы не влияли на результаты исследования; различия между вариантами эксперимента обусловлены только составом питательных сред.

На начальном этапе опыта во всех его вариантах большинство клеток микроводорослей были ярко-зелёного цвета и имели неповреждённый хлоропласт. Далее мы наблюдали морфологические изменения клеток *S. rubescens*, что связано, по-видимому, с составом сред, на которых выращивали микроводоросли. Начиная со второй недели культивирования на среде ВВМ появлялись единичные клетки с повреждёнными хлоропластами. С 6–7-х сут на среде Тамия ½ до 10 % клеток имели частично фрагментированный хлоропласт. С 10-го дня выращивания на средах Тамия ½ и ВВМ культуры становились желтовато-зелёными, что было вызвано, вероятно, частичной деградацией пигментного комплекса.

Начиная с 5-х сут эксперимента содержание каротиноидов в клетках *S. rubescens* при культивировании на питательных средах Тамия и ВВМ возрастало пропорционально увеличению биомассы, а затем постепенно снижалось. Отмеченная закономерность накопления каротиноидов в цикле культивирования микроводорослей хорошо согласуется с результатами, представленными в работе [Божков, Мензянова, 1997]. При выращивании *S. rubescens* на питательной среде Тамия ½ с переходом культуры в стационарную фазу роста мы наблюдали резкое возрастание концентрации каротиноидов (см. рис. 2). Известно, что повышенное их количество в микроводорослях обычно связано с различными стрессовыми условиями. Например, когда микроводоросли сталкиваются с дефицитом основных питательных элементов (азот, фосфор, калий или магний), они могут синтезировать больше каротиноидов для защиты клеток [Hu et al., 2013].

Отметим, что в вариантах № 1 и 3 в конце линейной фазы роста микроводоросли имели равные показатели концентрации биомассы, при этом и относительное содержание хлорофилла *a* и *b* характеризовалось практически одинаковыми значениями. Принимая во внимание тот факт, что стоимость полной питательной среды Тамия на порядок выше стоимости среды ВВМ, можно сделать вывод об экономической целесообразности использования среды ВВМ, но при условии организации сбора урожая на 4–5-е сут накопительного выращивания либо при обеспечении квазинепрерывного процесса культивирования.

При выращивании *S. rubescens* на питательной среде Тамия ½ в заключительных фазах роста в полученной биомассе зафиксированы бóльшие концентрации каротиноидов, чем для двух других вариантов эксперимента, однако эта среда не может быть рекомендована для интенсивного выращивания *S. rubescens* с целью получения биохимически ценных веществ. Установлено, что затраты на приготовление питательной среды Тамия ½ в 5 раз превышали затраты на приготовление среды ВВМ, а скорость роста микроводорослей при этом была в 2 раза ниже.

Проанализировав динамику относительного содержания каротиноидов в клетках *S. rubescens*, выращенных на трёх питательных средах, мы выявили, что их конечная концентрация при культивировании на среде Тамия $\frac{1}{2}$ выше на 35 %, чем для вариантов № 1 и 3. С учётом того, что среда Тамия $\frac{1}{2}$ является менее сбалансированной и подходящей для интенсивного культивирования данного вида, накопление каротиноидов — это, вероятно, защитная реакция *S. rubescens* на неблагоприятные условия роста. Данный факт ещё раз подчёркивает оптимальность выбора питательной среды Тамия или ВВМ для интенсивного культивирования этого вида.

Полученные в эксперименте результаты свидетельствуют об очень близких ростовых характеристиках культуры *S. rubescens* в вариантах № 1 и 3 в диапазоне экспоненциальной и линейной фаз роста, что позволяет подобрать условия, которые могут обеспечить на среде ВВМ высокую продуктивность и накопление фотосинтетических пигментов, аналогичные таковым для варианта на среде Тамия.

На основе проведённых исследований и расчётов можно заключить, что использование питательной среды ВВМ является экономически оправданным при условии, что сбор полного урожая осуществляется на 4–5-е сут накопительного выращивания либо применяется режим квазинепрерывного культивирования. Для подтверждения сделанных выводов требуется апробация выращивания *S. rubescens* на среде ВВМ в квазинепрерывном режиме с плотностью культуры микроводорослей в диапазоне $0,4\text{--}1,2\text{ г}\cdot\text{л}^{-1}$.

Выводы. В ходе проведённого исследования проанализированы параметры роста и содержание фотосинтетических пигментов в культуре *Scenedesmus rubescens*, выращенной на трёх типах минеральных питательных сред — на полной среде Тамия, её половинной модификации (Тамия $\frac{1}{2}$) и среде Болда (Bold's basal medium, ВВМ). Установлены значимые отличия биохимических и кинетических характеристик роста *S. rubescens*. Выявленная максимальная продуктивность для вариантов эксперимента № 1, 2 и 3 составляла $0,35$, $0,18$ и $0,31\text{ г сухой массы}\cdot\text{л}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$ соответственно. Наибольшие концентрации хлорофилла *a* и *b* зафиксированы при выращивании микроводорослей на питательных средах Тамия и ВВМ. Полученные в опыте результаты свидетельствуют об очень близких ростовых характеристиках культуры *S. rubescens* в вариантах № 1 и 3 в диапазоне экспоненциальной и линейной фаз роста. Это позволяет рассматривать среду ВВМ как альтернативу более дорогостоящей среде Тамия для накопительного культивирования *S. rubescens*. Среда Тамия $\frac{1}{2}$ из исследованных типов питательных сред была признана третьей по эффективности с точки зрения роста микроводорослей.

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

1. Божков А. И., Мензянова Н. Г. Динамика роста, липидный состав и содержание β -каротина в клетках *Dunaliella viridis* Teod. при культивировании в разных типах фотобиореакторов // *Альгология*. 1997. Т. 7, № 1. С. 78–86. [Bozhkov A. I., Menzyanova N. G. The growth dynamics, lipid composition and β -carotene content in *Dunaliella viridis* Teod. cells at cultivation in different types of photobioreactors. *Al'gologiya*, 1997, vol. 7, no. 1, pp. 78–86. (in Russ.)]
2. Горбунова С. Ю., Зубко В. А. Использование *Scenedesmus bijugatus* (Lageth.) для биологической доочистки сточных вод // *Современные проблемы экологии Азово-Черноморского региона* : материалы V Международной конференции, 8–9 октября 2009 г., Керчь, ЮгНИРО. Керчь : Изд-во ЮгНИРО, 2010. С. 105–110. [Gorbunova S. Yu., Zubko V. A. Use of *Scenedesmus bijugatus* (Lageth.) for abatement of waste waters pollution. In: *Current Problems*

- of the Azov–Black Sea Region Ecology : materials of the V International Conference, 8–9 October, 2009, Kerch, YugNIRO. Kerch : YugNIRO Publishers, 2010, pp. 105–110. (in Russ.)]*
3. Горбунова С. Ю., Гудвилевич И. Н. Выращивание *Spirulina platensis* (Nordst.) Geitler на сточных водах птицефабрик // *Теоретическая и прикладная экология*. 2020. № 4. С. 68–74. [Gorbunova S. Yu., Gudvilovich I. N. Cultivation of *Spirulina platensis* (Nordst.) Geitler on waste water of poultry farms. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*, 2020, no. 4, pp. 68–74. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2020-4-068-074>
 4. Лелеков А. С., Тренкеншу Р. П. Простейшие модели роста микроводорослей. 4. Экспоненциальная и линейная фазы роста // *Экология моря*. 2007. Вып. 74. С. 47–49. [Lelekov A. S., Trenkenshu R. P. Simplest models of microalgae growth. 4. Exponential and linear growth phases of microalgae culture. *Ekologiya morya*, 2007, iss. 74, pp. 47–49. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4780>
 5. Тренкеншу Р. П. Простейшие модели роста микроводорослей. 1. Периодическая культура // *Экология моря*. 2005. Вып. 67. С. 89–97. [Trenkenshu R. P. Simplest models of microalgae growth. 1. Batch culture. *Ekologiya morya*, 2005, iss. 67, pp. 89–97. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4658>
 6. Тренкеншу Р. П. Расчёт удельной скорости роста микроводорослей // *Морской биологический журнал*. 2019. Т. 4, № 1. С. 100–108. [Trenkenshu R. P. Calculation of the specific growth rate of microalgae. *Marine Biological Journal*, 2019, vol. 4, no. 1, pp. 100–108. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.1.09>
 7. Тренкеншу Р. П., Лелеков А. С., Боровков А. Б., Новикова Т. М. Унифицированная установка для лабораторных исследований микроводорослей // *Вопросы современной альгологии*. 2017. № 1 (13). [Trenkenshu R. P., Lelekov A. S., Borovkov A. B., Novikova T. M. Unified installation for microalgae laboratory studies. *Voprosy sovremennoi algologii*, 2017, no. 1 (13). (in Russ.)]. URL: <http://algology.ru/1097> [accessed: 23.11.2024].
 8. Руденко Р. А., Ткачева И. В. Биотехнология водорослей в аквакультуре // *Международный научно-исследовательский журнал*. 2021. № 8 (110), ч. 1. С. 136–138. [Rudenko R. A., Tkacheva I. V. Algae biotechnology in aquaculture. *Mezhdunarodnyi nauchno-issledovatel'skii zhurnal*, 2021, no. 8 (110), pt 1, pp. 136–138. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.23670/irj.2021.110.8.021>
 9. Bischoff H. W., Bold H. C. *Some Soil Algae from Enchanted Rock and Related Algal Species*. Austin, TX : University of Texas, 1963, vol. 6318, 95 p. (Phycological Studies. IV).
 10. Chu W. L. Biotechnological applications of microalgae. *International e-Journal of Science, Medicine and Education*, 2012, iss. 6, suppl. 1, pp. s24–s37. <https://doi.org/10.56026/imu.6.suppl1.s24>
 11. Drira N., Dhoubi N., Hammami S., Piras A., Rosa A., Porcedda S., Dhaouadi H. Fatty acids from high rate algal pond's microalgal biomass and osmotic stress effects. *Bioresource Technology*, 2017, vol. 244, pt 1, pp. 860–864. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2017.08.052>
 12. Fan M., Liao Z., Wang R., Xu N. Isolation and antibacterial activity of *Anabaena* phycocyanin. *African Journal of Biotechnology*, 2013, vol. 12, no. 15, pp. 1869–1873. <https://doi.org/10.5897/ajb12.2575>
 13. Fasaie F., Bitter J. H., Slegers P. M., van Bortel A. J. B. Techno-economic evaluation of microalgae harvesting and dewatering systems. *Algal Research*, 2018, vol. 31, pp. 347–362. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2017.11.038>
 14. Guedes A. C., Gíão M. S., Matias A. A., Nunes A. V. M., Pintado M. E., Duarte C. M. M., Malcata F. X. Supercritical fluid extraction of carotenoids and chlorophylls *a*, *b* and *c*, from a wild strain of *Scenedesmus obliquus* for use in food processing. *Journal of Food Engineering*, 2013, vol. 116, iss. 2, pp. 478–482. <https://doi.org/10.1016/j.jfoodeng.2012.12.015>
 15. Hase E., Morimura Y., Tamiya H. Some data on the growth physiology of *Chlorella* studied by the technique of synchronous culture. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 1957, vol. 69, pp. 149–165. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(57\)90482-4](https://doi.org/10.1016/0003-9861(57)90482-4)
 16. Hu Q. Environmental effects on cell composition. In: *Handbook of Microbial Culture. Biotechnology and Applied Phycology*. 2nd edition / A. Richmond,

- Q. Hu (Eds). Chichester : Wiley Blackwell, 2013, pp. 114–122.
17. Ishaq A., Peralta H. M. M., Basri H. Bioactive compounds from green microalga *Scenedesmus* and its potential applications: A brief review. *Journal of Tropical Agricultural Science*, 2016, vol. 39, iss. 1, pp. 1–16.
 18. Jena J., Nayak M., Panda H. S., Pradhan N., Sarika C., Panda P. K., Rao B. V. S. K., Prasad R. B. N., Sukla L. B. Microalgae of Odisha coast as a potential source for biodiesel production. *World Environment*, 2012, vol. 2, no. 1, pp. 11–16. <https://doi.org/10.5923/j.env.20120201.03>
 19. Jo S.-W., Hong J. W., Do J. -M., Na H., Kim J.-J., Park S.-I., Kim Y.-S., Kim I.-S., Yoon H.-S. Nitrogen deficiency-dependent abiotic stress enhances carotenoid production in indigenous green microalga *Scenedesmus rubescens* KNUA042, for use as a potential resource of high value products. *Sustainability*, 2020, vol. 12, iss. 13, art. 5445 (25 p.). <https://doi.org/10.3390/su12135445>
 20. Levasseur W., Perré P., Pozzobon V. A review of high value-added molecules production by microalgae in light of the classification. *Biotechnology Advances*, 2020, vol. 41, art. 107545 (21 p.). <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2020.107545>
 21. Mayeli S. M., Nandini S., Sarma S. S. S. The efficacy of *Scenedesmus* morphology as a defense mechanism against grazing by selected species of rotifers and cladocerans. *Aquatic Ecology*, 2004, vol. 38, iss. 4, pp. 515–524. <https://doi.org/10.1007/s10452-005-0329-9>
 22. Muluye A., Sali B., Bahta B., Melese B., Girma B., Kebede M., Kebede M., Suresh A. Potential of human urine as a nutrient medium for the biomass production of microalga *Scenedesmus* sp. *East African Journal of Agriculture and Biotechnology*, 2021, vol. 3, no. 1, pp. 35–41. <https://doi.org/10.37284/eajab.3.1.409>
 23. Patil L., Kaliwal B. B. Microalga *Scenedesmus bajacalifornicus* BBKLP-07, a new source of bioactive compounds with *in vitro* pharmacological applications. *Bioprocess and Biosystems Engineering*, 2019, vol. 42, iss. 6, pp. 979–994. <https://doi.org/10.1007/s00449-019-02099-5>
 24. Nur Z., Mohd S., Hasnun N. I., Chia C. T., Mutalib A. The growth performance of freshwater *Chlorella* sp. and *Scenedesmus* sp. in different media. *Journal of Applied Science and Agriculture*, 2014, vol. 9, spec. iss. 11, pp. 119–125.
 25. Rahman M., Hosano N., Hosano H. Recovering microalgal bioresources: A review of cell disruption methods and extraction technologies. *Molecules*, 2022, vol. 27, iss. 9, art. 2786 (31 p.). <https://doi.org/10.3390/molecules27092786>
 26. Sandmann M., Münzberg M., Bressel L., Reich O., Hass R. Inline monitoring of high cell density cultivation of *Scenedesmus rubescens* in a mesh ultra-thin layer photobioreactor by photon density wave spectroscopy. *BMC Research Notes*, 2022, vol. 15, iss. 1, art. 54 (7 p.). <https://doi.org/10.1186/s13104-022-05943-2>
 27. Suresh A., Benor S. Microalgae-based biomass production for control of air pollutants. In: *From Biofiltration to Promising Options in Gaseous Fluxes Biotreatment. Recent Developments, New Trends, Advances, and Opportunities* / G. Soreanu, É. Dumon (Eds). Amsterdam, Netherlands ; Oxford, UK ; Cambridge, MA, US : Elsevier, 2020, pp. 345–372. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-819064-7.00017-0>
 28. Tamiya H. Mass culture of algae. *Annual Review of Plant Biology*, 1957, vol. 8, pp. 309–334. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.08.060157.001521>
 29. Wellburn A. R. The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology*, 1994, vol. 144, iss. 3, pp. 307–313. [https://doi.org/10.1016/s0176-1617\(11\)81192-2](https://doi.org/10.1016/s0176-1617(11)81192-2)
 30. Zhang X., Wei X., Hu X., Yang Y., Chen X., Tian J., Pan T., Ding B. Effects of different concentrations of CO₂ on *Scenedesmus obliquus* to overcome sludge extract toxicity and accumulate biomass. *Chemosphere*, 2022, vol. 305, art. 135514 (10 p.). <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2022.135514>

**ESTIMATION OF THE PRODUCTION CHARACTERISTICS
AND CHEMICAL COMPOSITION OF *SCENEDESMUS RUBESCENS*
WITH VARYING AVAILABILITY OF MINERAL SUBSTRATE**

S. Gorbunova, A. Borovkov, and R. Trenkenshu

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: svetlana_8423@mail.ru

Biotechnology of microalgae is a promising field for obtaining renewable sources of biomass rich in proteins, lipids, and pigments; this makes the search for optimal cultivation conditions highly relevant. Representatives of the genus *Scenedesmus* Meyen, 1829 feature rapid growth, resistance to environmental changes, and high content of biologically active compounds, which determines their potential for use in the food, pharmaceutical, and energy industries. The aim of the study was to analyze the growth performance and photosynthetic pigment content in a culture of *Scenedesmus rubescens* (P. J. L. Dangeard) E. Kessler, M. Schafer, C. Hummer, A. Kloboucek & V. A. R. Huss, 1997 on three types of mineral nutrient media: complete Tamiya medium, its half-strength modification (Tamiya 1/2), and Bold's basal medium (BBM) (variants No. 1, 2, and 3, respectively). In the experiment, *S. rubescens* was cultured for 16 days under continuous illumination and additional carbon dioxide supply. On BBM and Tamiya medium, a high specific growth rate (μ) was recorded: 0.48 and 0.49 day⁻¹, respectively. When using Tamiya 1/2 nutrient medium, *S. rubescens* specific growth rate was lower: 0.33 day⁻¹. Linear growth on all three media was observed up to the 4th day. During this period, the cell density of *S. rubescens* in experimental variants No. 1 and 3 increased nearly 7-fold, and in variant No. 2, by 3.7 times. The maximum productivity of *S. rubescens* for the experimental variants No. 1, 2, and 3 was 0.35, 0.18, and 0.31 g dry weight·L⁻¹·day⁻¹, respectively, with no morphological changes in cells. Significant differences were revealed in the biochemical and kinetic growth characteristics of *S. rubescens* cultured on the three nutrient media. High concentrations of chlorophyll *a* and *b* were recorded in cells grown on Tamiya medium and BBM. The obtained results indicate very similar growth characteristics of *S. rubescens* for variants No. 1 and 3 during the exponential and linear growth phases. This suggests that cultivation on BBM can provide productivity and accumulation of valuable compounds comparable to those reached on Tamiya medium.

Keywords: *Scenedesmus rubescens*, Bold's basal medium, Tamiya nutrient medium, batch culture, productivity, photosynthetic pigments

УДК 593.95-11

**ЦИРКОНЫ И ТИТАНОМАГНЕТИТЫ
МОРСКОГО ЕЖА *SCAPHECHINUS GRISEUS* (MORTENSEN, 1927)
(ECHINODERMATA: ECHINOIDEA: SCUTELLOIDA)**

© 2026 г. Ю. Н. Елькин¹, С. О. Максимов², А. А. Бегун³

¹Тихоокеанский институт биоорганической химии имени Г. Б. Елякова ДВО РАН,
Владивосток, Российская Федерация

²Дальневосточный геологический институт ДВО РАН, Владивосток, Российская Федерация

³Национальный научный центр морской биологии имени А. В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток, Российская Федерация
E-mail: andrejbegun@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.07.2024; после доработки 18.11.2024;
принята к публикации 21.11.2025.

Морские ежи, представители подотряда Scutelloida, накапливают в дивертикулах минеральные частицы песчаного субстрата. Молодые особи *Scaphechinus mirabilis* A. Agassiz, 1864 выбирают и накапливают кристаллы только очень редких минералов — циркона и ильменита. В данной работе впервые определены минералы в дивертикулах родственного вида, *Scaphechinus griseus* (Mortensen, 1927), обитающего совместно с *S. mirabilis* в песчаном субстрате у южного побережья острова Русский (Японское море). Их сосуществование обусловлено общей структурой питания, включающей диатомовые водоросли и, возможно, неорганические соединения. Состав минералов в дивертикулах оказался одинаковым для двух видов рода *Scaphechinus* A. Agassiz, 1864. Проведённый анализ показал приоритет отбора циркона видом *S. mirabilis* в сравнении с *S. griseus*. Содержание оксидов минералов в донных отложениях в местах пробоотбора было небольшим. Установлено, что основной органический корм исследуемых ежей из придонного морского субстрата — диатомовые водоросли, представленные 17 видами из классов Coscinodiscophyceae (4 вида), Fragilariophyceae (2) и Bacillariophyceae (11). Среди них количественно преобладали одиночно живущие морские бентосные формы, *Navicula dumontiae* Baardseth et Taasen, 1973 ($128 \cdot 10^3$ кл.·см⁻³), и оседающие из пелагиали планктонные, *Asterionella formosa* Hassall, 1850 ($106 \cdot 10^3$ кл.·см⁻³). Обилие диатомей ($245 \cdot 10^3$ кл.·см⁻³) в прибрежных донных осадках в местах обитания морских ежей может способствовать успешному развитию в Японском море этих двух эндемичных видов эхиноидей. Полученные данные существенны для расширения знаний о трофических предпочтениях двух родственных видов морских ежей, обитающих под поверхностью песчаного морского дна.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, минералы, циркон, ферротитан, дивертикул, морской ёж

Зарывающиеся морские ежи (Echinodermata: Echinoidea: Scutellidae) занимают нишу песчаных субстратов морского дна ниже приливо-отливной зоны. Благодаря множеству хеморецепторов на кулачках определённых микроскопических игл и ножках-трубочках на обеих сторонах слегка вогнутого дискоидного эндоскелета, ежи способны распознавать вес, размер и химическую природу кормовых частиц до того, как они будут перенесены в кишечник [Ghiold, 1983]. Ежи потребляют мейобентос и детрит вместе с минеральными частицами из окружающего песчаного

субстрата [Ellers, Telford, 1984]. У животных подотряда Scutelloida имеется объёмный дивертикул, в котором они накапливают отобранные минеральные зёрна [Zachos, Ziegler, 2024; Ziegler, Barr, 2018]. Депозит наиболее тяжёлых минералов железа и оксидов кремния, широко распространённых в донных отложениях, исследователи связывали с созданием «весового пояса» у морских ежей в подвижном донном песке [Chia, 1973]. Позже появились сомнения в назначении данного балласта [Chen, Chen, 1994]. Обсуждение выявленного несоответствия привело к выводу, что способность представителей *Scaphechinus* A. Agassiz, 1864 отбирать минеральные зёрна из донных отложений для формирования «весового пояса» является результатом эволюционного развития большинства видов этого рода [Mooi, Chen, 1996]. В этой работе отмечено также, что дивертикулы крупных представителей Scutelloida — *Scaphechinus mirabilis* A. Agassiz, 1864 и *Scaphechinus griseus* (Mortensen, 1927) — были заполнены мелким песком и кристаллами (их минеральный состав остался неизвестным). Позже было установлено, что в дивертикуле *S. mirabilis* накоплен только циркон (85 объёмных %) и ильменит (15 объёмных %), хотя содержание зёрен этих минералов в донном субстрате составляло сотые доли объёмных %, то есть было на четыре порядка меньше [Елькин и др., 2012]. Возник вопрос и о возможностях ежа распознавать цирконы и ильмениты (класс железо-титановых оксидов) в донных отложениях. Способность животного сортировать минералы в кишечнике с помощью перистальтического дивертера прямой кишки и направлять их в дивертикулы выявлена ранее [Zachos, Ziegler, 2024]. Феномен требует изучения: необходимо определить неизвестные причины, дающие возможность молодежи *S. mirabilis* выбирать и дважды сортировать перед аккумулярованием именно эти редкие минералы (циркон в приоритете) из окружающего субстрата.

Появление новых знаний о физиологии морского ежа *S. mirabilis* обусловило интерес к анализу минералов из дивертикулов родственного вида, *S. griseus*, в пределах того же биогеоценоза, с использованием *S. mirabilis* в качестве «внутреннего стандарта». К сожалению, *S. griseus* не формирует популяций в донных отложениях бухты Холеная Японского моря, где были собраны изученные ежи *S. mirabilis* (вблизи разрушающихся пермских гранодиоритов Гамовского массива) [Елькин и др., 2012]. Обнаруженное сосуществование двух видов ежей в районе южного побережья острова Русский, где обнажаются пермские гранитные образования, дало возможность проанализировать минералы, накапливаемые *S. griseus*.

Цель настоящего исследования — определить состав минералов, накапливаемых *Scaphechinus griseus*, что необходимо для понимания предпочтений при выборе минералов, феномена их отбора, особенностей накопления и их роли в физиологии морского ежа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили морские ежи *S. mirabilis* и *S. griseus* (средний размер — 45 и 30 мм соответственно). По 11 экз. каждого вида собраны 31 октября 2013 г. в бухте Новый Джигит (южная часть острова Русский Японского моря) (N42.95°, E131.85°) на глубине 5–6 м (рис. 1). Проба донных осадков вместе с морскими ежами отобрана водолазами в точке обитания животных с верхнего 10-см слоя песка пластиковым стаканом объёмом 30 см³. Аналогичным образом одновременно отобрана проба донных осадков в бухте Холеная (залив Посьета Японского моря) с верхнего 10-см слоя песка на глубине 5 м. Животных фиксировали 96%-ным этанолом с последующим высушиванием на воздухе. Под бинокулярным микроскопом вручную извлекали минеральные зёрна из дивертикулов ежей. Донные осадки, представляющие собой мелкозернистый песок, также высушивали и просеивали на стандартных ситах (> 0,063 и < 0,2 мм) для получения мелкой фракции минералов, по размеру аналогичной потребляемой этими животными. Отделение фракции тяжёлых минералов проводили осаждением в тетрабромметане (удельный вес — 5 г·см⁻³), разбавляя его ацетоном. Титаномагнетиты из тяжёлой фракции

извлекали магнитом. Методика отделения, извлечения и идентификации минералов описана ранее [Елькин и др., 2012]. Минеральные зёрна определяли под бинокулярным световым микроскопом Jenaval (Carl Zeiss, Германия) при увеличении от 40х до 400х. Объёмные концентрации идентифицированных минералов рассчитывали по их известным удельным весам.

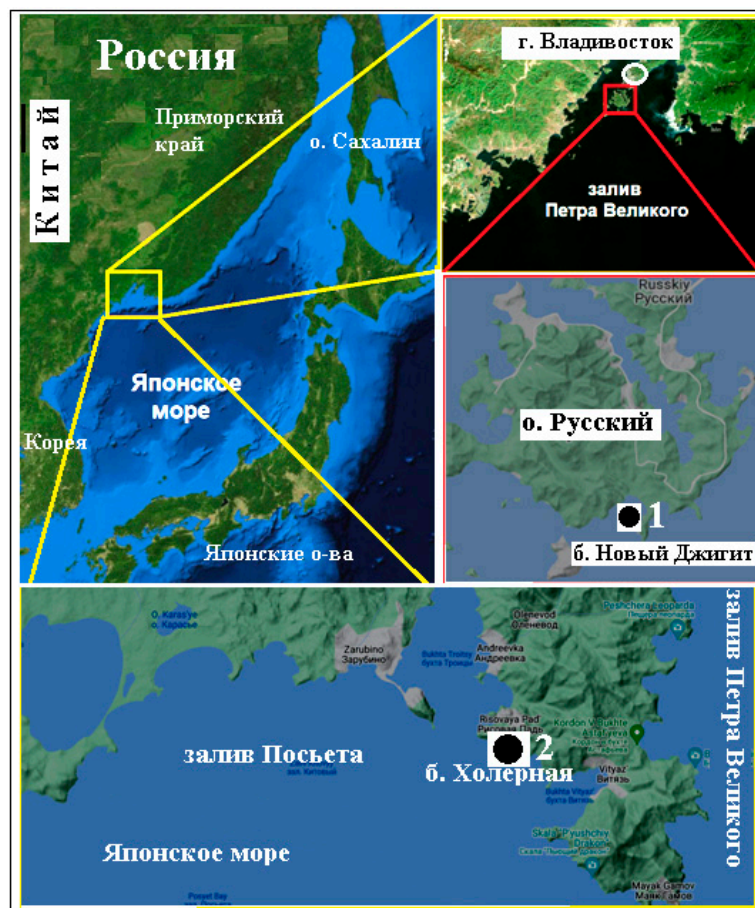


Рис. 1. Карта-схема района исследования. Точками обозначены места отбора проб морских ежей и донного грунта в бухтах Новый Джигит (1) и Холерная (2) Японского моря

Fig. 1. Schematic map of the study area. The dots mark sites of sampling of sea urchins and bottom sediment in the Novy Dzhigit Bay (1) and Kholernaya Bay (2) of the Sea of Japan

Для определения видового состава и численности диатомовых водорослей пробу песчаного грунта отмывали фильтрованной морской водой, суспендировали и фиксировали 4%-ным раствором формалина. Затем суспензию профильтровывали на 80-мкм капроновом фильтре Nitex (Sefar, Швейцария). Фракции этих смывов концентрировали методом осаждения до 4–5 мл. Камеральную и микроскопическую обработку материала проводили согласно методикам, описанным ранее [Рябушко, Бегун, 2015]. Микроводоросли определяли под световым микроскопом проходящего света Olympus BX41 с объективом UPLanF1 100х/1.30 (Япония). Для идентификации некоторых видов Bacillariophyta использовали постоянные препараты и традиционные методы очистки панцирей [Диатомовые водоросли СССР, 1974]. Видовой состав диатомей уточняли с помощью сканирующего электронного микроскопа Sigma 300 VP (Германия). Клетки микроводорослей подсчитывали в камере Горяева объёмом 0,9 мл, в пяти повторностях; численность клеток рассчитывали на 1 см³ донных осадков. Видовую принадлежность устанавливали с использованием ряда определителей и атласов, указанных в монографии [Рябушко, Бегун, 2015]. Список водорослей составлен в соответствии с ресурсом AlgaeBase [2026].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты анализа минералов в донном песке и дивертикулах морских ежей *S. mirabilis* и *S. griseus* показаны в табл. 1. Количество ферротитановых минералов (титаномагнетит и ильменит) в среде обитания этих видов в бухте Новый Джигит оказалось в 5–6 раз больше, чем таковое в ранее изученной бухте Холерная [Елькин и др., 2012], а количество циркона, наоборот, немного меньше. Минеральный состав отложений из проб, отобранных вблизи острова Русский и в бухте Холерная, отличается только по количественному соотношению титаномагнетита и ильменита. Животные обоих видов выбирали 4 из 11 минералов размерной фракции 0,063–0,2 мм. Состав минералов, накопленных ежами двух видов, идентичен, однако у *S. griseus* 5/6 минералов составляли титаномагнетиты и только 1/6 — циркон. Превалирование титаномагнетитов в дивертикулах обоих видов ежей, по-видимому, обусловлено высоким содержанием этих минералов в отложениях. Тот факт, что доля лёгких минералов в дивертикулах составляет всего 7–10 объёмных %, может объясняться стрессом морских ежей из-за высокой волновой активности в районе обитания.

Таблица 1. Состав минеральных частиц в донных осадках в зоне обитания морских ежей *Scaphechinus mirabilis* и *S. griseus* и в их дивертикулах, объёмные %

Table 1. Composition of mineral particles of bottom sediments in the habitat of sea urchins *Scaphechinus mirabilis* and *S. griseus* and in their diverticula, volume %

Минерал ($\leq 0,2$ мм)	Донные осадки	<i>Scaphechinus mirabilis</i>	<i>Scaphechinus griseus</i>
Кварц, полевошпатовый шпат	69,3	5,5	7,0
Скальные обломки	26,8	2,6	2
Амфибол	0,87		
Слюда	0,99		
Эпидот	1,9	1,4	1,0
Титаномагнетит	0,057	4,5	12,0
Ильменит	0,052	40,4	64,0
Циркон	0,001	45,6	14,0
Андалузит	0,006		
Кордиерит	0,004		
Титанит	0,011		

Анализ донного песка в районе местообитания морских ежей *S. mirabilis* и *S. griseus* показал наличие в нём 17 видов диатомовых водорослей из классов Coscinodiscophyceae (4 вида), Fragilariophyceae (2) и Bacillariophyceae (11): *Actinoptychus senarius* (Ehrenberg) Ehrenberg, 1843; *A. vulgaris* f. *vulgaris* Schumann, 1867; *Asterionella formosa* Hassall, 1850; *Delphineis surirella* (Ehrenberg) G. W. Andrews, 1981; *Diploneis smithii* (Brébisson) Cleve, 1894; *Fogedia finmarchica* (Cleve & Grunow) Witkowski, Metzeltin & Lange-Bertalot, 1977; *Halamphora cuneata* (Cleve) Levkov, 2009; *Lyrella clavata* (Gregory) D. G. Mann, 1990; *Lyrella lyra* (Ehrenberg) Karajeva, 1978; *L. spectabilis* (W. Gregory) D. G. Mann, 1990; *Navicula dumontiae* Baardseth et Taasen, 1973; *N. cancellata* var. *retusa* (Brébisson) Cleve, 1895; *N. perrhombus* Hustedt ex Simonsen, 1962; *Odontella aurita* (Lyngbye) C. Agardh, 1832; *Petronis monilifera* (Cleve) A. J. Stickle & D. G. Mann, 1990; *Plagiogramma staurophorum* (W. Gregory) Heiberg, 1863 и *Plagiogrammopsis vanheurckii* (Grunow) Hasle, Stosch & Syvertsen, 1983 (рис. 2). Общая плотность поселения диатомей в песке составляла 245 кл. мл^{-1} ; доминировали бентосный вид *N. dumontiae* (59 %) и планктонный *A. formosa* (25 %).

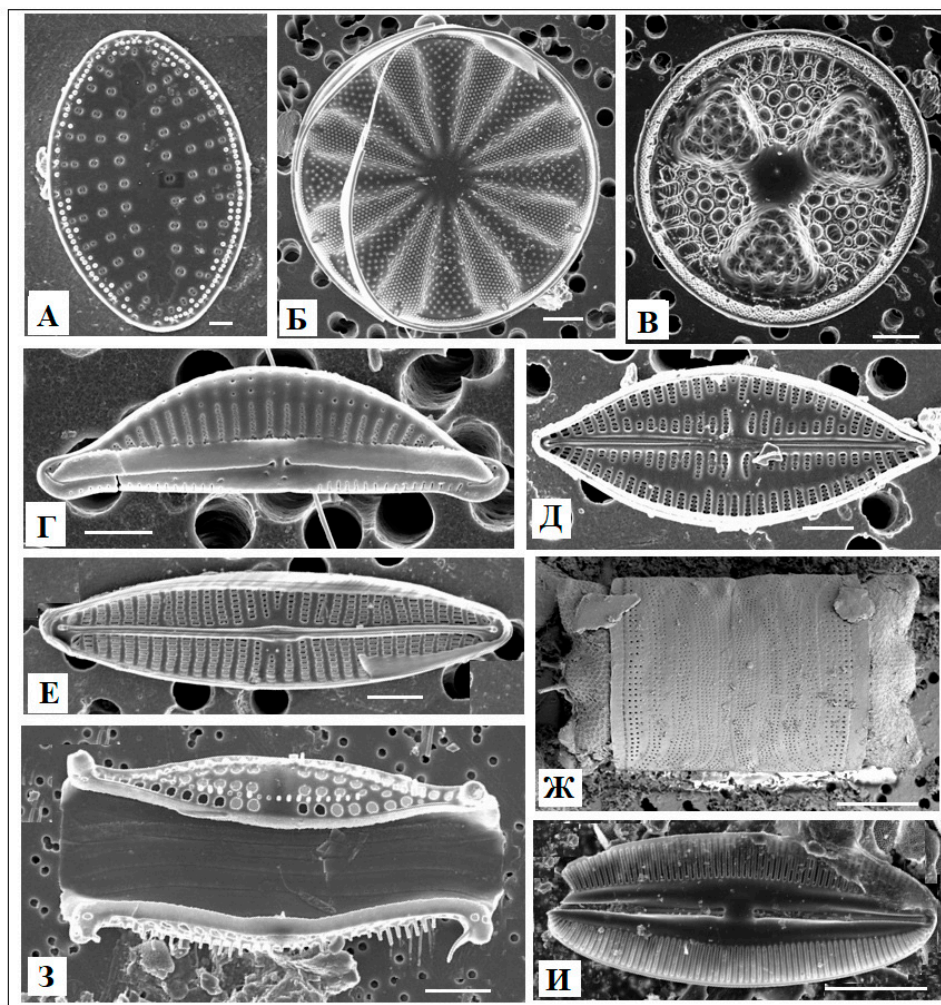


Рис. 2. Диатомовые водоросли донного песка в районе местообитания морских ежей *Scaphechinus mirabilis* и *S. griseus* (сканирующий электронный микроскоп): А — *Delphineis surirella*; Б — *Actinoptychus vulgaris* f. *vulgaris*; В — *A. senarius*; Г — *Halamphora exigua*; Д — *Fogedia finmarchica*; Е — *Navicula dumontiae*; Ж — *Odontella aurita*; З — *Plagiogrammopsis vanheurckii*; И — *Diploneis smithii*. Масштабная линейка — 1 мкм (А), 4 мкм (Б), 2 мкм (В–Ж) и 10 мкм (З, И)

Fig. 2. Diatoms in bottom sand in the habitat of sea urchins *Scaphechinus mirabilis* and *S. griseus* (a scanning electron microscope): А, *Delphineis surirella*; Б, *Actinoptychus vulgaris* f. *vulgaris*; В, *A. senarius*; Г, *Halamphora exigua*; Д, *Fogedia finmarchica*; Е, *Navicula dumontiae*; Ж, *Odontella aurita*; З, *Plagiogrammopsis vanheurckii*; И, *Diploneis smithii*. Scale bars are 1 μm (А), 4 μm (Б), 2 μm (В–Ж), and 10 μm (З, И)

ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на разницу в количественном содержании ферротитанов, морской ёж *S. mirabilis* продемонстрировал значительный консерватизм в выборе кристаллов [Dawkins, 1982]: в его дивертикуле обнаружено до 45 объёмных % циркона и столько же титаномагнетита. При этом минералов обоих типов в донных отложениях оказалось на 4 порядка меньше.

Сравнительный анализ минералов, особенно циркона, в дивертикулах исследуемых видов ежей позволяет предположить их вовлечённость в физиологические процессы *Scutelloida*. Феномен агглютинации циркона и ильменита известен также для протистов [Capotondi et al., 2019; Sabbatini et al., 2016] из осадков Адриатики. Мы предположили, что процессы, приводящие к накоплению кристаллов у простейших, могут иметь сходство с процессами, протекающими на коллагеновой поверхности кулачка миллиаровых игл *Scutelloida*. Возможно, существует и некая

неизвестная на сегодняшний день связь между электрохимическими и физическими свойствами кристаллов циркона и биохимическими и физиологическими процессами у протистов и морских ежей — далёких друг от друга в эволюционном развитии обитателей морского дна. Речь идёт о предполагаемой роли циркона в физиологии питания морского ежа *S. mirabilis* с учётом его видоспецифичного кишечного микробиома, участвующего в биовыщелачивании минеральных элементов, например К, Р, Ag и Fe [Елькин и др., 2013]. С другой стороны, накопление минералов, геохимически родственных элементам Zr и Ti, может быть обусловлено пока неизвестной их ролью в катализе биохимических процессов в дивертикулах морских ежей [Pinsino et al., 2015].

Фации морского дна при отсутствии речного стока оказались также бедны растительным и водорослевым детритом. Однако в «прибойной мельнице» береговой гальки выше исследованного места отбора ежей обитают донные диатомовые водоросли — основная группа микроскопических автотрофных организмов [Martin, Quigg, 2012]. Также донные фации являются местом оседания планктонных диатомей в результате активной гидродинамики, из-за чего в морском прибрежье фитопланктон и микрофитобентос связаны в один эколого-флористический комплекс [Рябушко, Бегун, 2015]. Важно отметить следующее: кроме диатомовых водорослей, пищевой спектр *S. mirabilis* и *S. griseus* охватывает мейобентос; это было определено путём сравнения темпов роста молодых ежей вблизи устья реки и вдали от него [Брыков, Парыгина, 1979].

Ранее проведённое вблизи устья реки Волчанка (залив Восток Японского моря) исследование морского ежа *Echinarachnius parma* (Lamarck, 1816), занимающего одну экологическую нишу с *S. mirabilis* и *S. griseus* [Рябушко, Бегун, 2015], показало наличие в его кишечнике диатомовых водорослей, относящихся к 22 таксонам. Среди них были виды родов *Plagiogramma* R. K. Greville, 1859, *Navicula* J. V. M. Bory de Saint-Vincent, 1822, *Lyrella* N. I. Karayeva, 1978, *Halamphora* (Cleve) Z. Levkov, 2009 и *Diploneis* (C. G. Ehrenberg) P. T. Cleve, 1894, преимущественно бентосные. Несколько из зарегистрированных в указанной работе видов были найдены и нами при изучении песчаного донного грунта бухты Новый Джигит острова Русский. Как известно, для диатомей характерно высокое содержание ценных липидов, к примеру длинноцепочечных полиненасыщенных и мононенасыщенных жирных кислот, полярных липидов, триглицеридов, стероидов и оксипиринов [Мальцев и др., 2023; Yi et al., 2017]. Это определяет высокую пищевую ценность диатомовых водорослей для морских ежей в сублиторальном биотопе морей. Диатомеи, наряду с детритом и остатками макроводорослей и морских трав, являются основными компонентами органического питания *S. mirabilis* и *S. griseus* [Telford et al., 1983]. Возможно, необходимые для питания минеральные элементы морские ежи получают из кристаллов циркона и титаномагнетита, накапливающихся в их дивертикулах. Донный субстрат, в котором обитают *S. mirabilis* и *S. griseus*, состоит из разрушенных гранитоидных формаций берега, включающих данные минералы.

Заключение. Впервые определены минералы в дивертикулах зарывающихся морских ежей *Scaphechinus griseus* и *S. mirabilis*, совместно обитающих на песчаном субстрате у южного побережья острова Русский Японского моря. Установлено, что оба вида накапливают в дивертикулах исключительно редкие в субстрате морского дна минералы — цирконы и титаномагнетиты, причём *S. mirabilis* в основном аккумулирует циркон. Предположительно, одним из компонентов минерального питания для Echinodermata выступают кристаллы терригенного происхождения, накапливающиеся в дивертикулах этих видов ежей. В органическом питании *S. mirabilis* и *S. griseus* важную роль играют диатомовые водоросли. В месте обитания ежей выявлено относительно высокое обилие Bacillariophyta, что может быть рассмотрено как один из факторов их приуроченности к данному биотопу. Результаты исследования важны для понимания особенностей трофических предпочтений двух родственных видов морских ежей.

Работа выполнена на базе ЦКП РК «Морской биобанк» ННЦМБ ДВО РАН в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации № 124021900009-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Брыков В. А., Парыгина А. С. Количественные характеристики роста плоского морского ежа *Scaphechinus mirabilis* // *Биология моря*. 1979. № 4. С. 20–25. [Brykov V. A., Parygina A. S. Quantitative growth characteristics of the sand dollar *Scaphechinus mirabilis*. *Biologiya morya*, 1979, no. 4, pp. 20–25. (in Russ.)]
2. *Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные*. Т. 1 / отв. ред. А. И. Прошкина-Лавренко. Ленинград : Наука, Ленингр. отд-ние, 1974. 403 с. [*The Diatoms of the USSR. Fossil and Recent*. Vol. 1 / A. I. Proshkina-Lavrenko (Ed.). Leningrad : Nauka, Leningr. otd-nie, 1974, 403 p. (in Russ.)]
3. Елькин Ю. Н., Максимов С. О., Сафронов П. П., Зверева В. П., Артюков А. А. Селективное накопление цирконов и ильменитов в дивертикулах морского ежа *Scaphechinus mirabilis* (Agazzis, 1863) // *Доклады Академии наук*. 2012. Т. 446, № 1. С. 114–117. [Elkin Y. N., Maksimov S. O., Safronov P. P., Zvereva V. P., Artyukov A. A. Selective accumulation of zircons and ilmenites in diverticula of the sea urchin *Scaphechinus mirabilis* (Agazzis, 1863). *Doklady Akademii nauk*, 2012, vol. 446, no. 1, pp. 114–117. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/pbwfid>
4. Елькин Ю. Н., Сафронов П. П., Артюков А. А., Карабцов А. А. Деструкция минералов морского дна в кишечнике плоского морского ежа *Scaphechinus mirabilis* A. Agassiz, 1863 (Echinodea: Scutellidae) // *Доклады Академии наук*. 2013. Т. 453, № 4. С. 461–465. [Elkin Y. N., Safronov P. P., Artyukov A. A., Karabtsov A. A. Destruction of seabed minerals in the intestine of the sand dollar *Scaphechinus mirabilis* A. Agassiz, 1863 (Echinodea: Scutellidae). *Doklady Akademii nauk*, 2013, vol. 453, no. 4, pp. 461–465. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/s0869565213340240>
5. Мальцев Е. И., Кривова З. В., Мальцева С. Ю., Куликовский М. С. Разнообразие жирных кислот диатомовых водорослей // *Вопросы современной альгологии*. 2023. № 2 (32). С. 189–191. [Maltsev Ye. I., Krivova Z. V., Maltseva S. Yu., Kulikovskiy M. S. Fatty acids diversity of diatoms. *Voprosy sovremennoi al'gologii*, 2023, no. 2 (32), pp. 189–191. (in Russ.)]. [https://doi.org/10.33624/2311-0147-2023-2\(32\)-189-191](https://doi.org/10.33624/2311-0147-2023-2(32)-189-191)
6. Рябушко Л. И., Бегун А. А. *Диатомовые водоросли микрофитобентоса Японского моря*. Севастополь ; Симферополь : Н.Орианда, 2015. Т. 1. 288 с. [Ryabushko L. I., Begun A. A. *Diatoms of Microphytobenthos of the Sea of Japan*. Sevastopol ; Simferopol : N.Orianda, 2015, vol. 1, 288 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/7924>
7. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway / M. D. Guiry, G. M. Guiry (Eds) : [site], 2026. URL: <http://www.algaebase.org> [accessed: 21.01.2026].
8. Capotondi L., Mancin N., Cesari V., Dinelli E., Ravaioli M., Riminucci F. Recent agglutinated foraminifera from the North Adriatic Sea: What the agglutinated tests can tell. *Marine Micropaleontology*, 2019, vol. 147, pp. 25–42. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2019.01.006>
9. Chen C.-P., Chen B.-Y. Diverticulum sand in a miniature sand dollar *Sinaechinocyamus mai* (Echinodermata: Echinoidea). *Marine Biology*, 1994, vol. 119, iss. 4, pp. 605–609. <https://doi.org/10.1007/bf00354324>
10. Chia F.-S. Sand dollar: A weight belt for juveniles. *Science*, 1973, vol. 181, no. 4094, pp. 73–74. <https://doi.org/10.1126/science.181.4094.73>
11. Dawkins R. *The Extended Phenotype. The Gene as the Unit of Selection*. Oxford ; San Francisco : W. H. Freeman, 1982, 307 p.
12. Ellers G., Telford M. Collection of food by oral surface podia in the sand dollar, *Echinarachnius parma* (Lamarck). *Biological Bulletin*, 1984, vol. 166, no. 3, pp. 574–582. <https://doi.org/10.2307/1541163>
13. Ghiold J. The role of external appendages in the distribution and life habits of the sand dollar *Echinarachnius parma* (Echinodermata: Echinoidea). *Journal of Zoology*, 1983, vol. 200, iss. 3, pp. 405–419. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1983.tb02319.x>
14. Martin R., Quigg A. Evolving phytoplankton stoichiometry fueled diversification

- of the marine biosphere. *Geosciences*, 2012, vol. 2, iss. 2, pp. 130–146. <https://doi.org/10.3390/geosciences2020130>
15. Mooi R., Chen C.-P. Weight belts, diverticula, and phylogeny of the sand dollars. *Bulletin of Marine Sciences*, 1996, vol. 58, no. 1, pp. 186–195.
 16. Sabbatini A., Negri A., Bartolini A., Morigi C., Boudouma O., Dinelli E., Florindo F., Galeazzi R., Holzmann M., Lurcock P. C., Massaccesi L., Pawlowski J., Rocchi S. Selective zircon accumulation in a new benthic foraminifer, *Psammophaga zirconia*, sp. nov. *Geobiology*, 2016, vol. 14, no. 4, pp. 404–416. <https://doi.org/10.1111/gbi.12179>
 17. Telford M., Harold A. S., Mooi R. Feeding structures, behavior and microhabitat of *Echinocyamus pusillus* (Echinoidea: Clypeasteroidea). *Biological Bulletin*, 1983, vol. 165, no. 3, pp. 745–757. <https://doi.org/10.2307/1541476>
 18. Zachos L., Ziegler G. A. Selective concentration of iron, titanium, and zirconium substrate minerals within Gregory's diverticulum, an organ unique to derived sand dollars (Echinoidea: Scutelliformes). *PeerJ*, 2024, vol. 12, art. e17178. <https://doi.org/10.7717/peerj.17178>
 19. Yi Z., Xu M., Di X., Brynjolfsson S., Fu W. Exploring valuable lipids in diatoms. *Frontiers in Marine Science*, 2017, vol. 4, art. 17 (10 p.). <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00017>
 20. Ziegler A., Barr D. J. The historical and biographical context of Gregory's diverticulum, an unusual organ in sand dollars. *Breviora*, 2018, vol. 559, iss. 1, pp. 1–18. <https://doi.org/10.3099/mcz47.1>
 21. Pinsino A., Russo R., Bonaventura R., Brunelli A., Marcomini A., Matranga V. Titanium dioxide nanoparticles stimulate sea urchin immune cell phagocytic activity involving TLR/p38 MAPK-mediated signalling pathway. *Scientific Reports*, 2015, vol. 5, iss. 1, art. 14492 (12 p.). <https://doi.org/10.1038/srep14492>

**ZIRCONS AND TITANOMAGNETITES
OF THE SEA URCHIN *SCAPHECHINUS GRISEUS* (MORTENSEN, 1927)
(ECHINODERMATA: ECHINOIDEA: SCUTELLOIDA)**

Yu. Elkin¹, S. Maksimov², and A. Begun³

¹G. B. Elyakov Pacific Institute of Bioorganic Chemistry FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation

²Far East Geological Institute FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation

³A. V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology FEB RAS, Vladivostok, Russian Federation

E-mail: andrejbegun@yandex.ru

Sea urchins, representatives of the suborder Scutelloida, accumulate in diverticula mineral particles of the sandy substrate. Juveniles of *Scaphechinus mirabilis* A. Agassiz, 1864 select and accumulate crystals of only very rare minerals: zircon and ilmenite. In this work, minerals in diverticula of the related species, *Scaphechinus griseus* (Mortensen, 1927), were determined for the first time. This species, the same as *S. mirabilis*, inhabits sandy substrate off the southern coast of the Russky Island (the Sea of Japan). Their co-existence is determined by the common structure of feeding behavior, which includes feeding on diatoms and, possibly, inorganic compounds. The mineral composition in diverticula was found to be the same for the two species of the genus *Scaphechinus* A. Agassiz, 1864. Our analysis showed the priority of zircon selection by *S. mirabilis* compared to *S. griseus*. The content of mineral oxides in bottom sediments at sampling sites was low. As revealed, the main organic food of the studied sea urchins from the bottom marine substrate is diatoms, represented by 17 species from the classes Coscinodiscophyceae (4 species), Fragilariophyceae (2), and Bacillariophyceae (11). Among them, solitary marine benthic forms, *Navicula dumontiae* Baardseth et Taasen, 1973 ($128 \cdot 10^3$ cells·cm⁻³), prevailed, as well as planktonic forms settling from the pelagic zone, *Asterionella formosa* Hassall, 1850 ($106 \cdot 10^3$ cells·cm⁻³). The high abundance of diatoms ($245 \cdot 10^3$ cells·cm⁻³) in coastal bottom sediments in sea urchin habitats may contribute to the successful development of these two endemic species of echinoids in the Sea of Japan. These findings are important for expanding our understanding of the trophic preferences of two related sea urchin species living beneath the surface of the sandy seabed.

Keywords: diatoms, minerals, zircon, ferrotitanium, diverticulum, sea urchin

УДК 599.745.3-151-161.2

**СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ АКТИВНОСТИ ГРЕНЛАНДСКОГО ТЮЛЕНЯ
PAGOPHILUS GROENLANDICUS (ERXLEBEN, 1777) (CARNIVORA: PHOCIDAE)
В УСЛОВИЯХ ВОЛЬЕРНОГО СОДЕРЖАНИЯ**

© 2026 г. А. А. Зайцев, Ю. В. Литвинов, М. В. Пахомов, А. Р. Трошичев, А. П. Яковлев

Мурманский морской биологический институт Российской академии наук,
Мурманск, Российская Федерация
E-mail: yanmos@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.02.2025; после доработки 09.07.2025;
принята к публикации 21.11.2025.

Гренландский тюлень *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben, 1777), являющийся одним из наиболее распространённых видов морских млекопитающих в северных морях и играющий важную роль в экосистеме Арктического региона, остаётся недостаточно исследованным в аспекте поведенческих особенностей, в том числе в условиях неволи. Изучение сезонных изменений активности тюленя с целью понимания его поведенческих реакций на внешние раздражители имеет существенное значение для прогнозирования адаптационных стратегий вида в изменяющейся среде обитания. Экспериментальные исследования поведения животных в условиях вольерного содержания предоставляют данные, которые трудно или невозможно получить при наблюдении в естественных условиях. Настоящая работа выполнена в аквакомплексе Мурманского морского биологического института РАН. Основным методом исследования стала регистрация отдельных поведенческих проявлений. Для оценки активности тюленей выбраны такие формы поведения, как всплытие, погружение и выход на помост. Анализ полученных данных позволил выявить закономерные различия в поведенческих паттернах гренландского тюленя на протяжении года. Исследование показало достоверные различия в поведенческой активности животного между сезонами. Наиболее значимые различия обнаружены между весенне-летним и осенне-зимним периодами. В частности, установлено снижение активности гренландского тюленя в осенне-зимний период, сопровождающееся увеличением времени пребывания на поверхности воды в холодное время года.

Ключевые слова: поведение, двигательная активность, гренландский тюлень, вольерный комплекс, условия неволи

Среди морских млекопитающих Северной Атлантики и Полярного бассейна одним из самых массовых видов является гренландский тюлень *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben, 1777) [Ерохина, 2003; Мишин, 2001; Светочев, Светочева, 2018; Lavigne, 2018]. В настоящее время его численность составляет около 7,5 млн особей в Северо-Западной Атлантике [Hammill et al., 2014] и примерно 9–11 млн в пределах всего ареала [Светочев, Светочева, 2018]. Несомненно, такая численность вида имеет существенное значение для морской экосистемы Арктики. По разным оценкам, за год в Баренцевом море гренландские тюлени съедают 3,5–5 млн т добычи; это, по мнению некоторых авторов, может быть сопоставимо с потреблением пищи такими хищниками, как атлантическая треска *Gadus morhua* (Linnaeus, 1758) и малый полосатик *Balaenoptera acutorostrata* Lacépède, 1804 [Bogstad et al., 2015; Lindstrøm et al., 2013; Nilssen et al., 1997, 2000; Nordøy et al., 2008].

Достаточно подробно для *P. groenlandicus* освещены аспекты сезонных путей миграции [Haug et al., 1994; Sergeant, 1973] и питания [Светочев, Светочева, 2009; Kapel, 2000; Mårtensson et al., 1994; Svetochева, Svetochев, 2015], проанализированы морфофизиологические параметры [Гренландский тюлень, 2001; Кавцевич, Минзюк, 2017; Кавцевич и др., 2020; Светочев, Светочева, 2018; Nordøy et al., 1993]. При этом работы, посвящённые особенностям поведения гренландских тюленей, встречаются редко: не все аспекты жизнедеятельности морских млекопитающих могут быть исследованы в естественной среде, а изучение поведения других видов тюленей не всегда даёт возможность экстраполировать собранные данные на анализируемый вид. Много вопросов по-прежнему нельзя решить при исследовании животных в естественной среде, поэтому морские млекопитающие, содержащиеся в неволе, — это всё ещё основной источник сведений для нескольких областей, включая зоопсихологию, иммунологию, биоакустику и физиологию [Corkeron, 2018]. Отметим, что содержание морских животных сопряжено с рядом трудностей, именно поэтому некоторые виды содержатся в очень ограниченном количестве в зоологических коллекциях по всему миру, но и они не всегда доступны для исследовательских целей [Haug et al., 1994]. Это относится и к гренландским тюленям: на всей территории России, по состоянию на начало 2025 г., в условиях неволи содержится только одна особь *P. groenlandicus* — в океанариуме Мурманска. Исследования, описывающие влияние погоды и других абиотических факторов на ластоногих (в условиях неволи), преимущественно связаны с изучением лежбищного поведения тюленей и мало затрагивают параметры их активности в воде [Moulton et al., 2000], хотя именно плавание является основной формой поведения гренландских тюленей.

Как правило, диапазон сезонных колебаний условий среды становится шире с повышением широты. Именно поэтому годовая ритмичность биологических процессов, в том числе поведения, наиболее ярко выражена у животных, обитающих в умеренной и арктической зонах [Gwinner, 1981]. Ластоногие, населяющие более высокие широты, имеют чётко определённые годовые циклы, и точное следование времени цикла крайне важно для их существования (особенно это касается пагофильных видов, чья жизнь тесно связана с сезонными процессами льдообразования). Сезонные изменения в поведении животного происходят вокруг ключевых событий — размножения, линьки и миграции (у некоторых видов). Изменения в поведении в это время зачастую были описаны с точки зрения уровня активности [Moulton, 1997].

Понимание поведения настоящих тюленей и изменения их активности в течение года имеет значение для прогнозирования как реакции этих животных на внешние раздражители, так и изменений в поведении, вызванных эндогенными биологическими ритмами. Многие настоящие тюлени являются очень мобильными хищниками, совершающими длительные миграции, что делает исследования их поведения ещё более актуальными.

Цель данной работы — выявить изменения поведенческой активности гренландского тюленя в течение года в условиях открытого вольерного содержания.

Задачи исследования:

- 1) оценить количественные показатели активных форм поведения гренландского тюленя в условиях неволи;
- 2) провести статистический анализ достоверности различий в количественных показателях поведения тюленя в различные сезоны;
- 3) выявить изменения различных форм поведения гренландского тюленя в зависимости от времени года на основе количественных показателей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Гренландский тюлень (лысун) *P. groenlandicus* относится к семейству настоящих тюленей Phocidae Gray, 1821, отряду хищных Carnivora Bowdich, 1821 [Млекопитающие России, 2012, 2019; Committee on Taxonomy, 2026].

В исследовании участвовали два неполовозрелых самца гренландского тюленя в возрасте одного года. Животные отловлены на льдах в горле Белого моря в апреле 2010 г., после завершения ювенильной линьки (возраст 25–30 дней). Тюлени отличались экстерьером. Так, самец по кличке Маленький имел более светлый окрас тела (рис. 1). У самца по кличке Большой брюшная сторона изобиловала пятнами, в то время как у Маленького на животе пятен практически не было.

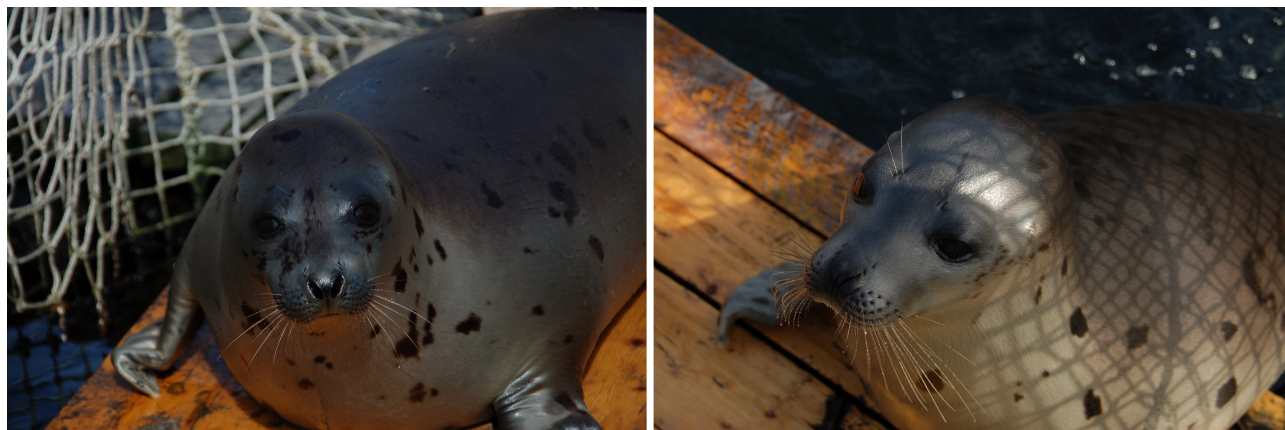


Рис. 1. Самцы гренландского тюленя — Большой (слева) и Маленький (справа)

Fig. 1. Male harp seals: Bol'shoi (literally 'Large') on the left and Malen'kii (literally 'Small') on the right

Перед началом эксперимента животных осмотрели на предмет отсутствия характерных симптомов заболеваний (отбор проб крови для выявления болезней не проводили). У тюленей не выявлено изменений состояния кожных покровов; у них отсутствовали выделения из глаз и носовой полости. Также не замечено таких поведенческих проявлений, как отказ от корма, «зависание» в воде или длительное нахождение на помосте после кормления.

Тюленей содержали в биотехническом аквакомплексе ММБИ в городе Полярном, расположенном вблизи мыса Тоня в Кольском заливе [Морские млекопитающие, 2010]. Для содержания животных использован вольер прямоугольной формы, изготовленный из полиэтиленовых труб (рис. 2), с леерными ограждениями высотой 1,5 м по периметру отсека для садка. До начала наблюдений тюлени также обитали в этом вольере на протяжении примерно года. За весь период нашей работы агрессивное взаимодействие между животными было незначительным.

Сетевой мешок (садок) длиной 8 м, шириной 4 м, глубиной подводной части 3 м, высотой надводной части 1 м и диаметром ячеи 5 см был закреплён на леерах. На дне садка находилась рамка из металлических прутьев диаметром 1 см, сваренных между собой в форме прямоугольника. Наличие этой конструкции обеспечивало вертикальное натяжение и выравнивание сети садка. Для проведения работ и отдыха животных на суше был оборудован деревянный помост с деревянной калиткой размером 1 × 1 м для удобства доступа к животному.

На одном из углов садка была установлена деревянная мачта высотой 4 м; на ней была закреплена камера видеонаблюдения с углом обзора, охватывающим всю площадь вольера. Вольерный комплекс при помощи канатов соединялся со стационарным причалом, на котором находилось лабораторное помещение с оборудованием для записи изображения с камер наблюдения. Расположенный на пирсе осветитель с лампой ДРЛ (250 Вт) позволял фиксировать поведение животных также и в ночное время. Этот осветитель работал круглосуточно на протяжении всего периода наблюдений и до его начала; он не рассматривался как раздражающий фактор, поскольку его воздействие было постоянным.

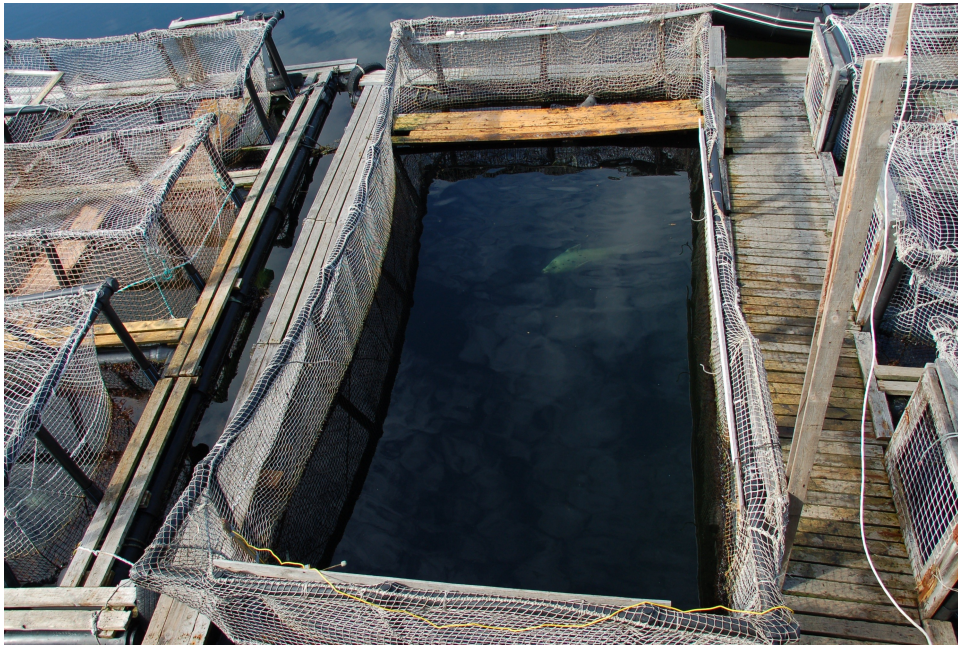


Рис. 2. Вольер для содержания гренландских тюленей, участвовавших в исследовании
Fig. 2. The aviary used to house the harp seals under the study

Для регистрации поведения использовали видеозаписывающую аппаратуру, позволяющую фиксировать все изменения активности животного за период наблюдения и выбирать в дальнейшем только интересующие нас аспекты (аналоговая чёрно-белая камера наружного наблюдения МК-08, цилиндр D 60 × 75 мм, 40 ТВЛ, 01 ЛК-F2, объектив M12). При обработке видеоматериала применён метод регистрации отдельных поведенческих проявлений. Во время наблюдения фиксировали все случаи проявления изучаемых действий [Зайцев и др., 2018; Попов, Ильченко, 1990].

Регистрировали следующие поведенческие проявления:

- нахождение животного в активном состоянии под водой (активное плавание под водой, АПВ) — животное совершает поступательные движения или удерживается на месте при помощи движения ласт, при этом ноздри находятся под водой;
- нахождение животного в активном состоянии на поверхности (активное плавание на поверхности, АНП) — животное совершает поступательные движения или удерживается на месте при помощи движения ласт, при этом ноздри находятся над поверхностью воды;
- отдых на помосте, лёжка (НП) — животное частично или полностью располагается на помосте.

В таблицу записывали время нескольких действий тюленей — регистрировали момент всплытия, момент погружения, момент выхода на помост и ухода с помоста в воду, момент начала отдыха в воде при остановке движения ласт, а также момент начала движения после отдыха в воде.

В качестве количественных характеристик двигательной активности животного использовали:

- среднюю продолжительность апноэ под водой;
- среднюю продолжительность нахождения на поверхности;
- частоту всплытий;
- долю (%) времени, проводимого тюленем под водой и на поверхности, от общего бюджета времени;
- процентное отношение нахождения на помосте и отдыха в воде от общего бюджета времени.

Поскольку особи, участвующие в исследовании, были неполовозрелыми, мы можем утверждать, что половое поведение (сезонное явление для большинства лаастоногих) наблюдать мы не могли. Таким образом, можно предположить, что наиболее значимыми поведенческими реакциями, которые связаны с биологическими процессами, имеющими сезонный характер, должны быть линька в весеннее время и миграция к местам нагула и обратно в летне-осенний период [Светочев, Светочева, 2018].

Время, предшествующее кормлению, является наиболее ярко выраженным периодом активности тюленей: животные преимущественно плавают в воде; другие формы поведения (игровое, сон и пр.) у них практически отсутствуют [Зайцев и др., 2018]. Именно поэтому для оценки сезонных изменений двигательной активности тюленей нами были взяты конкретные временные отрезки — интервалы с 09:00 до 10:00. Они были выбраны и как периоды, в которые вольере не проводили хозяйственные работы. Кормление тюленей осуществляли ежедневно два раза в день — утром (с 10:00 до 11:00) и вечером (с 17:00 до 18:00). Состав корма и его количество (4 кг в сутки на одно животное) в течение года не меняли.

Наблюдения были организованы так, чтобы по возможности охватить все сезоны, но при этом сократить объём обрабатываемых данных до статистически приемлемого. Для каждого из месяцев получена видеофиксация активности тюленей продолжительностью не менее четырёх дней. Исключением стал март 2011 г., и сведения за этот месяц представлены в диаграммах и таблицах, но не использованы при статистической обработке. По техническим причинам не удалось получить данные за сентябрь, октябрь и февраль. Всего получены видеоматериалы по временным срезам в 51 день для каждого животного. При обработке данных зарегистрированы 16 544 поведенческих акта — 7874 для тюленя Большого и 8670 для тюленя Маленького.

Полученные результаты (наблюдаемые параметры и описательная статистика) представлены в табл. 1.

Тест Шапиро — Уилка показал, что данные не относятся к нормально распределённой совокупности, поэтому для оценки статистической значимости различий между показателями поведенческой активности тюленей в разные сезоны использованы *H*-test Краскела — Уоллиса (для общего сравнения между четырьмя сезонами) и *U*-критерий Манна — Уитни (для попарного сравнения). Для их вычислений применено программное обеспечение Statistica 12 (уровень значимости $p = 0,05$). Расчёты проведены как для сравнения четырёх группирующих переменных (*H*-test), так и для попарного сравнения (*U*-критерий) [Унгурияну, Гржибовский, 2014].

Таблица 1. Параметры поведения двух тюленей (Б — Большой; М — Маленький) для каждого месяца исследования

Table 1. Behavior parameters of two harp seals (Б, Bol'shoi; М, Malen'kii) by month

Параметр	Особь	03.2011	04.2011	05.2011	06.2011	07.2011	08.2011	11.2011	12.2011	01.2012	03.2012
Активное плавание под водой (АПВ)											
Среднее (\bar{x}), с	Б	23,2	26,1	42,2	47,4	55,4	28,9	31,4	55,6	21,4	24,7
	М	22,9	27,6	31,5	27,6	38,4	29,1	36,0	35,3	32,6	25,1
Медиана, с	Б	10	14	19	19	23	19	18	30	12	14
	М	14	19	19	22	25	17	19,5	19	16	16
Мода, с	Б	9	2	7	8	11	11	7	14	7	7
	М	14	13	12	11	15	14	10	10	13	11
CV, %	Б	126	114	116	117	116	106	132	133	117	127
	М	82	89	105	87	113	106	104	121	134	95
%*	Б	80	66	83	84	84	80	51	84	58	58
	М	89	53	89	91	90	82	83	66	72	41

Продолжение на следующей странице...

Параметр	Особь	03.2011	04.2011	05.2011	06.2011	07.2011	08.2011	11.2011	12.2011	01.2012	03.2012
Количество всплываний в минуту	Б	2,1	1,8	1,2	1,1	0,9	1,7	1,3	0,9	1,9	1,8
	М	2,3	1,9	1,7	2,0	1,4	1,8	1,4	1,3	1,3	1,8
Количество регистраций	Б	250	640	432	323	333	403	216	332	469	492
	М	281	487	610	599	507	410	322	402	376	339
Активное плавание на поверхности (АНП)											
Среднее (\bar{x}), с	Б	5,7	7,4	7,6	8,8	9,0	6,6	14,5	10,4	11,8	8,9
	М	2,8	3,7	4,1	2,6	4,0	5,2	7,2	9,5	12,9	8,5
Медиана, с	Б	4	5	4	5	5	5	8	5	6	4
	М	2	3	2	2	2	3	6	8	9	7
Мода, с	Б	1	2	1	2	4	1	1	1	1	1
	М	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
CV, %	Б	109	137	106	95	97	102	115	117	124	142
	М	129	87	114	110	142	107	109	105	130	117
%*	Б	19	17	14	15	13	18	22	16	29	20
	М	11	7	11	9	9	14	17	17	28	13
Количество регистраций	Б	241	582	395	313	320	389	207	329	426	477
	М	279	445	607	596	493	392	321	401	377	312
Отдых на помосте (НП)											
Среднее (\bar{x}), с	Б	5,9	46,6	14,2	12,9	57,4	17,9	154,8	–	29,5	168,5
	М	–	231,7	2,0	7,0	11,1	27,4	–	–	–	321,0
%*	Б	1	17	3	1	3	2	27	–	13	22
	М	–	40	–	–	1	4	–	17	–	46
Количество регистраций	Б	13	92	41	7	11	18	23	–	73	27
	М	1	44	2	1	16	19	–	1	1	30
n, дней	Б, М	2	7	6	5	6	4	4	6	5	6

Примечание: * — процент от общего бюджета времени.

Note: *, share in the total time budget.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Доля общей продолжительности апноэ для двух тюленей различается незначительно (Большой — 73 %; Маленький — 74 %). Показатель АНП имеет более выраженные различия (Большой — 18 %; Маленький — 13 %), что отражается на времени нахождения тюленей в неактивном состоянии на суше. Так, Большой провёл на помосте 9 % от общего времени, а Маленький — 13 % (рис. 3).

В распределении общей продолжительности активных форм поведения и отдыха в различные месяцы года у двух животных также просматриваются определённые различия. У тюленя Большого отдых на помосте зафиксирован в девяти из десяти указанных периодов, при этом наиболее продолжительный отдых зарегистрирован в апреле и ноябре 2011 г. и январе и марте 2012 г. (табл. 1, рис. 4). Тюлень Маленький отдыхал на помосте реже, в пяти из десяти наблюдаемых периодов (апрель, июль, август и декабрь 2011 г. и март 2012 г.), но при этом продолжительность отдыха была больше (в апреле 2011 г. и марте 2012 г. — 40 и 46 % соответственно) (табл. 1, рис. 5). Общая продолжительность АНП у тюленя Большого выше не только в среднем для всего периода, но и в каждом проанализированном месяце. Исключение зафиксировано в декабре: тогда у тюленя Маленького значение показателя превышало таковое у тюленя Большого на 1 % (табл. 1, рис. 3–5).

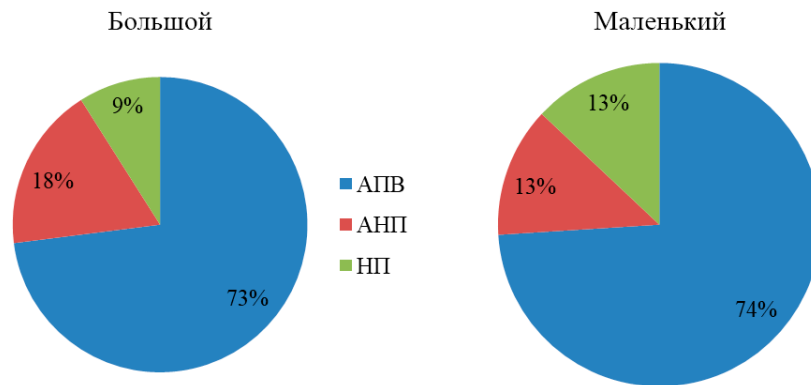


Рис. 3. Доля регистрируемых форм поведения от общего бюджета времени для двух тюленей (АНП — активное плавание на поверхности; АПВ — активное плавание под водой; НП — отдых на помосте, лёжка)

Fig. 3. The share of recorded behaviors in the total time budget for two seals (АНП, active swimming on the surface; АПВ, active swimming underwater; НП, rest on a platform, haul out behavior)

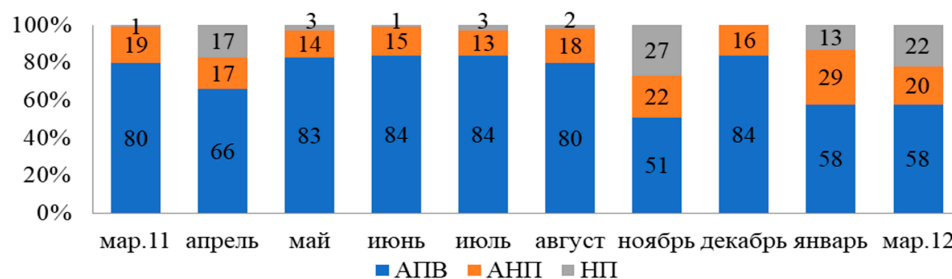


Рис. 4. Отношение регистрируемых форм поведения тюленя Большого к общему бюджету времени для каждого месяца

Fig. 4. The ratio of recorded behaviors to the total monthly time budget for the harp seal Bol'shoi

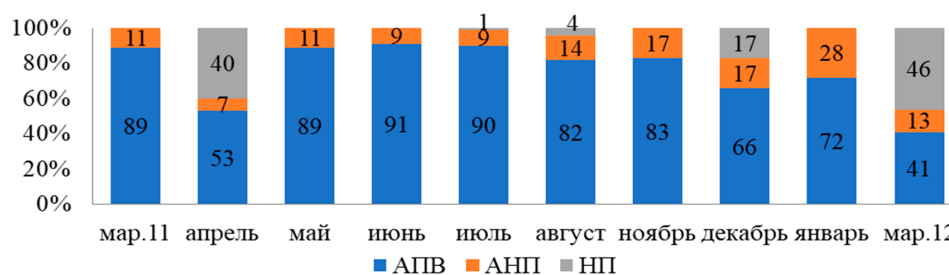


Рис. 5. Отношение регистрируемых форм поведения тюленя Маленького к общему бюджету времени для каждого месяца

Fig. 5. The ratio of recorded behaviors to the total monthly time budget for the harp seal Malen'kii

Частота всплытий показывает, сколько раз за единицу времени (1 мин) животное вынырнуло на поверхность; учитывается в том числе и момент выхода на помост. В среднем частота всплытий тюленя Большого составила 1,5 акта в минуту, а тюленя Маленького — 1,7 акта в минуту. Изменения частоты всплытий тюленей в течение года во многом сопоставимы. Так, с марта по май 2011 г. у обоих животных отмечено снижение показателя — до 1,2 и 1,7 акта в минуту. В июне у Большого снижение продолжается, а у Маленького происходит резкий всплеск, до 2 всплытий в минуту, за которым следует снижение до 1,4. Далее выявлено повышение — до 1,7 и 1,8 акта в минуту в августе у Большого и Маленького соответственно. К декабрю зарегистрировано снижение, а затем, к марту 2012 г., — повышение (рис. 6).

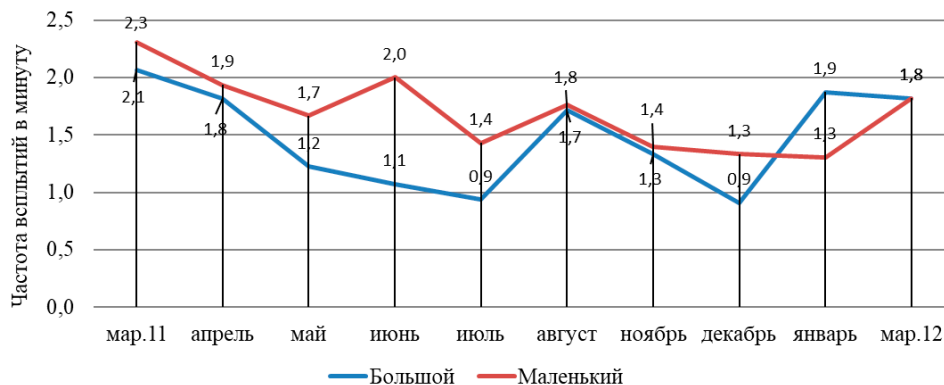


Рис. 6. Частота всплытий двух тюленей в минуту

Fig. 6. Ascent rate *per minute* for two harp seals

Отметим, что общая продолжительность апноэ у двух животных различается незначительно (в пределах 1 %), а средняя продолжительность этой формы поведения различается существенно. В среднем тюлень Большой проводил под водой около 36 с (при минимальном значении 21 с в январе и максимальном около 55 с в июле и декабре), а тюлень Маленький — 31 с (при диапазоне апноэ от 23 до 38 с). Разница в средней продолжительности АНП у двух тюленей значительнее, чем в средней продолжительности апноэ. Большой в среднем проводил на поверхности 9 с, а Маленький — 6 с. Диапазоны значений АНП — 5,7–14,5 с у первого и 2,6–12,9 с у второго (табл. 1, рис. 7, 8).

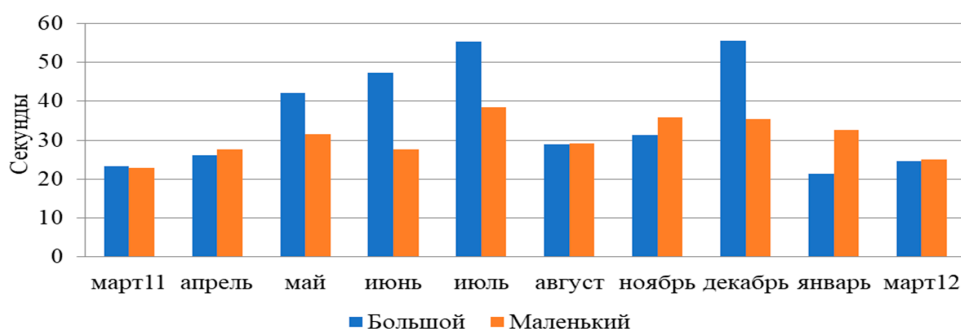


Рис. 7. Средняя продолжительность апноэ для двух тюленей

Fig. 7. The mean duration of apnea for two harp seals

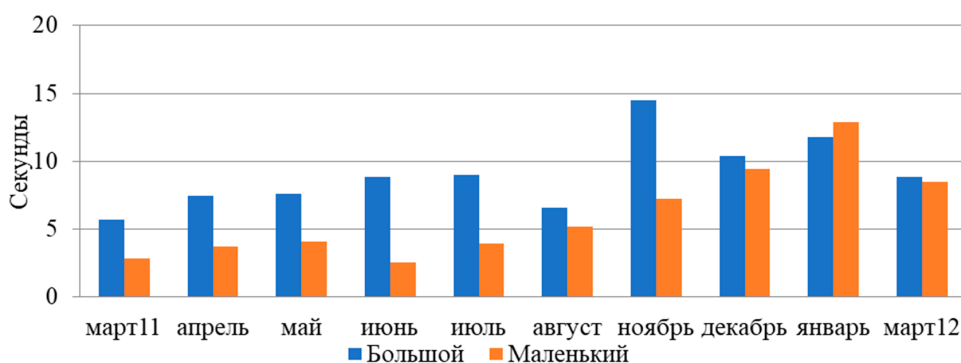


Рис. 8. Средняя продолжительность плавания на поверхности для двух тюленей

Fig. 8. The mean duration of swimming on the surface for two harp seals

Проведено сравнение результатов оценки статистической значимости показателей (p), характеризующих рассматриваемые формы поведения, для четырёх сезонов — весны, лета, осени и зимы (табл. 2).

Таблица 2. Результаты оценки статистической достоверности различий (p) между показателями разных форм поведения тюленей (Б — большой; М — маленький) для четырёх сезонов (осень представлена одним месяцем — ноябрём)

Table 2. The results of assessing the statistical significance of differences (p) between indicators of various behaviors of the harp seals (Б, Bol'shoi; М, Malen'kii) for four seasons (autumn is represented by one month, November)

Параметр	Особь	Общее для всех сезонов	Весна/лето	Весна/осень	Весна/зима	Лето/осень	Лето/зима	Осень/зима
Активное плавание под водой (АПВ)								
Среднее (\bar{x})	Б	0,0762	0,0058	0,9704	0,5000	0,2937	0,2758	0,6477
	М	0,0540	0,0227	0,0415	0,1081	0,4533	0,6780	0,9480
%*	Б	0,0127	0,0058	0,0495	0,8118	0,0032	0,1462	0,1704
	М	0,0009	0,0077	0,9115	0,2114	0,0143	0,0002	0,1333
Частота всплытий	Б	0,1923	0,4355	0,0268	0,9704	0,5518	0,3421	0,3241
	М	0,1423	0,9233	0,3170	0,1038	0,1211	0,0379	0,4727
Активное плавание на поверхности (АНП)								
Среднее (\bar{x})	Б	0,0007	0,1399	0,0106	0,0007	0,0245	0,0334	0,3961
	М	0,0004	0,6303	0,0288	0,0024	0,0032	0,0005	0,0584
%*	Б	0,1721	0,2227	0,1946	0,2666	0,1770	0,0968	0,6477
	М	0,0004	0,5421	0,0289	0,0012	0,0060	0,0009	0,3275
Нахождение на помосте (НП)								
Среднее (\bar{x})	Б	0,1929	0,1399	0,5782	0,1316	0,1936	0,9173	0,1704
	М	0,1018	0,3690	0,1110	0,1266	0,1770	0,2993	0,6477
%*	Б	0,0519	0,0200	0,5047	0,0956	0,1096	0,7555	0,2149
	М	0,0970	0,3521	0,1110	0,1266	0,1770	0,2758	0,6477

Примечание: * — процент от общего бюджета времени. Полу жирным шрифтом выделены значения $p < 0,05$.

Note: *, share in the total time budget. Values of $p < 0.05$ are highlighted in bold.

Для обоих животных выявлены значимые различия в средней продолжительности АПВ в весенний и летний периоды. У второго тюленя также установлены достоверные различия между весной и осенью. Статистически значимых различий между всеми четырьмя сезонами не обнаружено ни для одного из животных. Доля АПВ от общего бюджета времени различается для таких периодов, как весна/лето и лето/осень, у обоих тюленей, при этом у Большого отмечены различия между весной и осенью, а у Маленького — между летом и зимой. Достоверность различий в общем значении АПВ существенна для обоих животных. Показатель частоты всплытий в большинстве случаев не имел достоверных различий; исключения — весна/осень для тюленя Большого и лето/зима для Маленького (табл. 2).

Картина характеристик АНП была другой. Так, средняя продолжительность пребывания на поверхности обоих животных не имела статистически значимых различий между периодами весна/осень и осень/зима, при этом у тюленя Большого доля АНП от общего бюджета времени не имела достоверных различий для всех четырёх сезонов, а у тюленя Маленького таких различий не было только между периодами весна/лето и осень/зима, как и в случае со средней продолжительностью АНП (табл. 2).

Два параметра НП — средняя продолжительность и % от общего времени — практически не имели достоверных различий. Исключение — различия в доле этой формы поведения от общего бюджета времени между весенним и летним сезонами у тюленя Большого (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Временной срез для данной работы выбран не случайно: именно перед утренним кормлением у тюленей отмечают максимальную степень двигательной активности [Зайцев, 2011; Кавцевич и др., 2007], что обусловлено повышенной пищевой мотивацией (вследствие продолжительного голодания между вечерним и утренним кормлениями). В отличие от поведения в другие периоды, поведение тюленей в это время преимущественно представляет собой плавание по кругу, что, в свою очередь, выражается в большей сгруппированности данных в этот период активности, чем в другие. Именно в связи с вышеуказанным общая доля активности первого и второго животных в представленных данных составляет 91 и 87 % (см. рис. 3).

Больше всего времени под водой оба тюленя проводили весной и летом; исключение — периоды линьки (апрель 2011 г. и март 2012 г.), когда существенную часть бюджета времени занимала лёжка на помосте. Продолжительность АНП увеличивалась именно в осенне-зимний период (рис. 4, 5). Хотя доля активных форм поведения в летние месяцы выше, уменьшение частоты всплытий говорит о том, что животные начинают вести себя менее подвижно. У обоих тюленей значение показателя сокращается с марта по июль, повышается в августе и идёт на снижение в осенний сезон. Активность двух животных в зимний период не одинакова.

Рассматривая средние показатели активности животного (АПВ и АНП), необходимо отметить: как и в случае с частотой всплытий, значения этих параметров резко выделяются в августе (рис. 7, 8), и прежде всего это касается тюленя Большого. С марта по июль АПВ у обоих животных имеет тенденцию к увеличению; в августе происходит снижение. При сопоставлении полученных значений с частотой всплытия и с общей долей плавания получается интересная картина: при сохранении общей доли активности тюлени становятся более энергичными, чаще ныряют, проводят под водой меньше времени между всплытиями. Различия в средней продолжительности апноэ у животных связаны, по-видимому, с их индивидуальными особенностями. Так, её колебания у тюленя Маленького кажутся менее существенными, чем у Большого, что выражается в том числе в значениях ранее рассмотренного показателя суммарной продолжительности АПВ от всего бюджета времени. Возможно, такая картина является результатом разницы в физических характеристиках исследуемых животных: тюлень Большой крупнее Маленького [(43,5 ± 0,2) кг vs. (40 ± 0,2) кг].

Что касается средней продолжительности АНП, то здесь прослеживается разграничение между весенне-летним и осенне-зимним периодами. У обоих животных средняя продолжительность АНП почти вдвое выше в осенне-зимний сезон, чем в весенне-летний. Значение показателя растёт вплоть до января 2012 г. и снижается к марту, что говорит о том, что увеличение средней продолжительности нахождения на поверхности воды — это именно сезонное проявление. Сопоставив параметры средней температуры воды и воздуха за указанные периоды, мы обнаружили, что в ноябре температура воздуха становится ниже температуры воды. С увеличением этого разрыва к январю повышается средняя продолжительность АНП, а в марте происходит обратный процесс (рис. 9). Таким образом, несмотря на сопоставимые значения температуры воды между весенне-летним и осенне-зимним периодами, различия в средней продолжительности нахождения тюленей на поверхности воды выражены существенно. При сравнении средней продолжительности АНП с частотой всплытий отмечена обратная зависимость между этими параметрами.

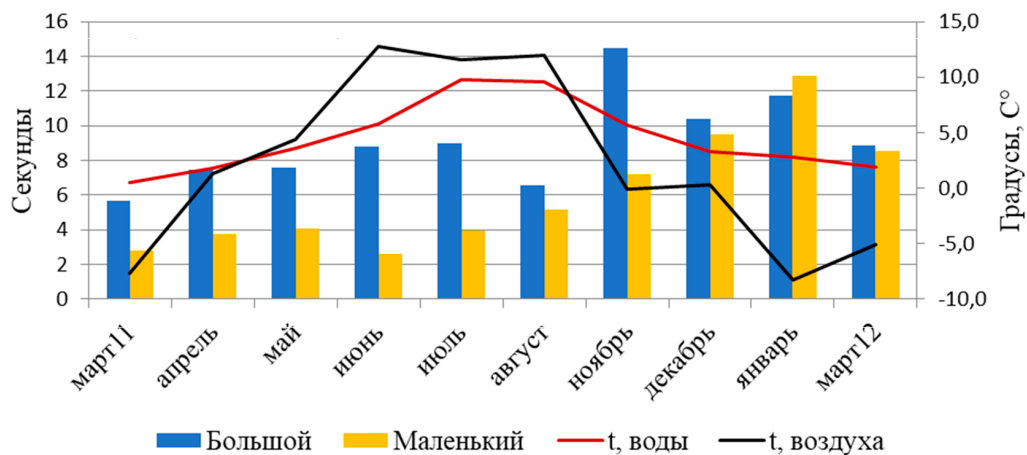


Рис. 9. Средняя продолжительность плавания на поверхности для двух тюленей и графики температуры воды и воздуха

Fig. 9. The mean duration of swimming on the surface for two harp seals with graphs of water and air temperatures

НП (лётка) считается довольно вариативной формой поведения, во многом зависящей от физических и физиологических особенностей конкретной особи, которые выражаются в том числе в силе реакции на изменения внешней среды [Зайцев и др., 2018; Кавцевич и др., 2007; Moulton et al., 2000]. Изначально мы предполагали, что эта форма поведения будет встречаться преимущественно весной, когда у гренландских тюленей происходит линька. Полученные данные говорят о том, что наши предположения были верны лишь отчасти. Действительно, весной у обоих животных прослеживаются чётко выраженные продолжительные периоды лёжки. Тем не менее отмечено, что в течение года тюлени также выходили на помост, при этом в ноябре и январе у Большого, а также в декабре у Маленького поведение было сопоставимо с таковым в весенние месяцы. В случае с индивидуальными особенностями вырисовывается следующая картина: тюлень Маленький реже в течение года выходил на помост (в пяти месяцах из десяти), но при этом на более продолжительные периоды времени. У тюленя Большого ситуация обратная: выходы на помост были более частыми (в девяти месяцах из десяти), но менее продолжительными.

Для сравнения поведения животных в различные сезоны мы обратились к статистическим критериям. Они показали, что достоверными можно назвать различия между весенним и летним периодами для средней продолжительности апноэ и для доли АПВ от общего бюджета времени для обоих тюленей. По-видимому, это связано с тем, что в летний сезон больше всего времени животные проводили в активном плавании под водой, а в весенний — на помосте. Это же обусловило различия между летом и осенью для обоих тюленей и между летом и зимой — для Маленького. Причиной увеличения продолжительности нахождения под водой в летнее время может быть избегание гипертермии, ведь самым эффективным способом регулирования выведения тепла у гренландских тюленей можно назвать плавание.

Различия в средней продолжительности нахождения тюленей в АНП существенны между большинством сезонов. Сопоставимость такого поведения животных летом и весной, по-видимому, обусловлена отсутствием значительных колебаний этого показателя. То же самое можно сказать и про осенне-зимний сезон. Вследствие более равномерного распределения периодов нахождения тюленя Большого на помосте статистический анализ не показал достоверных различий между сезонами для доли АНП, в то время как у тюленя Маленького различия достоверны (кроме сравниваемых пар весна/лето и осень/зима).

Статистически значимых различий в продолжительности нахождения животных на помосте в зависимости от сезона выявлено не было, что обусловлено недостаточным количеством регистраций этой формы поведения.

Таким образом, можно предположить, что изменения поведения, связанные с АПВ, нахождением животного на помосте и частотой всплытий, являются более индивидуально-зависимыми параметрами, чем показатели АНП.

Выводы:

1. Анализ полученных результатов показал достоверные различия в поведенческой активности участвовавших в исследовании двух тюленей в разные сезоны. Эти изменения не были вызваны таким экзогенным фактором, как доступность пищи, поскольку питание контролировал человек.
2. Показано, что наиболее значимыми у обоих животных являются различия в поведении между весенне-летним и осенне-зимним периодами. Особенно это актуально для активного плавания на поверхности.
3. Увеличение средней продолжительности активного плавания на поверхности и снижение частоты всплытий в осенне-зимний период говорит о том, что в это время года тюлени заметно менее активны, в среднем больше времени проводят на поверхности и реже всплывают; при этом средняя продолжительность апноэ тоже снижается.
4. В дальнейших исследованиях следует обратить внимание на значительные различия в поведении животных между весенне-летним и осенне-зимним периодами. При оценке влияния на поведение тюленей в неволе различных факторов экзогенной природы необходимо по возможности учитывать данные о выявленных отличиях.

Работа выполнена при финансовой поддержке Минобрнауки РФ в рамках темы государственного задания «Териофауна арктических морей: физиология, экология и этология» [№ гос. регистрации 124013000720-4 (30.01.2024), FMEE-2024-0015].

Эксперименты с животными проведены в соответствии с Руководством Национального института здравоохранения по уходу и использованию лабораторных животных. Материалы с использованием животных одобрены комиссией по биоэтике ФГБУН «Мурманский морской биологический институт Российской академии наук» (заключение № 3 от 15.02.2024).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Гренландский тюлень: современный статус вида и его роль в функционировании экосистем Белого и Баренцева морей / отв. ред. Г. Г. Матишов. Мурманск : ООО «МИП-999», 2001. 220 с. [*Grenlandskii tyulen': sovremennyi status vida i ego rol' v funktsionirovanii ekosistem Belogo i Barentseva morei* / G. G. Matishov (Ed.). Murmansk : ООО «МИП-999», 2001, 220 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/trhqjb>
2. Ерохина И. А. К оценке современного состояния беломорской популяции гренландского тюленя (биохимические исследования) // *Современные проблемы физиологии и экологии морских животных* : сборник научных трудов / под ред. Г. Г. Матишова. Апатиты : Колеский научный центр РАН, 2003. С. 284–289. [Erokhina I. A. K otsenke sovremennogo sostoyaniya belomorskoi populyatsii grenlandskogo tyulenyaya (biokhimicheskie issledovaniya). In: *Current Problems of Physiology and Ecology of the Sea Animals* : sbornik nauchnykh trudov / G. G. Matishov (Ed.). Apatity : Kol'skii nauchnyi tsentr RAN, 2003, pp. 284–289. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/trjkaj>
3. Зайцев А. А. Структура суточного поведения гренландского тюленя в условиях вольтерного содержания // *Морские исследования экосистем Европейской Арктики* : материалы XXIX конференции молодых учёных Мурманского морского биологического института, посвящённой 140-летию со дня рождения Г. А. Ключе (Мурманск, май 2011 г.). Мурманск : ММБИ КНЦ РАН, 2011. С. 74–78. [Zaitsev A. A. Struktura sutochnogo povedeniya

- gренландского тюленя в условиях вольтерного содержания. In: *Morskije issledovaniya ekosistem Evropeiskoi Arktiki* : materialy XXIX konferentsii molodykh uchenykh Murmanskogo morskogo biologicheskogo instituta, posvyashchenoi 140-letiyu so dnya rozhdeniya G. A. Klyuge (Murmansk, Mai 2011 g.). Murmansk : ММБИ КНТс РАН, 2011, pp. 74–78. (in Russ.)]
4. Зайцев А. А., Яковлев А. П., Заволока П. А. Изменение активности гренландского тюленя (*Pagophilus groenlandicus*) в весенне-летний период в условиях вольтерного содержания // *Вестник МГТУ. Труды Мурманского государственного технического университета*. 2018. Т. 21, № 2. С. 319–327. [Zaitsev A. A., Yakovlev A. P., Zavoloka P. A. Changes in activity of harp seal (*Pagophilus groenlandicus*) in the spring–summer period in conditions of aviary keeping. *Vestnik MGTU. Trudy Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2018, vol. 21, no. 2, pp. 319–327. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/xtttsh>
 5. Кавцевич Н. Н., Ерохина И. А., Минзюк Т. В. Фагоцитарная активность лейкоцитов гренландских тюленей // *Доклады Российской академии наук. Науки о жизни*. 2020. Т. 495, № 1. С. 562–566. [Kavtsevich N. N., Erokhina I. A., Minzyuk T. V. Phagocytic activity of leukocytes in harp seals. *Doklady Rossiiskoi akademii nauk. Nauki o zhizni*, 2020, vol. 495, no. 1, pp. 562–566. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.31857/s2686738920060116>
 6. Кавцевич Н. Н., Минзюк Т. В. Возрастные особенности клеточного состава крови тюленей // *Труды ВНИРО*. 2017. Т. 167. С. 78–95. [Kavtsevich N. N., Minzyuk T. V. Age features of blood cellular composition of seals. *Trudy VNIRO*, 2017, vol. 167, pp. 78–95. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/zrqtjdj>
 7. Кавцевич Н. Н., Михайлюк А. Л., Березина И. А., Юрко А. С. Экспериментальное изучение поведения тюленей // *Экспериментальные исследования морских млекопитающих в условиях Кольского залива* / Российская академия наук, Кольский научный центр, Мурманский морской биологический институт. Апатиты : Изд-во Кольского научного центра РАН, 2007. С. 194–229. [Kavtsevich N. N., Mikhailiuk A. L., Berezina I. A., Yurko A. S. Eksperimental'noe izuchenie povedeniya tyulenei. In: *Eksperimental'nye issledovaniya morskikh mlekopitayushchikh v usloviyakh Kol'skogo zaliva*. Rossiiskaya akademiya nauk, Kol'skii nauchnyi tsentr, Murmanskii morskoi biologicheskii institut. Apatity : Izd-vo Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN, 2007, pp. 194–229. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/trjjlj>
 8. Мишин В. Л. Распространение // *Гренландский тюлень: современный статус вида и его роль в функционировании экосистем Белого и Баренцева морей* / отв. ред. Г. Г. Матишов. Мурманск : ООО «МИП-999», 2001. С. 13–16. [Mishin V. L. Rasprostranenie. In: *Grenlandskii tyulen': sovremennyi status vida i ego rol' v funktsionirovanii ekosistem Belogo i Barentseva morei* / G. G. Matishov (Ed.). Murmansk : ООО «МИП-999», 2001, pp. 13–16. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/trhqjb>
 9. *Млекопитающие России* : систематико-географический справочник / под ред. И. Я. Павлинова, А. А. Лисовского. Москва : Тов-во научных изданий КМК, 2012. 604 с. (Исследования по фауне Советского Союза : сборник трудов Зоологического музея МГУ ; т. 52). [*The Mammals of Russia* : a taxonomic and geographic reference / I. Ya. Pavlinov, A. A. Lisovsky (Eds). Moscow : KMK Scientific Press, 2012, 604 p. (Issledovaniya po faune Sovetskogo Soyuz : sbornik trudov Zoologicheskogo muzeya MGU ; vol. 52). (in Russ.)]
 10. *Млекопитающие России: список видов и прикладные аспекты*. Москва : Тов-во научных изданий КМК, 2019. 191 с. (Исследования по фауне Советского Союза : сборник трудов Зоологического музея МГУ ; т. 56). [*Mammals of Russia: Species List and Applied Issues*. Moscow : KMK Scientific Press, 2019, 191 p. (Issledovaniya po faune Sovetskogo Soyuz : sbornik trudov Zoologicheskogo muzeya MGU ; vol. 56). (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/kekuuc>
 11. *Морские млекопитающие в биотехнических системах двойного назначения* : методическое пособие. Мурманск : Мурманский морской биологический институт Кольского НЦ РАН, 2010. 131 с. [*Morskije mlekopitayushchie v biotekhnicheskikh sistemakh dvoynogo naznacheniya* : metodicheskoe posobie. Murmansk : Murmanskii morskoi biologicheskii institut Kol'skogo NTs RAN, 2010, 131 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/vmohvt>

12. Попов С. В., Ильченко О. Г. *Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе*. Москва : Изд-во Московского зоопарка, 1990. 77 с. [Popov S. V., Il'chenko O. G. *Metodicheskie rekomendatsii po etologicheskim nablyudeniya za mlekopitayushchimi v nevole*. Moscow : Izd-vo Moskovskogo zooparka, 1990, 76 p. (in Russ.)]
13. Светочев В. Н., Светочева О. Н. Экология питания гренландского тюленя весной в Белом море // *Доклады Академии наук*. 2009. Т. 429, № 4. С. 571–573. [Svetochev V. N., Svetочева O. N. Ecology of the harp seal feeding in spring in the White Sea. *Doklady Akademii nauk*, 2009, vol. 429, no. 4, pp. 571–573. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/kygofp>
14. Светочев В. Н., Светочева О. Н. *Гренландский тюлень: биология, экология, промысел* / отв. ред. Н. Н. Кавцевич. Апатиты : Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, 2018. 174 с. [Svetochev V. N., Svetочева O. N. *The Harp Seal: Biology, Ecology, Harvesting* / N. N. Kavtsevich (Ed.). Apatity : Murmanskii morskoi biologicheskii institut KNTs RAN, 2018, 174 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/xyibox>
15. Унгурияну Т. Н., Гржибовский А. М. Сравнение трёх и более независимых групп с использованием непараметрического критерия Краскела – Уоллиса в программе Stata // *Экология человека*. 2014. № 6. С. 55–58. [Unguryanu T. N., Grjibovski A. M. Analysis of three independent groups using non-parametric Kruskal–Wallis test in Stata software. *Ekologiya cheloveka*, 2014, no. 6, pp. 55–58. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/sepulv>
16. Bogstad B., Gjørseter H., Haug T., Lindstrøm U. A review of the battle for food in the Barents Sea: Cod vs. marine mammals. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2015, vol. 3, art. 29 (17 p.). <https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00029>
17. Committee on Taxonomy. 2026. *List of Marine Mammal Species and Subspecies* / Society for Marine Mammalogy : [site], 2026. URL: <https://marinemammalscience.org/> [accessed: 09.01.2026].
18. Corkeron P. Captivity. In: *Encyclopedia of Marine Mammals*. 3rd edition / B. Würsig, J. G. M. Thewissen, K. M. Kovacs (Eds). London ; San Diego, CA ; Cambridge, MA : Academic Press, 2018, pp. 161–164. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-804327-1.00084-4>
19. Gwinner E. Annual Rhythms: Perspective. In: *Biological Rhythms* / J. Aschoff (Ed.). Boston, MA : Springer, 1981, pp. 381–389. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6552-9_20
20. Hammill M. O., Stenson G. B., Mosnier A., Doniol-Valcroze T. *Abundance Estimates of Northwest Atlantic Harp Seals and Management Advice for 2014*. Ottawa : Fisheries and Ocean Canada, 2014. 33 p. (DFO. Canadian Science Advisory Secretariat. Research Document ; 2014/022).
21. Haug T., Nilssen K. T., Øien N., Potelov V. Seasonal distribution of harp seals (*Phoca groenlandica*) in the Barents Sea. *Polar Research*, 1994, vol. 13, no. 2, pp. 163–172. <https://doi.org/10.3402/polar.v13i2.6690>
22. Kapel F. O. Feeding habits of harp and hooded seals in Greenland waters. In: *Minke Whales, Harp and Hooded Seals: Major Predators in the North Atlantic Ecosystem* / G. A. Víkingsson, F. O. Kapel (Eds). Tromsø : North Atlantic Marine Mammal Commission, 2000, pp. 50–64. (NAMMCO Scientific Publications : vol. 2). <https://doi.org/10.7557/3.2971>
23. Lavigne D. M. Harp seal: *Pagophilus groenlandicus*. In: *Encyclopedia of Marine Mammals*. 3rd edition / B. Würsig, J. G. M. Thewissen, K. M. Kovacs (Eds). London ; San Diego, CA ; Cambridge, MA : Academic Press, 2018, pp. 455–457. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-804327-1.00146-1>
24. Lindstrøm U., Nilssen K. T., Pettersen L. M. S., Haug T. Harp seal foraging behaviour during summer around Svalbard in the northern Barents Sea: Diet composition and the selection of prey. *Polar Biology*, 2013, vol. 36, iss. 3, pp. 305–320. <https://doi.org/10.1007/s00300-012-1260-x>
25. Mårtensson P. E., Nordøy E. S., Blix A. S. Digestibility of crustaceans and capelin in harp seals (*Phoca groenlandica*). *Marine Mammal Science*, 1994, vol. 10, iss. 3, pp. 325–331. <https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.1994.tb00486.x>
26. Moulton V. D. *Activity and Haul out Behaviour of Captive Harp Seals (Pagophilus groenlandicus)*. Masters thesis / Department of Biology, Memorial University of Newfoundland. St. John's, Newfoundland, 1997, 142 p. <https://hdl.handle.net/20.500.14783/4030>
27. Moulton V. D., Miller E. H., Ochoa-Acuña H. Haulout behaviour of captive harp seals

- (*Pagophilus groenlandicus*): Incidence, seasonality, and relationships to weather. *Applied Animal Behaviour Science*, 2000, vol. 65, iss. 4, pp. 367–378. [https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(99\)00062-3](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(99)00062-3)
28. Nilssen K. T., Haug T., Grotnes P. E., Potelov V. Seasonal variation in body condition of adult Barents Sea harp seals (*Phoca groenlandica*). *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 1997, vol. 22, pp. 17–25. <https://doi.org/10.2960/j.v22.a1>
29. Nilssen K. T., Pedersen O. P., Folkow L. P., Haug T. Food consumption estimates of Barents Sea harp seals. In: *Minke Whales, Harp and Hooded Seals: Major Predators in the North Atlantic Ecosystem* / G. A. Víkingsson, F. O. Kapel (Eds). Tromsø : North Atlantic Marine Mammal Commission, 2000, pp. 9–27. (NAMMCO Scientific Publications : vol. 2). <https://doi.org/10.7557/3.2968>
30. Nordøy E. S., Aakvaag A., Larsen T. S. Metabolic adaptations to fasting in harp seal pups. *Physiological Zoology*, 1993, vol. 66, no. 6, pp. 926–945. <https://doi.org/10.1086/physzool.66.6.30163747>
31. Nordøy E. S., Folkow L. P., Potelov V., Prischemikhin V., Blix A. S. Seasonal distribution and dive behaviour of harp seals (*Pagophilus groenlandicus*) of the White Sea–Barents Sea stock. *Polar Biology*, 2008, vol. 31, iss. 9, pp. 1119–1135. <https://doi.org/10.1007/s00300-008-0453-9>
32. Sergeant D. E. Transatlantic migration of a harp seal, *Pagophilus groenlandicus*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1973, vol. 30, no. 1, pp. 124–125. <https://doi.org/10.1139/f73-020>
33. Svetocheva O. N., Svetochev V. N. Analysis of seasonality in trophic relationships of true seals (Phocidae) in the White Sea. *Czech Polar Reports*, 2015, vol. 5, no. 2, pp. 230–240. <https://doi.org/10.5817/cpr2015-2-20>

**SEASONAL CHANGES IN THE ACTIVITY OF THE HARP SEAL
PAGOPHILUS GROENLANDICUS (ERXLEBEN, 1777) (CARNIVORA: PHOCIDAE)
IN AN AVIARY**

A. Zaitsev, Yu. Litvinov, M. Pakhomov, A. Troshichev, and A. Yakovlev

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

E-mail: yanmos@yandex.ru

The harp seal *Pagophilus groenlandicus* (Erxleben, 1777) is one of the most common marine mammals in the northern seas and plays an important role in ecosystem of the Arctic region. At the same time, this species remains insufficiently studied in terms of behavioral features, particularly in captivity. The analysis of seasonal changes in the harp seal activity aimed at understanding its behavioral responses to external stimuli is essential for predicting the species adaptation strategies in a changing habitat. Experimental surveys of animal behavior in an aviary provide data that is hard or impossible to obtain under natural conditions. This work was carried out in the aquatic complex of the Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences. The main research method was the registration of individual behavioral manifestations. To assess the activity of the harp seals, we selected three behaviors: surfacing, diving, and going to a platform. The analysis of the obtained data allowed revealing consistent differences in the behavioral patterns of the harp seals throughout the year. The study showed statistically reliable differences in the behavioral activity of the animal between seasons. The most significant differences were recorded between the spring–summer period and autumn–winter one. In particular, a drop in the harp seal activity in the autumn–winter period was noted, accompanied by an increase in the time spent on the water surface during the cold season.

Keywords: behavior, motor activity, harp seal, aviary complex, captivity

UDC 582.261.1-14

**THE FINE CELL MORPHOLOGY OF A DIATOM
SKELETONEMA COSTATUM (GREVILLE) CLEVE, 1873
(BACILLARIOPHYTA: THALASSIOSIRALES)
AND ITS ECOLOGICAL SIGNIFICANCE**

© 2026 **A. Lifanchuk and A. Mikaelyan**

Shirshov Institute of Oceanology of RAS, Moscow, Russian Federation

E-mail: lifanchuk.anna@mail.ru

Received 26.05.2025; revised 15.07.2025;

accepted 21.11.2025.

The appearance of thin threads attached to *Skeletonema* spp. cells is a relatively uncommon and poorly understood phenomenon. *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve, 1873 forming silicified threads less than 0.2 μm in diameter and up to 50 in length has been studied for the first time in the Black Sea. The effect of various concentrations of silicic acid (DSi) on fine morphology of cells was investigated, and an assumption about the ecological significance of this phenomenon was put forward. As shown, the formation of highly silicified threads requires DSi concentration $> 2 \mu\text{M}$. One of the ecological roles of threads may be the formation of a protective barrier decreasing the grazing of *S. costatum* cells by tintinnids. Another possible ecological role of threads is as follows: they may promote the formation of dying cell aggregates boosting the cell sinking rate. This process is considered to be one of the components of the biological carbon pump in marine ecosystems.

Keywords: silicic acid, ecological significance, morphology, *Skeletonema costatum*, threads

A centric diatom *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve, 1873 is a cosmopolitan marine species [Kooistra et al., 2008]. It often dominates the phytoplankton community [Ueno et al., 2023] and can cause red tides [Li et al., 2009; Shen et al., 2012]. In the Black Sea, *S. costatum* is widespread along the coast, especially in bays [Stelmakh et al., 2020; Yasakova et al., 2020]. It grows in mass in March and April (up to 4 million cells·L⁻¹) causing blooms, and disappears in late May [Proshkina-Lavrenko, 1955].

S. costatum belongs to the order Thalassiosirales. Some representatives of this order, for example *Thalassiosira rotula* Meunier [Tran et al., 2023] and *Thalassiosira weissflogii* (Grunow) G. A. Fryxell & Hasle [current accepted name: *Conticribra weissflogii* (Grunow) Stachura-Suchoples & D. M. Williams] [McLachlan et al., 1965; Verity, Villareal, 1986], have slime threads. The slime threads (mucilage, fibrillar appendages) are flexible fibers or threads that extend from the base of a diatom cell and can be seen under a light microscope. These threads are composed of a unique substance: β -chitin [Herth, Barthlott, 1979; McLachlan et al., 1965].

There is little data on threads for the genus *Thalassiosira* Cleve, 1873, and even less on threads for *Skeletonema* Greville, 1865 [Aké Castillo et al., 1995; Castellvi, 1969; Yamada, Takano, 1987]. The first researcher to mention ‘polar fibers’ in *S. costatum* was J. Castellvi [1969]. Polar threads have

a length of approximately 50 μm and a diameter of 0.05 μm . They are inserted exclusively into polar zones of each cell, where the valves and intercellular spines of the silicate frustule can be found. Polar threads are straight, and their number varies between six and eight.

Due to the difficulty in identifying the species, we cannot confidently classify the studied organisms as *S. costatum*. Therefore, when we refer to '*S. costatum*,' we mean a group of closely related species: *S. costatum* sensu lato [Baytut et al., 2013; Kooistra et al., 2008].

For the Black Sea *S. costatum*, the formation of threads has not been previously reported. During our research, we carried out an experiment involving natural phytoplankton. The use of nutrient-rich medium resulted in the formation of polar threads in *S. costatum*. We also examined the effect of different silicic acid concentrations on fine morphology and hypothesized the ecological significance of this phenomenon.

Experiments. Water for the test was sampled in the northeastern Black Sea, in the Blue Bay (Gelendzhik), on 4 October, 2022 (44°34'31"N, 37°58'45"E), from the sea surface (0.5–1.0 m). The samples (total volume of 19 L) were filtered through two layers of nylon gauze (mesh size of 180 μm) to remove mesozooplankton. Nutrient analyses for phosphate, silicic acid, nitrate, nitrite, and ammonia were carried out with a portable spectrophotometer Hach DR 1900 (Hach Lange, the USA) following standard photocolometric methods [Methods of Seawater Analysis, 1999; Modern Methods of Ocean Hydrochemical Investigations, 1992].

The initial concentration of dissolved silicic acid (hereinafter DSi) in the seawater used for the experiment was 4.97 μM . We needed to reduce the DSi content to a value below 1 μM to begin the test. Therefore, we added nitrate (N) and phosphate (P) to the seawater in a ratio of 23.3 : 1 and subjected a 19-L plastic bottle to moderate irradiation in a laboratory setting. After 12 days, DSi concentration dropped below 1 μM . On 14 October, the water was transferred from the initial bottle into 15 plastic containers, 800 mL each; those were placed in orbital shakers PSU-20i (Biosan, Latvia) at a temperature similar to that at the sampling station: (+20 \pm 1) °C. Irradiance was set at 65 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (photosynthetically active radiation) with a light : dark period of 16 h : 8 h. On 17 October, after three days of acclimation, the experiment was started. At the beginning, KNO_3 (N) and Na_2HPO_4 (P) were added into all variants. The starting concentrations were 14 μM for N and 1 μM for P. The N : P ratio was close to the Redfield ratio (16 : 1). After adding silicate, five variants were set with the following DSi content: < 1, 1.5, 2, 3, and 5 μM . There were three replicates of each variant.

Phytoplankton cells were counted on the first and last days. Species were identified in a 0.05-mL Nageotte counting chamber under a light microscope (Micromed, Russia) with a magnification of 200 \times . Taxonomic identification was carried out using the guideline [Identifying Marine Phytoplankton, 1997]. Current names follow AlgaeBase [2026]. Species wet biomass (in $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) was calculated from cell abundances and cell volumes estimated using best-fit cell geometries [Hillebrand et al., 1999].

Micrographs of *S. costatum* were taken under a Micromed 3 Alpha microscope equipped with a digital camera Hayear Real 4K UHD 2K 1080P (China). Scanning electron microscopes Vega 3 (Tescan, Czech Republic) and KYKY EM6X00 (KYKY Technology Co., Ltd., China) were used to examine the morphological features of *S. costatum*. Sizes of threads (length and diameter) were measured based on electron microscopy images processed in ImageJ [Schneider et al., 2012].

Fine cell morphology. In scientific literature, there are photos of various *Skeletonema* species with threads [Aké Castillo et al., 1995; Sarno et al., 2007]. Single threads have been identified in two *Skeletonema* species from the Sontecomapan Lagoon in the Gulf of Mexico [Aké Castillo et al., 1995]. These delicate structures can be damaged by acid treatment, which can explain why only a single thread was observed in each cell. Moreover, these structures are hard for electron microscopy to detect due to their small diameter, low optical resolution, or aggressive effect of acids during treatment. In field samples from the Black Sea, *S. costatum* cells with threads have not been observed (Fig. 1a). However, under our experimental conditions, threads were formed (Fig. 1b).

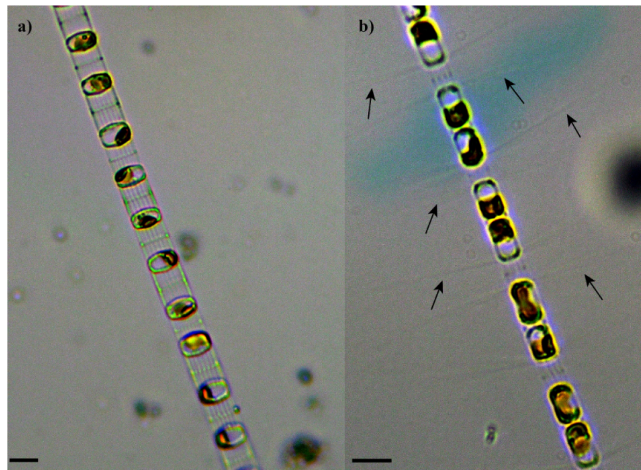


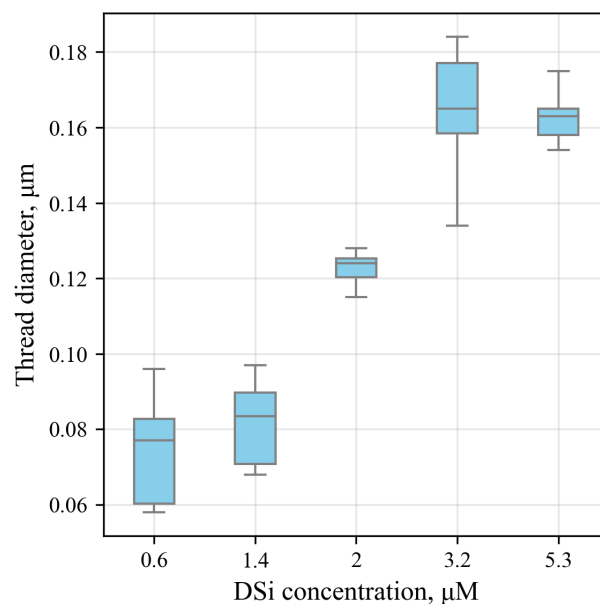
Fig. 1. *Skeletonema costatum* cell colony: a, in a field sample in April 2022 (photo by A. Fedorov); b, in an experiment in October 2022. Threads are arrowed. Scale bars are 10 μm

Рис. 1. Колония клеток *Skeletonema costatum*: а — в месте отбора проб в апреле 2022 г. (фото А. Фёдорова); б — в эксперименте в октябре 2022 г. Нити показаны стрелками. Масштабная линейка — 10 мкм

S. costatum cells averaged 4–10 μm in length and 3–8 μm in diameter. *S. costatum* threads are exceptionally delicate, and in most micrographs, they are broken. Therefore, the entire length was measured in a small number of images. The average length of a thread was $(40.3 \pm 5.3) \mu\text{m}$ (mean value \pm standard deviation) ($n = 7$). In previous studies, threads were approximately 50 μm long [Castellvi, 1969; Yamada, Takano, 1987]. We measured the diameter of threads at various DSi concentrations. The values ranged 0.058 to 0.184 μm (Fig. 2), and increased as the DSi content rose. The most significant boost occurred at DSi of 2 μM and more. It is well known that dissolved silicate is essential for the growth of diatoms. The range of growth-limiting DSi is wide (from ~ 0.5 to 94 μM), with a median of 2.2 μM [Martin-Jézéquel et al., 2000]. According to our experiment, the DSi concentration limiting the growth of *S. costatum* biomass was 0.98 μM (half-saturation constant). At the same time, twice as high DSi was required to produce highly silicified threads. Therefore, we assume that the formation of clearly visible threads can be expected only at a very high DSi content.

Fig. 2. Changes in the diameter of *Skeletonema costatum* threads at different dissolved silicic acid (DSi) content in an experiment. Box plots show minimum and maximum values, the first and third quartiles; the horizontal line inside the rectangle shows the median

Рис. 2. Изменения диаметра нитей *Skeletonema costatum* при разных концентрациях растворённой кремниевой кислоты (DSi) в эксперименте. На коробчатых диаграммах показаны минимальное и максимальное значения, 1-й и 3-й квартили; горизонтальная линия внутри прямоугольника соответствует медиане



Ecological significance. The ecological role of *S. costatum* threads is not clear. However, based on indirect data, it can be the following. During the experiment, we observed active development of a tintinnid *Eutintinnus lusus-undae* (Entz, 1885) (see Supplements 1 and 2: <https://marine-biology.ru/mbj/article/view/517>). The length of its lorica ranged 160 to 400 μm , and the oral diameter was 45 to 55 μm . This tintinnid can be found regularly throughout the Black Sea. It dominates microzooplankton during summer and autumn [Gavrilova, Dovgal, 2019], that is, during the study period. In the experiment, its abundance ranged from 0.4×10^5 to 5×10^5 ind. $\cdot\text{L}^{-1}$.

One possible function of threads could be to form a protective barrier that prevents *S. costatum* cells from grazing by tintinnids. This assumption is confirmed by the fact that the diameter of *S. costatum* with threads exceeds the oral diameter of *E. lusus-undae*. Therefore, threads can at least prevent tintinnids from ingesting these diatoms.

In our test, the direct assessment of the protective function of *S. costatum* threads was impossible due to different abundance of this species: the value varied by more than an order of magnitude in experimental variants. Thus, it was $(0.87 \pm 0.01) \times 10^5$ cells $\cdot\text{L}^{-1}$, when the DSi content was less than 2 μM , and $(27.16 \pm 0.20) \times 10^5$ cells $\cdot\text{L}^{-1}$ in variants with DSi ≥ 2 μM . In nature, there is a positive correlation between the abundance of *S. costatum* and large tintinnids [Biswas et al., 2012; Jyothibabu et al., 2006; Sathish et al., 2024]. Such a relationship suggests that in our experiment, higher abundance of tintinnids could be expected in variants with high abundance of *S. costatum*. However, there were no significant differences between *E. lusus-undae* abundance in variants with the DSi concentration < 2 μM [$(2.17 \pm 0.6) \times 10^5$ ind. $\cdot\text{L}^{-1}$] and the DSi content ≥ 2 μM [$(1.67 \pm 0.3) \times 10^5$ ind. $\cdot\text{L}^{-1}$]. This fact confirms the assumption that tintinnids could not easily graze this diatom species with threads.

Similarly, the growth rate of natural tintinnid populations in the Narragansett Bay significantly lowered during a summer bloom of various *Thalassiosira* cells with thin threads [Verity, 1986; Verity, Villareal, 1986]. Cells of diatoms without these threads were more easily accessible for tintinnids and supported their more intensive growth.

Another possible ecological role of threads is to enhance the ability to consume nutrients from the medium and increase cell buoyancy. This suggestion is based on the fact that threads make the surface of cells larger. In experiments involving *Thalassiosira fluviatilis* Hustedt, threads increased the cell surface area by a factor of 2.8. Cells without threads were found to sink 1.7 times faster than those with threads [Walsby, Xypolyta, 1977]. However, *S. costatum* threads were extremely thin and increased the surface of cells by only 3%, which does not confirm the significance of this factor. The effect of threads on cell buoyancy is quite expected. When diatom cells are lysed, they often aggregate into large flocs, drastically boosting the cell sinking rate [Kiørboe et al., 1994]. Long threads can promote faster aggregation rates, and this is essential for operating a biological carbon pump in marine ecosystems. The formation of threads in *S. costatum* was observed in monocultures or in laboratory experiments where concentrations of mineral elements were high. In nature, this phenomenon can occur under eutrophic conditions, as reported for the Mexican Gulf lagoon [Aké Castillo et al., 1995]. The appearance of cell threads in *Skeletonema* species in nature is a relatively rare phenomenon, and its ecological role is still poorly understood.

This research was carried out within the framework of the state research assignment No. FMWE-2024-0023.

Acknowledgement. We are grateful to Oksana Ocherednik for hydrochemical measurements during the experiments and Alexey Fedorov for his assistance in phytoplankton sampling. We thank Mariia Shulgina for her recommendations and advice on slide preparation for scanning electron microscopy. We sincerely thank Alexander Filippov, Antonina Kremenetskaia, and Zoya Dudnik for their help with scanning electron microscopy.

REFERENCES

1. Aké Castillo J., Meave del Castilio M. E., Hernández-Becerril D. U. Morphology and distribution of species of the diatom genus *Skeletonema* in a tropical coastal lagoon. *European Journal of Phycology*, 1995, vol. 30, iss. 2, pp. 107–115. <https://doi.org/10.1080/09670269500650871>
2. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway / M. D. Guiry, G. M. Guiry (Eds) : [site], 2026. URL: <http://www.algaebase.org> [accessed: 15.01.2026].
3. Baytut Ö., Moestrup Ø., Lundholm N., Gönülol A. Contributions to the diatom flora of the Black Sea from ultrastructural and molecular studies: New records of *Skeletonema marinoi*, *Pseudonitzschia pungens* var. *aveirensis* and *Chaetoceros tenuissimus* for the marine flora of Turkey. *Nova Hedwigia*, 2013, Bd. 96, Heft 3–4, S. 427–444. <https://doi.org/10.1127/0029-5035/2013/0093>
4. Biswas H., Gadi S. D., Ramana V. V., Bharathi M. D., Priyan R. K., Manjari D. T., Kumar M. D. Enhanced abundance of tintinnids under elevated CO₂ level from coastal Bay of Bengal. *Biodiversity and Conservation*, 2012, vol. 21, iss. 5, pp. 1309–1326. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0209-7>
5. Castellvi J. Long polar fibres of *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve. In: *Proceedings of the Sixth International Seaweed Symposium* (Santiago de Compostela, 9–13 September, 1968). Madrid : Subsecretaria de la Marina Mercante, 1969, pp. 85–88.
6. Gavrilova N. A., Dovgal I. V. *Tintinnid Ciliates (Ciliophora, Tintinnida) of the Black Sea and the Sea of Azov* / A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas. Sevastopol : IBSS, 2019, 176 p. <https://doi.org/10.21072/978-5-6042938-7-4> (in Russ.)
7. Herth W., Barthlott W. The site of β -chitin fibril formation in centric diatoms. I. Pores and fibril formation. *Journal of Ultrastructure Research*, 1979, vol. 68, iss. 1, pp. 6–15. [https://doi.org/10.1016/s0022-5320\(79\)90137-0](https://doi.org/10.1016/s0022-5320(79)90137-0)
8. Hillebrand H., Dürselen C.-D., Kirschtel D., Pollinger U., Zohary T. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology*, 1999, vol. 35, iss. 2, pp. 403–424. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1999.3520403.x>
9. *Identifying Marine Phytoplankton* / C. R. Tomas (Ed.). San Diego, CA : Academic Press, 1997, 858 p. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-693018-4.x5000-9>
10. Jyothibabu R., Madhu N. V., Jayalakshmi K. V., Balachandran K. K., Shiyas C. A., Martin G. D., Nair K. K. C. Impact of freshwater influx on microzooplankton mediated food web in a tropical estuary (Cochin backwaters – India). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2006, vol. 69, iss. 3–4, pp. 505–518. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.05.013>
11. Kiørboe T., Lundsgaard C., Olesen M., Hansen J. L. Aggregation and sedimentation processes during a spring phytoplankton bloom: A field experiment to test coagulation theory. *Journal of Marine Research*, 1994, vol. 52, no. 2, pp. 297–323.
12. Kooistra W. H. C. F., Sarno D., Balzano S., Gu H., Andersen R. A., Zingone A. Global diversity and biogeography of *Skeletonema* species (Bacillariophyta). *Protist*, 2008, vol. 159, iss. 2, pp. 177–193. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2007.09.004>
13. Li C., Zhu B., Chen H., Liu Z., Cui B., Wu J., Li B., Yu H., Peng M. The relationship between the *Skeletonema costatum* red tide and environmental factors in Hongsha Bay of Sanya, South China Sea. *Journal of Coastal Research*, 2009, vol. 25, iss. 3, pp. 651–658. <https://doi.org/10.2112/07-0967.1>
14. Martin-Jézéquel V., Hildebrand M., Brzezinski M. A. Silicon metabolism in diatoms: Implications for growth. *Journal of Phycology*, 2000, vol. 36, iss. 5, pp. 821–840. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2000.00019.x>
15. McLachlan J., McInnes A. G., Falk M. Studies on the chitan (chitin: poly-N-acetylglucosamine) fibers of the diatom *Thalassiosira fluviatilis* Hustedt: I. Production and isolation of chitan fibers. *Canadian Journal of Botany*, 1965, vol. 43, no. 6, pp. 707–713. <https://doi.org/10.1139/b65-079>
16. *Methods of Seawater Analysis*. 3rd, completely revised and enlarged edition / K. Grasshoff, K. Kremlingl, M. Ehrhardt (Eds). Weinheim ; New York ; Chiester ; Brisbane ; Singapore ; Toronto : Wiley-VCH, 1999, 634 p.

17. *Modern Methods of Ocean Hydrochemical Investigations* / AN SSSR, Shirshov Institute of Oceanology. Moscow : IO AN, 1992, 199 p. (in Russ.)
18. Proshkina-Lavrenko A. I. *Diatomovye vodorosli planktona Chernogo morya*. Moscow : Izd-vo AN SSSR, 1955, 216 p. (in Russ.). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/6623>
19. Sarno D., Kooistra W. H. C. F., Balzano S., Hargraves P. E., Zingone A. Diversity in the genus *Skeletonema* (Bacillariophyceae): III. Phylogenetic position and morphological variability of *Skeletonema costatum* and *Skeletonema grevillei*, with the description of *Skeletonema ardens* sp. nov. *Journal of Phycology*, 2007, vol. 43, iss. 1, pp. 156–170. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00305.x>
20. Sathish T., Purushothaman A., Mohan R., Afnitha K. H., Thomas L. C., Padmakumar K. B. Seasonality and diversity variations of planktonic tintinnids (Ciliophora) in the tropical Cochin estuary, southwest coast of India. *Discover Oceans*, 2024, vol. 1, iss. 1, art. 35 (12 p.). <https://doi.org/10.1007/s44289-024-00039-0>
21. Schneider C., Rasband W., Eliceiri K. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 2012, vol. 9, iss. 7, pp. 671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
22. Shen L., Xu H., Guo X., Wu P. Oceanography of *Skeletonema costatum* harmful algal blooms in the East China Sea using MODIS and QuickSCAT satellite data. *Journal of Applied Remote Sensing*, 2012, vol. 6, iss. 1, art. 063529 (18 p.). <https://doi.org/10.1117/1.jrs.6.063529>
23. Stelmakh L., Kovrigina N., Gorbunova T. Phytoplankton adaptation strategies under the influence of climatic changes and anthropogenic pressure on the Black Sea coastal ecosystems on the example of Sevastopol Bay. *Ecologica Montenegrina*, 2020, vol. 37, pp. 34–42. <https://doi.org/10.37828/em.2020.37.5>
24. Tran Q. D., Neu T. R., Sultana S., Giebel H.-A., Simon M., Billerbeck S. Distinct glycoconjugate cell surface structures make the pelagic diatom *Thalassiosira rotula* an attractive habitat for bacteria. *Journal of Phycology*, 2023, vol. 59, iss. 2, pp. 309–322. <https://doi.org/10.1111/jpy.13308>
25. Ueno Y., Takano M., Katano T., Yoshino K., Miyazaki-Horimoto N., Yasui-Tamura S., Suki-gara C., Hamana I., Hashihama F., Kanda J., Ishimaru T. Succession of three dominant diatoms, *Skeletonema*, *Thalassiosira*, and *Pseudo-nitzschia*, in the inner area of Tokyo Bay from 2003 to 2017. *Journal of Oceanography*, 2023, vol. 79, iss. 3, pp. 265–279. <https://doi.org/10.1007/s10872-023-00684-7>
26. Verity P. G. Growth rates of natural tintinnid populations in Narragansett Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 1986, vol. 29, pp. 117–126. <https://doi.org/10.3354/meps029117>
27. Verity P. G., Villareal T. A. The relative food value of diatoms, dinoflagellates, flagellates, and cyanobacteria for tintinnid ciliates. *Archiv für Protistenkunde*, 1986, vol. 131, iss. 1–2, pp. 71–84. [https://doi.org/10.1016/s0003-9365\(86\)80064-1](https://doi.org/10.1016/s0003-9365(86)80064-1)
28. Walsby A. E., Xypolyta A. The form resistance of chitan fibres attached to the cells of *Thalassiosira fluviatilis* Hustedt. *British Phycological Journal*, 1977, vol. 12, iss. 3, pp. 215–223. <https://doi.org/10.1080/00071617700650231>
29. Yamada M., Takano H. Thin fibres emitted by the marine diatom *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve. *Bulletin of Tokai Regional Fisheries Research Laboratory*, 1987, vol. 121, pp. 35–39.
30. Yasakova O., Makarevich P., Okolodkov Y. Long-term changes in community of planktonic algae of the northeastern Black Sea (2005–2011). In: *KnE Life Sciences : international applied research conference “Biological Resources Development and Environmental Management (BRDEM-2019)”*, 21 June, 2019 / P. Makarevich (Ed.). 2020, vol. 2020, pp. 569–580. <https://doi.org/10.18502/cls.v5i1.6129>

**МОРФОЛОГИЯ КЛЕТОК ДИАТОМОВОЙ ВОДОРΟΣЛИ
SKELETONEMA COSTATUM (GREVILLE) CLEVE, 1873
(BACILLARIOPHYTA: THALASSIOSIRALES)
И ЕЁ ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ**

А. В. Лифанчук, А. С. Микаэлян

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

E-mail: lifanchuk.anna@mail.ru

Появление тонких нитей у клеток *Skeletonema* spp. является относительно редким и малоизученным феноменом. Впервые в Чёрном море исследована *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve, 1873, образующая кремнённые нити диаметром менее 0,2 мкм и длиной до 50 мкм. Проанализировано влияние различных концентраций кремниевой кислоты (DSi) на морфологию клеток, выдвинуто предположение об экологическом значении этого явления. Показано, что для образования сильнокремнённых нитей необходима концентрация DSi выше 2 мкМ. Одним из экологических значений нитей может быть создание защитного барьера, который уменьшает поедание клеток *S. costatum* тинтиннидами. Другое вероятное экологическое значение нитей заключается в том, что они могут способствовать образованию отмирающих клеточных агрегатов, что резко увеличивает скорость погружения клеток. Этот процесс является одним из компонентов работы биологического углеродного насоса в морских экосистемах.

Ключевые слова: кремниевая кислота, экологическое значение, морфология, *Skeletonema costatum*, нити

УДК [582.272:577.12.04](268.45)

СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ ПОЛИФЕНОЛОВ В КЛЕТКАХ *FUCUS VESICULOSUS* L. И *ASCOPHYLLUM NODOSUM* (L.) LE JOLIS В ПЕРИОД ПОЛЯРНОГО ДНЯ НА ПОБЕРЕЖЬЕ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

© 2026 г. И. В. Рыжик^{1,2}, Е. О. Казакова¹, М. П. Клиндух¹

¹Мурманский морской биологический институт Российской академии наук,
Мурманск, Российская Федерация

²Мурманский арктический университет, Мурманск, Российская Федерация
E-mail: alaria@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.10.2024; после доработки 14.02.2025;
принята к публикации 21.11.2025.

Полифенолы — группа вторичных метаболитов, которые защищают организм от ультрафиолетового излучения, участвуют в метаболизме растения, а также обладают терапевтическими свойствами. Изучение динамики накопления полифенолов в бурых водорослях (Phaeophyceae: Fucales) представляет значительный интерес для понимания механизмов адаптации этих организмов к изменяющимся условиям среды. Цель работы — выявить суточные изменения содержания полифенолов в *Fucus vesiculosus* Linnaeus и *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis, произрастающих на побережье Баренцева моря, проанализировать зависимость их накопления от освещённости и температуры, а также определить роль эндогенных ритмов и внешних факторов в регуляции метаболизма полифенолов в клетках. Исследование проведено в июле 2022 и 2023 гг. на побережье Баренцева моря (как в естественной среде, так и в лабораторных условиях). Для анализа содержания полифенолов применён спектрофотометрический метод Фолина — Чокалтеу. Показана значительная суточная динамика полифенолов. Основные изменения содержания веществ происходят в естественных условиях — в дневное время и в период отлива, при осушении талломов. Во время прилива, когда талломы находятся в погружённом состоянии, концентрация полифенолов не изменяется. Содержание полифенолов зависит от сочетанного воздействия уровня освещённости, температуры и чередования периодов погружения и осушения. В лабораторных условиях суточный ритм изменения концентрации полифенолов не сохраняется, что может свидетельствовать о сниженной роли эндогенных ритмов и о главенствующей роли факторов внешней среды в регуляции синтеза полифенолов. Полученные данные расширяют знания о физиолого-биохимических особенностях фукусовых водорослей арктической зоны, а также о механизмах адаптации растений к произрастанию в приливно-отливной зоне морей. Результаты исследования можно использовать при разработке технологии аквакультуры водорослей для получения сырья с заданными свойствами.

Ключевые слова: полифенолы, Fucales, температура, освещённость, приливно-отливный цикл, полярный день, Баренцево море

Полифенолы — вторичные метаболиты разных групп водорослей [Mezghani et al., 2016], которые выполняют широкий спектр функций в растительном организме, от формирования клеточных стенок и защиты от избытка ультрафиолета [Arnold, Targett, 1998, 2000; Pavia, Toth, 2000; Schoenwaelder, 2002; Schoenwaelder, Clayton, 1999; Steinberg, 1988, 1995; Van Alstyne et al., 1999] до участия в процессах регенерации повреждённых участков таллома [Рыжик, Фисак, 2018]

и в формировании механизмов защиты от поедания гидробионтами [Dubois, Iken, 2012]. Наиболее распространённой группой полифенолов у бурых водорослей являются флоротаннины, и зачастую в литературе по бурым водорослям эти два термина используются как синонимы [Arnold, Targett, 1998; Jormalainen et al., 2003]. В клетках они находятся как в связанном виде (входят в состав клеточных стенок), так и в растворимом. Растворимые полифенолы содержатся в физодах — специальных структурах, характерных только для бурых водорослей, которые в талломе локализуются, как правило, в коровом и промежуточном слоях клеток [Schoenwaelder, 2002].

Содержание полифенолов в морских водорослях определяется внутренними и внешними факторами [Reboleira et al., 2021]. К внутренним относят процессы жизненного цикла [Van Alstyne et al., 2001], в том числе репродукцию водорослей [Ragan, Jensen, 1978]. Также к внутренним факторам причисляют локализацию участка и возраст ткани/таллома [Pedersen, 1984]. Немало работ посвящено анализу влияния на накопление полифенолов различных внешних факторов, например изучению воздействия солёности [Ragan, Glombitza, 1986], доступности биогенных элементов [Peckol et al., 1996] и выедания фитофагами [Pavia et al., 1997].

Для водорослей установлено наличие сезонных и суточных колебаний различных функциональных показателей, к примеру физиологической активности, а также содержания фотосинтетических пигментов и полифенолов. Эти изменения позволяют макрофитам успешно существовать в разных условиях среды и сохранять жизнеспособность. Сезонная динамика накопления полифенолов зависит как от видовой специфичности, так и от климатических особенностей региона произрастания [Рыжик, Фисак, 2018; Ткач, Облущинская, 2017; Connan, 2004; Connan et al., 2006; Jennings, Steinberg, 1997]. Суточные ритмы не менее важны, особенно для водорослей приливно-отливной зоны (вследствие нестабильности факторов такой среды). Благодаря взаимодействию эндогенных ритмов и механизмов, отвечающих за формирование быстрых реакций организма на изменения внешних условий, поддерживается гомеостаз.

На сезонные ритмы у макрофитов выявлены чётко выраженные фотопериодические реакции, которые проявляются в изменении физиологической активности и в накоплении тех или иных веществ, участвующих в повышении устойчивости (например, к холоду). Суточные реакции при этом исследованы менее детально. Ранее была установлена суточная динамика метаболической активности, активности ферментов антиоксидантной системы, накопления свободных аминокислот и полифенолов, ритмов деления, спорогенеза и т. д. [Connan et al., 2004; Klindukh et al., 2023; Ryzhik, 2016]. Однако остаётся открытым вопрос: причина этих изменений определяется эндогенными ритмами или реакцией на варьирование силы воздействия фактора? Изучение динамики накопления полифенолов в течение одних суток и более позволяет выявить особенности колебания их концентрации и аспекты регуляции этого процесса (в частности, роль эндогенных ритмов), а отбор макрофитов из одной точки снижает влияние локальных условий места произрастания. Мы получаем возможность сравнить свои результаты с данными аналогичных исследований, выполненных для других регионов, что помогает выявить универсальный характер этих изменений. Понимание механизмов, которые способствуют произрастанию морских водорослей в приливно-отливной зоне, расширяет представления об эволюции популяций морских макрофитов в частности и биоценозов в целом в изменяющихся климатических условиях [Abdala-Díaz et al., 2006; Connan et al., 2004].

Цель работы — выявить суточные изменения содержания полифенолов в клетках *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753 и *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis, 1863 (Phaeophyceae: Fucales), произрастающих на побережье Баренцева моря, проанализировать зависимость их накопления от освещённости и температуры, а также определить роль эндогенных ритмов и внешних факторов в регуляции метаболизма полифенолов в бурых водорослях.

Полученные данные расширяют понимание процессов регулирования метаболизма и его зависимости от внутренних и внешних факторов, а также будут способствовать выявлению механизмов формирования адаптации водорослей к условиям обитания в приливно-отливной зоне. Поскольку полифенолы обладают антиоксидантной, противовирусной и противовоспалительной активностью и используются в составе лечебных и профилактических средств в пищевой и фармакологической промышленности, необходимо исследовать основные аспекты накопления этих веществ — суточную динамику, влияние факторов среды и т. д. [Боголицын и др., 2018; Aminina et al., 2020]. Результаты могут быть применены для получения сырья с наиболее ценным составом путём корректирования периода и времени добычи макрофитов, а также использованы при разработке технологии выращивания водорослей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отбор водорослей осуществляли на мурманском побережье Баренцева моря в районе посёлка Дальние Зеленцы (68°97' с. ш., 33°08' в. д.) в июле 2022 и 2023 гг. Исследовали апикальные части таллома *F. vesiculosus* и *A. nodosum*.

Идентификацию видов проводили авторы статьи с использованием полевого атласа [Растения и лишайники, 2016].

В лабораторных условиях очищали талломы от эпифитов; отрезали апикальную часть таллома длиной не более 1 см. Фиксацию проводили жидким азотом в течение 10 мин после отбора проб.

При проведении исследования было поставлено четыре варианта эксперимента для измерения концентрации полифенолов в клетках *F. vesiculosus* и *A. nodosum*.

Fucus vesiculosus. **Вариант 1:** сбор водорослей на литорали проводили каждые 2 ч в течение 24 ч (с 14 по 15 июля 2022 г.). **Вариант 2:** сбор водорослей на литорали осуществляли каждые 2 ч в течение 12 ч (6 июля 2023 г.). Цикл отбора: прилив — отлив — прилив. **Вариант 3:** сбор водорослей на литорали проводили каждые 2 ч в течение 12 ч (13 июля 2023 г.). Цикл отбора: отлив — прилив — отлив.

Для выявления особенностей накопления полифенолов в стабильных условиях предварительно акклиматизированные в течение 3 сут водоросли отбирали по схеме вариантов 2 и 3. Лабораторные условия были следующими: термостатированное помещение, фотопериод 24 ч : 0 ч (свет : темнота), температура воды +10 °С, температура воздуха +8 °С, освещённость (фотосинтетически активная радиация) 1200 ммоль·м⁻²·с⁻¹, постоянное перемешивание воды. Эта часть эксперимента выполнена с целью определить эндогенные ритмы регуляции накопления полифенолов и выявить влияние температуры и уровня освещённости на содержание этих веществ.

Ascophyllum nodosum. Схема **варианта 4** аналогична таковой варианта 2: сбор водорослей осуществляли каждые 2 ч в течение 12 ч (12 июля 2023 г.). Цикл отбора: отлив — прилив — отлив. В этом варианте сравнение с макрофитами в лаборатории не проводили.

В момент отбора проб (каждые 2 ч) измеряли уровень освещённости с помощью квантового радиометра/фотометра LI-185 (LI-COR Biosciences, США). Фиксировали фазу приливно-отливного цикла (по таблицам прилива — отлива, рассчитанным в бесплатной программе WXTide32, <https://www.wxtide32.com/download.html>). Температуру среды, в которой находились водоросли (во время прилива — температуру воды; во время отлива — температуру воздуха), измеряли с помощью ртутного термометра ТЛ-4 (Россия) (ТУ 25-2021.003-88). Также отмечали наличие облачности.

Содержание полифенолов определяли в клетках апикальной части таллома по стандартному методу Фолина — Чокалтеу [Jormalainen et al., 2003; Koivikko et al., 2005].

Предварительно пробы измельчали в фарфоровой ступке с использованием жидкого азота. Экстракцию проводили 3 раза 96%-ным этанолом. Пробы центрифугировали при 12 000 g в течение 10 мин. Супернатанты объединяли.

Для проведения реакции 1,0 мл аликвоты образца смешивали в пробирке с 1,0 мл 1Н реагента Фолина — Чокалтеу (PanReac AppliChem, Индия). Смесь выдерживали 3 мин, после чего добавляли 2,0 мл насыщенного раствора Na_2CO_3 . Образцы инкубировали в темноте при комнатной температуре 1 ч и центрифугировали 8 мин (1600 g), затем измеряли поглощение супернатанта при 730 нм на спектрофотометре ПЭ-5400ВИ («Экротех», Россия).

Расчёт производили по калибровочной кривой, построенной по флороглюцину (1,3,5-trihydroxybenzene, Sigma, Saint Quentin Fallavier, Франция). Общее содержание полифенолов определяли на 1 г сухой массы водорослей.

Измерения проводили в трёх биологических и аналитических повторностях.

Для определения содержания сухого вещества в пробах водорослей апикальные части слоевища после удаления с поверхности капельной влаги взвешивали на весах ВЛТЭ-310 («Госметр», Россия) (точность 0,001 г), высушивали в сушильном шкафу ШС-80-01 СПУ (Россия) в течение 24 ч до постоянного веса при +105 °С и повторно взвешивали. Относительное содержание сухого вещества определяли как соотношение сухой массы образца к сырой.

Для выявления факторов внешней среды, способных оказать воздействие на содержание полифенолов, проводили однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). По результатам дисперсионного анализа между факторами и содержанием полифенолов определяли наличие корреляционной связи с использованием корреляционного коэффициента Спирмена ($p < 0,05$). Статистическую обработку данных проводили в MS Office Excel 2010 и NCSS 11 Statistical Software (NCSS, LLC, <https://statsoftstatistica.ru/>).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В варианте 1 определяли суточную динамику полифенолов *F. vesiculosus*. Метеорологические условия были следующими. Наблюдения проводили в период полярного дня; освещённость изменялась в пределах 20–1600 ммоль·м⁻²·с⁻¹. Преимущественно погода была солнечной и ясной; в период измерения с 13:00 до 15:00 наступила переменная облачность.

Температура воздуха в дневное время изменялась в пределах +15...+27,8 °С, в ночные часы — +10...+12 °С. Температура поверхностного слоя воды (10–15 см) в течение суток составляла +10...+11 °С.

Солёность воды в период прилива, когда растения находились в погружённом состоянии, — 35 ‰.

Анализ содержания полифенолов в течение 24 ч выявил наличие одновершинной кривой, пик которой приходится на 17:00. Концентрация полифенолов снижается в ночные часы и практически не изменяется на протяжении этого времени суток (рис. 1).

В вариантах 2–4 проводили измерение концентрации полифенолов у *F. vesiculosus* и *A. nodosum* в течение 12 ч в разные периоды приливо-отливного цикла (прилив — отлив — прилив и отлив — прилив — отлив). В случае с *F. vesiculosus* параллельно анализировали растения, предварительно помещённые в лабораторию для выявления эндогенных ритмов в постоянных условиях.

Метеорологические условия в вариантах 2 и 3 (*F. vesiculosus*) имели некоторые различия. Так, освещённость 6 июля (вариант 2) изменялась в пределах от 60 до 500 ммоль·м⁻²·с⁻¹. Температура среды, в которой находились водоросли, составляла +8,2...+9,0 °С. Погода была пасмурной; во второй половине дня периодически были морось и туман. Условия 13 июля (вариант 3) оказались наиболее переменными. Освещённость составляла от 100 до 1800 ммоль·м⁻²·с⁻¹. Температура также изменялась довольно сильно — от +17,1 °С днём до +9,8 °С в вечернее время. На протяжении всего дня наблюдалась переменная облачность. Условия во время отбора проб *A. nodosum* были следующими: ясная, солнечная погода, освещённость 300–1700 ммоль·м⁻²·с⁻¹, температура в диапазоне +13,1...+22,5 °С.

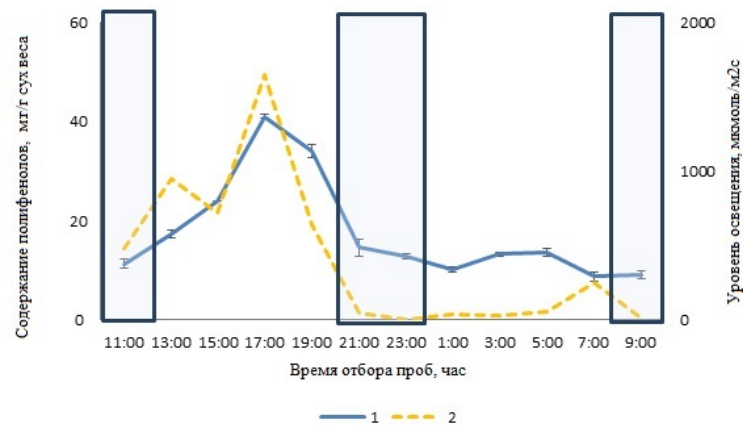


Рис. 1. Изменение концентрации полифенолов (1) в клетках *Fucus vesiculosus* и уровня освещённости (2) в течение 24-часового наблюдения. Прямоугольником выделен период прилива, когда водоросли находятся в воде

Fig. 1. Dynamics of polyphenol accumulation (1) in *Fucus vesiculosus* cells and illuminance (2) within 24 h of observation. The rectangle marks the high tide period when the alga is submerged

Анализ колебания содержания полифенолов в рамках первого полусуточного эксперимента (вариант 2) показал увеличение значения при переходе в воздушную среду (пик в 11:00). В дальнейшем выявлено двукратное снижение концентрации метаболитов — с 16,59 до 7,71 мг·г⁻¹ сухого веса в период осушения. Их содержание при втором погружении сравнивается со значениями, отмеченными для первой точки (9:00) (рис. 2А).

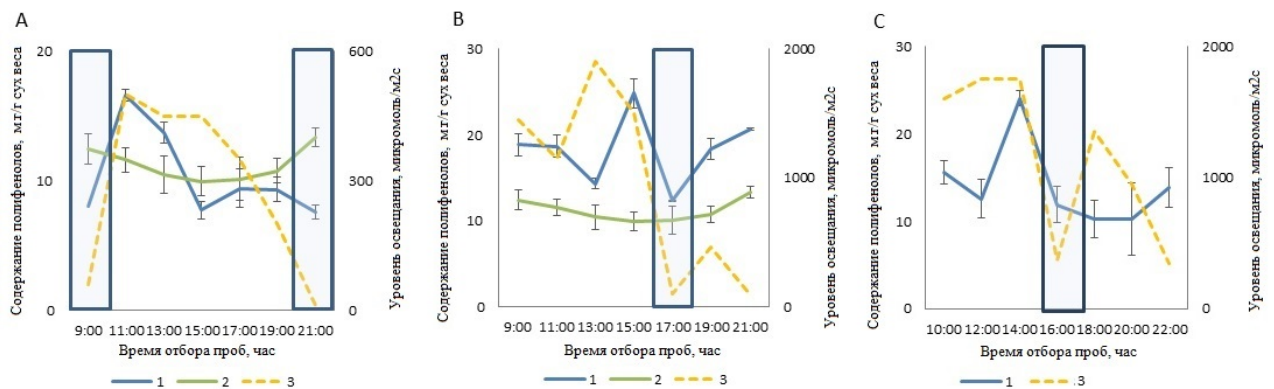


Рис. 2. Изменение концентрации полифенолов в клетках водорослей в течение 12-часового наблюдения: А — *Fucus vesiculosus* (вариант 2, 06.07.2023); В — *F. vesiculosus* (вариант 3, 13.07.2023); С — *Ascophyllum nodosum* (вариант 4, 12.07.2023). 1 — концентрация полифенолов у водорослей в естественных условиях; 2 — концентрация полифенолов у водорослей в лабораторных условиях; 3 — изменение уровня освещённости. Прямоугольником выделен период прилива, когда водоросли находятся в воде

Fig. 2. Dynamics of polyphenol accumulation in algal cells within 12 h of observation: А, *Fucus vesiculosus* (variant 2, 06.07.2023); В, *F. vesiculosus* (variant 3, 13.07.2023); С, *Ascophyllum nodosum* (variant 4, 12.07.2023). 1, polyphenol accumulation in the algae under natural conditions; 2, polyphenol accumulation in the algae in a laboratory; 3, dynamics of illuminance. The rectangle marks the high tide period when the alga is submerged

Во втором полусуточном эксперименте (вариант 3, отлив — прилив — отлив) (рис. 2В) в период отлива выявлен один пик концентрации полифенолов (15:00); это повышение произошло после значительного увеличения освещённости. К моменту наступления прилива (17:00) отмечено уменьшение содержания полифенолов до $11,68 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ сухой массы.

Для сравнения проанализированы особенности накопления полифенолов у родственного вида *A. nodosum*, обитающего в той же зоне литорали (вариант 4) (рис. 2С). Для него за период наблюдений выделен один пик концентрации метаболитов, который приходится на дневное время и период осушения. К моменту прилива зафиксировано снижение содержания полифенолов до $11,90 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ сухой массы (рис. 2С). При нахождении водорослей в погружённом состоянии концентрация метаболитов практически не изменялась ни у *F. vesiculosus*, ни у *A. nodosum*; значения находились в диапазоне $10,00\text{--}12,00 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ сухой массы.

В лабораторных условиях содержание полифенолов в клетках было постоянным в течение всего периода наблюдений (рис. 2А, В). Средняя концентрация у водорослей, находящихся в воде, составляла $11,23 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ сухой массы (минимальное значение — $9,93 \text{ мг}\cdot\text{г}^{-1}$ сухой массы; максимальное — $13,34$).

Анализ показал, что в большей степени содержание полифенолов определяется влиянием таких факторов, как температура и освещённость. Так, максимум их накопления приходится на период самых высоких значений температуры и освещённости за день. В суточном эксперименте с *F. vesiculosus* выявлены сильные корреляции ($p > 0,025$) в течение дня и ночи для обоих факторов (табл. 1).

Таблица 1. Корреляционный анализ зависимостей между различными факторами среды и содержанием фенольных соединений в *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* по методу Спирмана

Table 1. Spearman's correlation analysis of relationships between various environmental factors and the content of phenolic compounds in *Fucus vesiculosus* and *Ascophyllum nodosum*

Условия	Фактор		
	Температура среды	Освещённость	Приливно-отливной цикл
<i>F. vesiculosus</i> (24 ч, вариант 1)	0,7**	0,66**	−0,42
<i>F. vesiculosus</i> (12 ч, вариант 2)	−0,51	0,72*	−0,42
<i>F. vesiculosus</i> (12 ч, вариант 3)	0,1	0,1	−0,41
<i>A. nodosum</i> (12 ч, вариант 4)	0,75*	0,41	−0,2

Примечание: * — $p > 0,05$; ** — $p > 0,025$ (статистически значимые величины).

Note: *, $p > 0,05$; **, $p > 0,025$ (statistically significant values).

Анализ 12-часовых измерений показал наличие в варианте 2 средней обратной связи содержания полифенолов с температурой и высокой — с освещённостью. В варианте 3 данная корреляционная связь не выявлена.

Возможной причиной получения таких результатов могут быть разные погодные условия. При суточном измерении зарегистрировано последовательное повышение как температуры, так и освещённости. Погодные условия в варианте 2 характеризовались практически стабильной температурой среды, и на *F. vesiculosus* преимущественно воздействовало изменение уровня освещённости. Обратная ситуация выявлена для *A. nodosum*: освещённость изменялась в меньшей степени, чем температура. Отсутствие корреляции при измерениях в варианте 3 может быть объяснено наличием в период отбора проб переменной облачности на протяжении дня, из-за чего было сложнее уловить связь между динамикой полифенолов и факторами среды. Возможно, концентрация полифенолов зависела от комплекса факторов (от их сочетания и силы воздействия каждого из них).

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведённое в естественных условиях исследование выявило значительные суточные колебания содержания полифенолов у двух видов бурых водорослей — *F. vesiculosus* и *A. nodosum* — в период полярного дня на побережье Баренцева моря.

Для обоих видов *in situ* показано, что основные изменения концентрации полифенолов происходят в дневные часы в период отлива. В период прилива, независимо от времени его наступления, содержание полифенолов держится на одном уровне, а при переходе водорослей из воздушной среды в водную их концентрация снижается.

Для *F. vesiculosus* обнаружено, что *in vitro* содержание полифенолов в течение суток практически не изменяется.

Регуляция физиологических и биохимических процессов в макрофитах осуществляется за счёт наличия разных типов эндогенных ритмов и/или под воздействием факторов среды.

Эндогенные ритмы запускаются внутренними факторами и корректируются при изменении условий обитания, когда основными биохимическими регуляторами выступают активные формы кислорода. Эти совместные процессы обеспечивают формирование защитных реакций организма [Karapetyan, Dong, 2018]. Отметим, что одни процессы в организме, к примеру изменение активности ферментов, а также деление и рост клеток, регулируются эндогенно, а другие функции зависят преимущественно от изменения уровня воздействия факторов среды.

Как показало данное исследование, синтез полифенолов в большей степени определяется влиянием изменения факторов среды, чем воздействием эндогенных ритмов: при нахождении в стабильных условиях (постоянная температура и уровень освещения, отсутствие осушения) содержание полифенолов практически не меняется.

Однозначного влияния факторов среды выявить не удалось: в одних вариантах оно выражено чётко, а в других подобная зависимость не обнаружена (см. табл. 1). Предполагаем, что на содержание полифенолов влияет сочетание комплекса факторов внешней среды — температуры, освещённости и фазы приливо-отливного цикла.

Возможно, один из ключевых аспектов, определяющих динамику полифенолов в клетках, — это чередование осушения с нахождением макрофитов в водной среде. Важность именно этого фактора в естественных условиях подтверждается выявлением суточных изменений концентрации полифенолов: их динамика в большей степени совпадает с приливо-отливными процессами, чем с изменением фотопериода. Лабораторные исследования также показали, что при отсутствии осушения изменения содержания полифенолов в клетках минимальны.

Ранее отмечено, что концентрация полифенолов в *F. vesiculosus* при длительном нахождении растений в воде без периода осушения снижается [Makarov et al., 2013]. Также показано, что у макрофитов, время от времени подвергающихся осушению, уровень полифенолов выше, чем у тех, которые постоянно погружены в воду [Pavia, Brock, 2000].

В течение суток факторы меняются динамично, поэтому для водорослей должна быть сформирована «сигнальная группа веществ», которая как раз и запускает адаптационные перестройки, чтобы процессы основного метаболизма (синтез белка, деление клеток и т. д.) находились на уровне, необходимом для определённого периода.

Полифенолы выполняют множество функций, в том числе антиоксидантные, и, вероятно, участвуют в запуске процессов перестройки организма при изменении условий обитания.

Суточная динамика полифенолов свойственна разным видам макрофитов. На нескольких видах водорослей, произраставших на различной высоте приливо-отливной зоны южных регионов [Abdala-Díaz et al., 2006; Connan et al., 2007], в частности на *A. nodosum*, было показано,

что концентрация полифенолов меняется в течение суток. В дневное время и в период осушения их содержание было выше, однако чётко выраженного пика, как в нашем исследовании, выявлено не было.

Различия в полученных нами и французскими коллегами [Connan et al., 2007] результатах можно объяснить несколькими причинами — тем, что для анализа были отобраны разные участки слоевища (апекс vs. средняя часть таллома), наблюдением в разные сезоны (июль vs. март) и отличающимися сочетаниями факторов среды (температуры, освещённости и т. д.).

Как продемонстрировали ранее проведённые исследования, апикальная и средняя части таллома отличаются по физиологической зрелости и скорости реакции на изменения факторов среды. В нашем анализе использованы апикальные части, поскольку эти физиологически более молодые участки таллома более чутко реагируют на суточные изменения факторов среды. Накопление полифенолов в основном происходит в тех зонах таллома, которые имеют меньшую прочность (в частности, в апексах) и могут чаще подвергаться повреждающему воздействию травоядных животных [Mannino et al., 2014]. Полифенолы будут выполнять защитную функцию и использоваться клетками для восстановления повреждённых участков [Рыжик, Фисак, 2018].

На примере измерения метаболической активности ранее показано, что характер суточных изменений определяется сезоном [Ryzhik, 2016]. Зависимость суточной динамики полифенолов от сезона также выявлена в работе по изучению *Ericaria selaginoides* (Linnaeus) Molinari & Guiry [в публикации syn. *Cystoseira tamariscifolia* (Hudson) Papenfuss] [Abdala-Díaz et al., 2006]. Там отмечено, что большие колебания показателей свойственны для летних месяцев. Анализ соотношения суточной динамики концентрации полифенолов у *Fucales* Баренцева моря был проведён только в летний период, так как именно он характеризуется максимальной физиологической активностью бурых водорослей.

Отметим, однако, что анализ годовой динамики концентрации полифенолов в водорослях мурманского побережья показал большую зависимость от сезона. Это можно связать с антиоксидантной активностью полифенолов [Рыжик, Фисак, 2018] и с влиянием на синтез полифенолов факторов температуры и освещённости.

Содержание полифенолов у *F. vesiculosus* Баренцева моря изменяется на протяжении года. Так, минимум зафиксирован в зимний и летний периоды, а максимум — в весенний и осенний сезоны.

В весенний период на мурманском побережье регистрируют высокий уровень освещения и УФ-излучения, быстрое увеличение длины светового дня после окончания полярной ночи, а также повышение температуры. Большие дозы освещения могут вызывать оксидативный стресс, однако увеличение содержание полифенолов способно поддерживать высокую интенсивность антиоксидантных процессов в клетках водорослей [Connan et al., 2006, 2007; Gómez, Huovinen, 2010]. В летний сезон концентрация растворимых полифенолов снижается, что может быть обусловлено замедлением ростовых процессов и переключением метаболизма с роста на накопление запасных питательных веществ. Высказано предположение, что полифенолы используются как альтернативные источники азота: обнаружены корреляции между содержанием N в среде и количеством таннинов в клетках [Ilvessalo, Tuomi, 1989; Pavia, Toth, 2000]. В осенние месяцы концентрация полифенолов вновь увеличивается. Вероятно, этот процесс связан с накоплением запасных веществ в период подготовки растений к полярной ночи. Осенью происходит закладка органов размножения *F. vesiculosus*, и накопившиеся за этот сезон полифенолы могут использоваться для строительства клеточных стенок. Кроме того, осенью меняются погодные условия, частыми становятся штормы, повреждающие и обрывающие растения литоральной зоны. С наступлением зимы общая физиологическая активность растений снижается. Уменьшается и концентрация растворимых полифенолов, которые, по-видимому, расходуются как запасные вещества на построение клеточных стенок и поддержание их целостности.

Для *A. nodosum* Баренцева моря максимум количества полифенолов отмечен в октябре [Ткач, Облущинская, 2017]. Для *F. vesiculosus* Балтийского моря показано снижение их содержания в весенний и летний периоды и увеличение в зимний сезон [Rönnerberg, Ruokolahti, 1986]. В водорослях Северного моря максимум накопления выявлен в июле [Parys et al., 2009]. Для нескольких видов саргассовых водорослей Японского моря зафиксировано повышение содержания полифенолов в летний период, снижение зимой и накопление к апрелю [Kamiya et al., 2010]. Причины подобных различий могут быть связаны как с особенностями жизненного цикла растений, так и с влиянием комплекса абиотических факторов, характерных для мест обитания водорослей.

В целом в проанализированных работах выявлена зависимость от фотопериода или чередования осушения с погружением либо от обоих параметров [Connan et al., 2007]. Однако в основном эта корреляция имела видоспецифичный характер и определялась горизонтом литорали, на котором произрастали водоросли, а также влиянием факторов *in situ*. Для *E. selaginoides* (syn. *C. tamariscifolia*) в летний сезон установлена отрицательная корреляция суточной динамики полифенолов и уровня освещённости [Abdala-Díaz et al., 2006].

Как отмечено выше, полифенолы выполняют разнообразные функции. Показано их участие в процессах развития растений, фотосинтеза и дыхания, а также в защите от УФ-излучения и фитопатогенов, воздействия низкой и высокой температуры, водного дефицита, повышенной солёности и т. д. [Abdala-Díaz et al., 2006]. Предполагается, что у верхнелиторальных растений [*Pelvetia canaliculata* (Linnaeus) Decaisne et Thuret и *A. nodosum*] благодаря накоплению полифенолов в дневное время обеспечивается защита клеток от избытка освещённости [Abdala-Díaz et al., 2006]. Подобное можно наблюдать и у *F. vesiculosus* Баренцева моря.

Накопление полифенолов в дневное время можно рассматривать как один из механизмов адаптации водорослей и защиты от окислительных процессов, так как полифенолы относятся к компонентам антиоксидантной системы. В таком случае накопление продуктов окисления будет как запускать синтез или усиливать работу ферментов антиоксидантной системы, так и активировать её неферментные компоненты. В ряде работ предполагается, что изменение концентрации полифенолов происходит не за счёт их синтеза *de novo*, а за счёт активации фермента фенолсульфатазы и перевода полифенолов из клеточной стенки в растворимое состояние в цитоплазму [Abdala-Díaz et al., 2006].

Эулиторальные и приливные водоросли [*Fucus spiralis* Linnaeus, *F. vesiculosus* и *A. nodosum*], растущие в условиях высокой суточной освещённости, характеризовались бóльшим содержанием полифенолов, чем водоросли низкой приливной или сублиторальной зоны [*Fucus serratus* Linnaeus, *Bifurcaria bifurcata* R. Ross, *Himanthalia elongata* (Linnaeus) S. F. Gray и *Laminaria digitata* (Hudson) J. V. Lamouroux] [Abdala-Díaz et al., 2006; Connan, 2004; Pavia, Brock, 2000]. Эти данные согласуются с результатами нашего исследования и в целом позволяют предположить, что суточные колебания фенольных соединений в тканях *F. vesiculosus* и *A. nodosum* регулируются освещённостью и температурой *in situ*.

В рамках этой работы мы проводили измерения полифенолов в период полярного дня, когда в течение суток постоянно есть освещение. Однако его уровень в ночные часы снижается; освещённость днём и ночью может различаться в десятки раз. Мы предполагаем, что в основном накопление полифенолов и уменьшение их концентрации определяется сочетанием таких факторов, как освещённость, температура и период осушения или погружения. Динамика содержания полифенолов будет зависеть от того фактора, который в большей степени подвержен изменениям. При достаточно стабильной температуре среды, как в нашем исследовании (практически постоянная температура +8...+9 °С на протяжении периода наблюдений в естественных условиях) (первый полусуточный эксперимент), и при больших колебаниях освещённости ключевое значение имело количество света. При существенных колебаниях обоих

факторов (как, например, 13.07.2023) их воздействие оказывается совместным; выделить силу влияния каждого из них достаточно сложно, что и проявилось в отсутствии корреляции. Кроме того, нам не удалось установить наличие суточных эндогенных ритмов: при нахождении водорослей в постоянных условиях концентрация полифенолов практически не изменялась. Это позволяет предположить, что в основном регуляция содержания полифенолов происходит за счёт сочетания и изменения силы воздействия факторов среды — температуры, освещённости и периода осушения или погружения.

Выводы:

1. Содержание полифенолов в клетках бурых водорослей *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* Баренцева моря имеет значительную суточную динамику, которая в большей степени зависит от действующих факторов среды, чем от наличия эндогенных суточных ритмов.
2. В летний период (полярный день) суточная динамика концентрации полифенолов характеризуется одним чётко выраженным пиком в дневные часы.
3. Основные факторы, влияющие на содержание полифенолов, — это освещённость, температура и чередование осушения с погружением. В период погружения концентрация полифенолов снижается.

Работа выполнена в рамках государственного задания «Мониторинг донных сообществ морей Российской Арктики: экология, биоразнообразие, оценка рисков и рациональное использование гидробионтов» (№ гос. регистрации 125013001157-6, 30.01.2025).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Боголицын К. Г., Дружинина А. С., Овчинников Д. В., Каплицин П. А., Шульгина Е. В., Паршина А. Э. Полифенолы бурых водорослей // *Химия растительного сырья*. 2018. № 3. С. 5–21. [Bogolitsyn K. G., Druzhinina A. S., Ovchinnikov D. V., Kaplitsin P. A., Shulgin E. V., Parshina A. E. Polyphenols of brown algae. *Khimiya rastitel'nogo syr'ya*, 2018, no. 3, pp. 5–21. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.14258/jcprm.2018031898>
2. *Растения и лишайники мурманского побережья Баренцева моря* : полевой атлас. Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2016. 191 с. [*Rasteniya i lishainiki murmanskogo poberezh'ya Barentseva morya* : field atlas. Petrozavodsk : Izd-vo PetrGU, 2016, 191 p. (in Russ.)]
3. Рыжик И. В., Фисак Е. М. Годовая динамика содержания растворимых флоротаннинов в клетках *Fucus vesiculosus* L. и возможное их участие в процессах репарации тканей // *Вопросы современной альгологии*. 2018. № 1 (16). [Ryzhik I. V., Fisak E. M. The annual dynamics of the content of soluble phlorotannins in the cells of *Fucus vesiculosus* L. and their possible role in the repair processes of damaged tissue. *Voprosy sovremennoi algologii*, 2018, no. 1 (16). (in Russ.)]. URL: <http://algology.ru/1248> [accessed: 29.09.2024].
4. Ткач А. В., Облучинская Е. Д. Стерины и полифенолы фукоидов мурманского побережья Баренцева моря // *Вестник МГТУ. Труды Мурманского государственного технического университета*. 2017. Т. 20, № 2. С. 326–335. [Tkach A. V., Obluchinskaya E. D. Sterols and polyphenols of fucooids from the Murmansk coast of the Barents Sea. *Vestnik MGTU. Trudy Murmanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta*, 2017, vol. 20, no. 2, pp. 326–335. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/zchv1x>
5. Abdala-Díaz R. T., Cabello-Pasini A., Pérez-Rodríguez E., Conde Álvarez R. M., Figueroa F. L. Daily and seasonal variations of optimum quantum yield and phenolic compounds in *Cystoseira tamariscifolia* (Phaeophyta). *Marine Biology*, 2006, vol. 148, iss. 3, pp. 459–465. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0102-6>
6. Aminina N. M., Vishnevskaya T. I., Karaulova E. P., Epur N. V., Yakush E. V. Prospects for the use of commercial and potentially commercial brown algae of the Far Eastern seas as a source of polyphenols. *Russian Journal of Marine Biology*, 2020, vol. 46, iss. 1, pp. 34–41. <https://doi.org/10.1134/s1063074020010022>
7. Arnold T. M., Targett N. M. Evidence for metabolic turnover of polyphenolics

- in tropical brown algae. *Journal of Chemical Ecology*, 2000, vol. 26, iss. 6, pp. 1393–1410. <https://doi.org/10.1023/a:1005588023887>
8. Arnold T. M., Targett N. M. Quantifying *in situ* rates of phlorotannin synthesis and polymerization in marine brown algae. *Journal of Chemical Ecology*, 1998, vol. 24, iss. 3, pp. 577–595. <https://doi.org/10.1023/a:1022373121596>
 9. Connan S. *Etude de la diversité spécifique des macroalgues de la Pointe de Bretagne et analyse des composés phénoliques des Phéophycées dominantes*. PhD thesis. Brest, 2004.
 10. Connan S., Delisle F., Deslandes E., Ar Gall E. Intra-thallus phlorotannin content and antioxidant activity in Phaeophyceae of temperate waters. *Botanica Marina*, 2006, vol. 49, iss. 1, pp. 39–46. <https://doi.org/10.1515/bot.2006.005>
 11. Connan E., Deslandes E., Ar Gall E. Influence of day–night and tidal cycles on phenol content and antioxidant capacity in three temperate intertidal brown seaweeds. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2007, vol. 349, iss. 2, pp. 360–365. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.05.028>
 12. Connan S., Goulard F., Stiger V., Deslandes E., Ar Gall E. Interspecific and temporal variation in phlorotannin levels in an assemblage of brown algae. *Botanica Marina*, 2004, vol. 47, iss. 5, pp. 410–416. <https://doi.org/10.1515/bot.2004.057>
 13. Dubois A., Iken K. Seasonal variation in kelp phlorotannins in relation to grazer abundance and environmental variables in the Alaskan sub-tropical zone. *Algae*, 2012, vol. 27, no. 1, pp. 9–19. <https://doi.org/10.4490/algae.2012.27.1.009>
 14. Gómez I., Huovinen P. Induction of phlorotannins during UV exposure mitigates inhibition of photosynthesis and DNA damage in the kelp *Lessonia nigrescens*. *Photochemistry and Photobiology*, 2010, vol. 86, iss. 5, pp. 1056–1063. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.2010.00786.x>
 15. Iivessalo H., Tuomi J. Nutrient availability and accumulation of phenolic compounds in the brown alga *Fucus vesiculosus*. *Marine Biology*, 1989, vol. 101, iss. 1, pp. 115–119. <https://doi.org/10.1007/bf00393484>
 16. Jennings J. G., Steinberg P. D. Phlorotannins versus other factors affecting epiphyte abundance on the kelp *Ecklonia radiata*. *Oecologia*, 1997, vol. 109, iss. 3, pp. 461–473. <https://doi.org/10.1007/s004420050106>
 17. Jormalainen V., Honkanen T., Koivikko R., Eränen J. Induction of phlorotannin production in a brown alga: Defense or resource dynamics? *Oikos*, 2003, vol. 103, no. 3, pp. 640–650. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12635.x>
 18. Kamiya M., Nishio T., Yokoyama A., Yatsuya K., Nishigaki T., Shinya Y., Ohki K. Seasonal variation of phlorotannin in sargassacean species from the coast of the Sea of Japan. *Phycological Research*, 2010, vol. 58, iss. 1, pp. 53–61. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1835.2009.00558.x>
 19. Karapetyan S., Dong X. Redox and the circadian clock in plant immunity: A balancing act. *Free Radical Biology and Medicine*, 2018, vol. 119, pp. 56–61. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2017.12.024>
 20. Klindukh M. P., Ryzhik I. V., Makarov M. V. Influence of environmental factors on the contents of free amino acids in *Fucus vesiculosus* in the Barents Sea during the day. *E3S Web of Conferences*, 2023, vol. 390, iss. 2, art. 05008 (6 p.). <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202339005008>
 21. Koivikko R., Lojonen J., Honkanen T., Jormalainen V. Contents of soluble, cell-wall-bound and exuded phlorotannins in the brown alga *Fucus vesiculosus*, with implications on their ecological functions. *Journal of Chemical Ecology*, 2005, vol. 31, iss. 1, pp. 195–212. <https://doi.org/10.1007/s10886-005-0984-2>
 22. Makarov M. V., Ryzhik I. V., Voskoboinikov G. M. The effect of *Fucus vesiculosus* L. (Phaeophyceae) depth of vegetation in the Barents Sea (Russia) on its morphophysiological parameters. *International Journal on Algae*, 2013, vol. 15, iss. 1, pp. 77–90. <https://doi.org/10.1615/interjalgae.v15.i1.60>
 23. Mannino A. M., Vaglica V., Oddo E. Seasonal variation in total phenolic content of *Dictyopteris polypodioides* (Dictyotaceae) and *Cystoseira amantacea* (Sargassaceae) from the Sicilian coast. *Flora Mediterranea*, 2014, vol. 24, pp. 39–50. <https://doi.org/10.7320/flmedit24.039>
 24. Mezghani S., Dezső C., Bourguiba I., Hohmann J., Mohamed A., Bouaziz M. Characterization of phenolic compounds of *Ulva rigida* (Chlorophyceae) and its antioxidant activity.

- European Journal of Medicinal Plants*, 2016, vol. 12, iss. 1, art. ejmp.22935 (9 p.). <https://doi.org/10.9734/ejmp/2016/22935>
25. Parys S., Kehraus S., Pete R., Küpper F. C., Glombitza K.-W., König G. M. Seasonal variation of polyphenolics in *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyceae). *European Journal of Phycology*, 2009, vol. 44, iss. 3, pp. 331–338. <https://doi.org/10.1080/09670260802578542>
 26. Pavia H., Brock E. Extrinsic factors influencing phlorotannin production in the brown alga *Ascophyllum nodosum*. *Marine Ecology Progress Series*, 2000, vol. 193, pp. 285–294. <https://doi.org/10.3354/meps193285>
 27. Pavia H., Cervin G., Lindgren A., Åberg P. Effects of UV-B radiation and simulated herbivory on phlorotannins in the brown alga *Ascophyllum nodosum*. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, vol. 157, pp. 139–146. <https://doi.org/10.3354/meps157139>
 28. Pavia H., Toth G. B. Influence of light and nitrogen on the phlorotannin content of the brown seaweeds *Ascophyllum nodosum* and *Fucus vesiculosus*. *Hydrobiologia*, 2000, vol. 440, iss. 1–3, pp. 299–305. <https://doi.org/10.1023/a:1004152001370>
 29. Peckol P., Krane J. M., Yates J. L. Interactive effects of inducible defense and resource availability on phlorotannins in the North Atlantic brown alga *Fucus vesiculosus*. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, vol. 138, pp. 209–217. <https://doi.org/10.3354/meps138209>
 30. Pedersen A. Studies on phenol content and heavy metal uptake in fucoids. *Hydrobiologia*, 1984, vol. 116, iss. 1–3, pp. 498–504. <https://doi.org/10.1007/bf00027732>
 31. Ragan M. A., Jensen A. Quantitative studies on brown algal phenols. II. Seasonal variation in polyphenol content of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. and *Fucus vesiculosus* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1978, vol. 34, iss. 3, pp. 245–258. [https://doi.org/10.1016/s0022-0981\(78\)80006-9](https://doi.org/10.1016/s0022-0981(78)80006-9)
 32. Ragan M. A., Glombitza K. W. Phlorotannins, brown algal polyphenols. In: *Progress in Phycological Research* / F. E. Round, D. J. Chapman (Eds). Bristol, UK : Biopress, 1986, vol. 4, pp. 129–241.
 33. Reboleira J., Silva S., Chatzifragkou A., Niranjan K., Lemos M. F. L. Seaweed fermentation within the fields of food and natural products. *Trends in Food Science & Technology*, 2021, vol. 116, pp. 1056–1073. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2021.08.018>
 34. Rönnberg O., Ruokolahti C. Seasonal variation of algal epiphytes and phenolic content of *Fucus vesiculosus* in a northern Baltic archipelago. *Annales Botanici Fennici*, 1986, vol. 23, no. 4, pp. 317–323.
 35. Ryzhik I. V. Seasonal variations in the metabolic activity of cells of *Fucus vesiculosus* Linnaeus, 1753 (Phaeophyta: Fucales) from the Barents Sea. *Russian Journal of Marine Biology*, 2016, vol. 42, iss. 5, pp. 433–436. <https://doi.org/10.1134/s1063074016050102>
 36. Schoenwaelder M. E. A. The occurrence and cellular significance of physodes in brown algae. *Phycologia*, 2002, vol. 41, iss. 2, pp. 125–139. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-41-2-125.1>
 37. Schoenwaelder M. E. A., Clayton M. N. The presence of phenolic compounds in isolated cell walls of brown algae. *Phycologia*, 1999, vol. 38, iss. 3, pp. 161–166. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-38-3-161.1>
 38. Steinberg P. D. Effects of quantitative and qualitative variation in phenolic compounds on feeding in three species of marine invertebrate herbivores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1988, vol. 120, iss. 3, pp. 221–237. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(88\)90003-2](https://doi.org/10.1016/0022-0981(88)90003-2)
 39. Steinberg P. D. Seasonal variation in the relationship between growth rate and phlorotannin production in the kelp *Ecklonia radiata*. *Oecologia*, 1995, vol. 102, iss. 2, pp. 169–173. <https://doi.org/10.1007/bf00333248>
 40. Van Alstyne K. L., McCarthy III J. J., Husted C. L., Duggins D. O. Geographic variation in polyphenolic levels of Northeastern Pacific kelps and rockweeds. *Marine Biology*, 1999, vol. 133, iss. 2, pp. 371–379. <https://doi.org/10.1007/s002270050476>
 41. Van Alstyne K. L., Whitman S. L., Ehlig J. M. Differences in herbivore preferences, phlorotannin production, and nutritional quality between juvenile and adult tissues from marine brown algae. *Marine Biology*, 2001, vol. 139, iss. 1, pp. 201–210. <https://doi.org/10.1007/s002270000507>

**DAILY DYNAMICS OF POLYPHENOL ACCUMULATION
IN CELLS OF *FUCUS VESICULOSUS* L.
AND *ASCOPHYLLUM NODOSUM* (L.) LE JOLIS
DURING THE POLAR DAY ON THE BARENTS SEA COAST**

I. Ryzhik^{1,2}, E. Kazakova¹, and M. Klindukh¹

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

²Murmansk Arctic University, Murmansk, Russian Federation

E-mail: alaria@yandex.ru

Polyphenols are a group of secondary metabolites that protect the organism from ultraviolet radiation, participate in plant metabolism, and also have therapeutic properties. Studying the dynamics of polyphenol accumulation in brown algae (Phaeophyceae: Fucales) is of considerable interest for understanding the mechanisms of their adaptation to changing environment. The aim of the work is to reveal daily changes in polyphenol content in cells of *Fucus vesiculosus* Linnaeus and *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis inhabiting the Barents Sea coast, to analyze the dependence of their accumulation on light and temperature, and to determine the role of endogenous rhythms and external factors in the regulation of polyphenol metabolism in cells. The study was carried out in July 2022 and 2023 on the Barents Sea coast (both in the natural environment and in a laboratory). The Folin–Ciocalteu spectrophotometric method was used to analyze polyphenol content. The significant daily dynamics of polyphenols was shown. The key changes in their content occur in the natural environment: during the daytime and during low tide, when thalli dry out. During high tide, when thalli are submerged, the concentration of polyphenols does not change. Polyphenol content depends on a combination of light level, temperature, and cycles of drying and rewetting. In a laboratory, the daily rhythm of changes in polyphenol concentration is not preserved, which may indicate a reduced role of endogenous rhythms and the predominant role of environmental factors in the regulation of polyphenol synthesis. The data obtained expand information on Fucales physiological and biochemical features in the Arctic zone, as well as on mechanisms of algal adaptation to the tidal zone of seas. The results can be used in the development of algae aquaculture technology to obtain raw materials with desired properties.

Keywords: polyphenols, Fucales, temperature, light conditions, tidal cycle, polar day, Barents Sea

UDC 593.12(265.72)

**FIRST FINDINGS
OF SOFT-WALLED MONOTHALAMOUS FORAMINIFERA AND GROMIIDS
IN THE MEIOBENTHIC COMMUNITIES OF THE SOUTH CHINA SEA**

© 2026 **N. Sergeeva¹, O. Anikeeva¹, and H. Q. Tran²**

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

²Joint Vietnam–Russia Tropical Science and Technology Research Center, Hanoi, Vietnam

E-mail: alegria@ibss-ras.ru

Received 11.10.2024; revised 26.12.2024;

accepted 21.11.2025.

As a group of marine Protozoa, foraminifera play an important role in marine ecosystems. The data about hard-shelled foraminiferans from the Spratly Islands was reported in results of geological surveys. So far, there is no information on soft-walled foraminifera, for the Spratly Islands and the South China Sea (in Vietnamese, Biển Đông) in particular. This study aims to provide the first data on soft-walled foraminiferans and gromiids of the Truong Sa Archipelago. We also analyzed taxonomical diversity of the meiobenthic communities in bottom sediments and periphyton in aquatic habitats of the archipelago. Sampling was carried out during an expedition to the Spratly Islands in April 2022 at eight stations within a depth range of 6–20 m. Representatives of 20 high-level taxa (phylum, class, and order) were revealed in the composition of the meiobenthic communities of periphyton and bottom sediments in the study area. Among the protozoan hydrobionts, Ciliophora Doflein, 1901, Foraminifera d'Orbigny, 1826 (hard-shelled and soft-walled), and Gromiidea Cavalier-Smith, 2003 were recorded. In this work, particular attention is paid to Protozoa previously unknown for waters of the Vietnamese region: Foraminifera (monothalamous, soft-walled) and Cercozoa (Gromiidea). The former were found at two stations in periphyton; the latter were noted at seven stations in periphyton and at two stations in coral sand. We identified three species of soft-walled foraminifera, and two of those were tentatively assigned to the genera *Bowseria* Sinniger et al., 2008 and *Bathyallogromia* Gooday et al., 2004. Gromiids were represented by nine morphotypes; each morphotype is briefly described in the paper.

Keywords: *Gromia*, monothalamids, South China Sea, Truong Sa Archipelago, soft-walled foraminifera, meiobenthos

The Spratly Islands (Truong Sa Archipelago, Vietnam) have high biodiversity and are of great ecological importance [Latypov, 2012; Tkachenko et al., 2020]. For numerous marine species, coral reefs and atolls off the archipelago serve as 'marine oases' forming habitats for reproduction and migration. The marine area off the Spratly Islands is a critical fishing ground for Vietnam, providing the catch of many commercially valuable species [Nguyen et al., 2020]. Despite the ecological, economic, and political significance of the Spratly Islands, the studies on their marine biodiversity are still limited. In addition, increasing anthropogenic load on islands and surrounding ecosystems could result in extinction of marine species before they are even discovered. Therefore, it is crucial to carry out more research on marine bioresources of the Spratly Islands and assess their role globally.

Corals, fish, and molluscs are the most studied groups of marine hydrobionts off the Spratly Islands. Based on several surveys, Yu. Latypov [2012] listed for this water area 261 species belonging to 71 genera of the order Scleractinia Bourne, 1900. Recently, K. Tkachenko et al. [2020] revealed transformations of coral communities of the archipelago: changes toward the dominance of thermally-resistant

and stress-tolerant coral species. V. Nguyen [2005] identified 332 species of reef fish representing 131 genera of 44 families for four islands of the archipelago. Later, 331 reef fish species belonging to 38 families were recorded during JOMSRE III and JOMSRE IV expeditions [Stockwell, Nguyen, 2008]. V. Tran *et al.* [2023] reported 9 reef fish species from the Spratly Islands, which were noted in the Vietnam Sea for the first time. Representatives of Mollusca, Crustacea, Annelida, and Echinodermata (other groups important for reef ecosystems) were also registered: 443, 128, 93, and 75 species, respectively, were found [Do, Le, 2008]. Interestingly, new Mollusca species are constantly being discovered and described [Sirenko, 2024; Sirenko, Nguyen, 2021, 2022].

Foraminifera, a group of marine Protozoa, play an important role in marine ecosystems. Also, they are used for the assessment of the ecological health of coral reefs [A'ziz *et al.*, 2021]. The information about foraminiferans from the Spratly Islands can be found in results of geological surveys. N. Ngọc and N. Cử [2002] listed 80 Foraminifera species belonging to 40 genera for Barque Canada Reef (Thuyen Chai Island). In other work, N. Ngọc [2018] identified 69 species of 42 genera of Holocene foraminiferans for Pearson Reef (Phan Vinh Island). However, there is still no material on soft-walled foraminifera, in particular for the Spratly Islands and the South China Sea (in Vietnamese, Biển Đông). This study aims to provide the first data on soft-walled foraminifera and gromiids off the archipelago.

MATERIAL AND METHODS

Sampling was carried out during an expedition to the Spratly Islands in April 2022. Periphyton was sampled at eight stations (TS1–TS8), while benthos was sampled at seven stations (except for TS5) (Fig. 1, Table 1). Periphytonic samples included dead corals and macroalgae, while the benthic ones were coral sediments. They were sampled at depths of 6–20 m by scuba diving. Periphyton fauna was studied on complex types of substrates (Table 1). At all the stations, bottom sediments inhabited by benthic fauna were white coral sand.

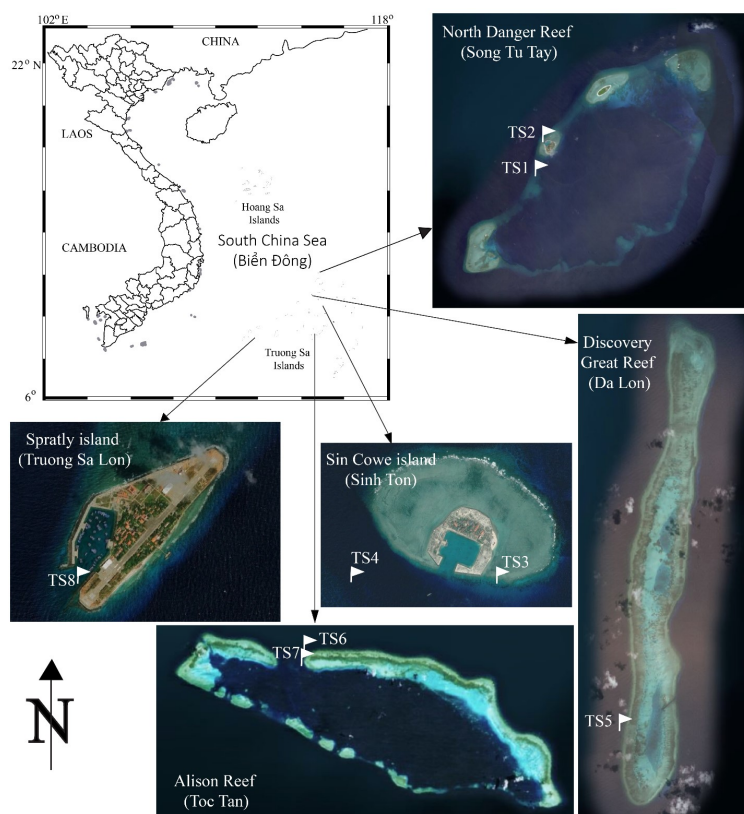


Fig. 1. Map of sampling stations TS1–TS8 marked with flags

Рис. 1. Карта станций отбора проб TS1–TS8, обозначенных флажками

Table 1. Stations of soft-walled foraminifera sampling on the Spratly Islands (Truong Sa Archipelago, Vietnam). Substrate type: R, rock; RB, rubble; SD, sand; HC, hard coral; SC, soft coral; SP, sponge; MA, macroalgae. Parameters: T, temperature, °C; EC, conductivity, mS·cm⁻¹; TDS, total dissolved solids, g·L⁻¹; S, salinity, ‰

Таблица 1. Станции отбора проб мягкораковинных фораминифер на островах Спратли (архипелаг Чьюнг Ша, Вьетнам). Тип субстрата: R — скала; RB — щебень; SD — песок; HC — твёрдый коралл; SC — мягкий коралл; SP — губка; MA — макроводоросли. Параметры: T — температура, °C; EC — электропроводность, мС·см⁻¹; TDS — общее количество растворённых твёрдых веществ, г·л⁻¹; S — солёность, ‰

Station	Location	Coordinates	Depth, m	Substrate type	Physical parameters of surface water			
					T	EC	TDS	S
TS1	North Danger Reef (Song Tu Tay)	11°41'64.6"N, 114°32'55.4"E	14	R + RB + SD	+29.6	48.28	26.06	31.15
TS2	North Danger Reef (Song Tu Tay)	11°43'15.9"N, 114°32'78.4"E	7	R + RB + SD	+29.4	48.16	26.00	31.10
TS3	Sin Cowe Island (Sinh Ton)	9°88'12.5"N, 114°33'16.3"E	7	HC + SC + R + SD	+29.1	48.18	25.96	31
TS4	Sin Cowe Island (Sinh Ton)	9°88'10.1"N, 114°32'06.6"E	10	HC + SC + R + RB + SD	+29.6	49.61	26.69	32.1
TS5	Discovery Great Reef (Da Lon)	10°01'30.2"N, 113°84'18.0"E	20	HC + SC + R	+29.5	49.02	26.46	31.69
TS6	Alison Reef (Toc Tan)	8°83'34.5"N, 113°95'12.1"E	6	SC + R + RB + SD	+32.5	48.9	26.53	32.02
TS7	Alison Reef (Toc Tan)	8°82'79.2"N, 113°95'09.3"E	20	HC + SC + R + RB + SD + SP	+29.9	49.31	26.62	31.9
TS8	Spratly Island (Truong Sa Lon)	8°64'19.0"N, 111°91'60.9"E	7	R + RB + SD + MA	+31.4	48.85	26.15	31.36

The samples were fixed with Lugol's iodine, and later processed and analyzed in IBSS laboratory (Sevastopol). The samples were washed through two sieves: the upper one with a mesh size of 1 mm, and the lower one with a mesh size of 63 µm.

Detailed microscopic analysis of soft-walled foraminifera and gromiids was performed under MSP-2 (Russia), Olympus CX41 (Philippines), Nikon (Japan), and Mikmed-6 (Russia) microscopes (magnification of 400×) equipped with photo cameras connected to a computer.

RESULTS

During our studies of the meiobenthic communities of the northwestern Russian shelf of the Sea of Japan [Sergeeva, Anikeeva, 2023], we revealed protozoans, namely soft-walled foraminifera and gromiids. However, they had not been previously known for this region. Therefore, they were not considered as an integral part of the benthic communities, and their role in benthic ecosystems was not estimated. We suggest that it is important to draw the attention of researchers to taxonomic diversity of the benthic fauna and the distribution of these protozoans in the course of further studies of the meiobenthic communities in the waters of Vietnam (the Spratly Islands, Truong Sa Archipelago).

In the study area, the meiobenthic communities of periphyton and bottom sediments include representatives of 20 high-level taxa (phylum, class, and order). Among Protozoa hydrobionts, we recorded species of Ciliophora Doflein, 1901, Foraminifera d'Orbigny, 1826 (hard-shelled and soft-walled), and Cercozoa Cavalier-Smith, 1998 (Gromiidea). The other hydrobionts belonged to the multicellular fauna, and two representatives were not identified to a high level. The data on the occurrence of different taxa in biotopes of periphyton and bottom sediments (white coral sand) is provided in Table 2.

Table 2. Taxonomic composition of meiobenthos in biotopes of periphyton (Pe) and bottom sediments (Bo) in the study water area of the Truong Sa Archipelago (Pe/Bo)**Таблица 2.** Таксономический состав мейобентоса в биотопах перифитона (Pe) и донных отложений (Bo) в исследованной акватории архипелага Чьюнг Ша (Pe/Bo)

Taxon	Station number							
	TS1	TS2	TS3	TS4	TS5	TS6	TS7	TS8
	Pe/Bo	Pe/Bo	Pe/Bo	Pe/Bo	Pe/Bo	Pe/Bo	Pe/Bo	Pe/Bo
Ciliophora Doflein, 1901	-/+	-/+	-/+	-/+	-/-	-/-	-/+	-/+
Foraminifera d'Orbigny, 1826:								
hard-shelled	+/+	+/+	+/+	+/+	+/-	+/+	+/+	+/+
soft-walled	-/-	+/-	-/-	-/-	-/-	-/-	+/-	-/-
Gromiidea Cavalier-Smith, 2003	+/+	+/+	+/-	+/-	+/-	-/-	+/-	+/-
Nematoda Rudolphi, 1808	+/+	+/+	+/+	+/+	+/-	+/+	+/+	+/+
Polychaeta Grube, 1850	+/+	+/+	+/+	+/+	+/-	-/+	+/+	+/+
Turbellaria Ehrenberg, 1831	-/-	+/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-
Mollusca								
Gastropoda Cuvier, 1795	-/+	-/+	+/+	-/+	-/-	+/-	+/-	+/-
Bivalvia Linnaeus, 1758	-/+	-/+	-/+	-/-	-/-	-/-	-/-	-/+
Polyplacophora Gray, 1821	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	+/-
Arthropoda								
Harpacticoida Sars G. O., 1903	+/+	+/+	-/+	+/+	+/-	+/+	+/+	+/+
Amphipoda Latreille, 1816	-/-	-/-	-/+	-/-	-/-	+/-	+/-	+/+
Tanaidacea Dana, 1849	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	+/-	-/-	-/-
Isopoda Latreille, 1816	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/+	+/-	+/-
Ostracoda Latreille, 1802	+/+	-/+	-/-	-/+	-/-	+/+	+/-	+/+
Pantopoda Gerstäcker, 1863	-/-	-/+	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-
Nauplia (Decapoda) Latreille, 1802	-/-	-/+	-/+	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-
Chironomidae	-/-	-/-	+/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-
Arachnida Cuvier, 1812	+/+	+/+	+/-	-/+	+/-	+/+	+/+	+/+
Chaetognatha	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-	-/+	+/+
Echinodermata Klein, 1778	-/-	-/+	-/+	-/+	-/-	-/+	+/+	-/+
Unknown 1	-/-	-/+	+/-	-/-	-/-	-/+	-/-	-/-
Unknown 2	-/-	-/-	-/+	-/-	-/-	-/-	-/-	-/-

In this paper, we focus on the groups of Protozoa: soft-walled foraminifera and gromiids, new for aquatic habitats within the archipelago. We identified three representatives of soft-walled foraminifera and nine species of gromiids inhabiting periphyton and coral sand. Morphometrically, gromiids did not exceed 400 μm , while soft-walled foraminifera ranged 600–1,150 μm . The spots of their occurrence are indicated in Table 2. Brief description of each representative of the studied groups is given below. The abbreviation used below, SCS, stands for the South China Sea. The designation used below, coefficient C, stands for length/width ratio.

Bowseria-like sp. SCS. The test is elongated, large (1,150 \times 190 μm), with single simple aperture (Fig. 2B). The test wall is thin and transparent. The cytoplasm is dark, homogeneous, fine-grained (Fig. 2A). Coefficient C is about 6. The main morphological traits (the shape and size of the test, single terminal aperture, and the thin and transparent wall) allow assigning this specimen to the genus *Bowseria* [Sinniger et al., 2008] on this stage of our research. Distribution: Vietnam, sta. TS2, periphyton.

Bathyallogromia sp. SCS. This species is morphologically similar to *Bathyallogromia* sp. 2 found by us in the Black Sea at depths of 120 and 130 m [Sergeeva et al., 2010, see pl. 1, Fig. J]. The test is large (610 \times 480 μm), more or less spherical (Fig. 2C), with a simple aperture (80 μm in diameter)

that does not project beyond the general outline of the test (Fig. 2D). The cytoplasm occupies the entire test and contains various small inclusions. A 'peduncular sheath' (this common term indicates the internal channel from the aperture to the inside of the cytoplasm) is clearly developed. A nucleus is not clearly visible. Coefficient C is about 1.27. Distribution: Vietnam, sta. TS7, periphyton.

Allogromiid sp. 1SCS. The test is large ($900 \times 700 \mu\text{m}$), rounded, with wide simple aperture (Fig. 2E). The test wall is thin and transparent. The cytoplasm is dark, homogeneous (Fig. 2F). Coefficient C is about 1.3. Distribution: Vietnam, sta. TS2, periphyton.

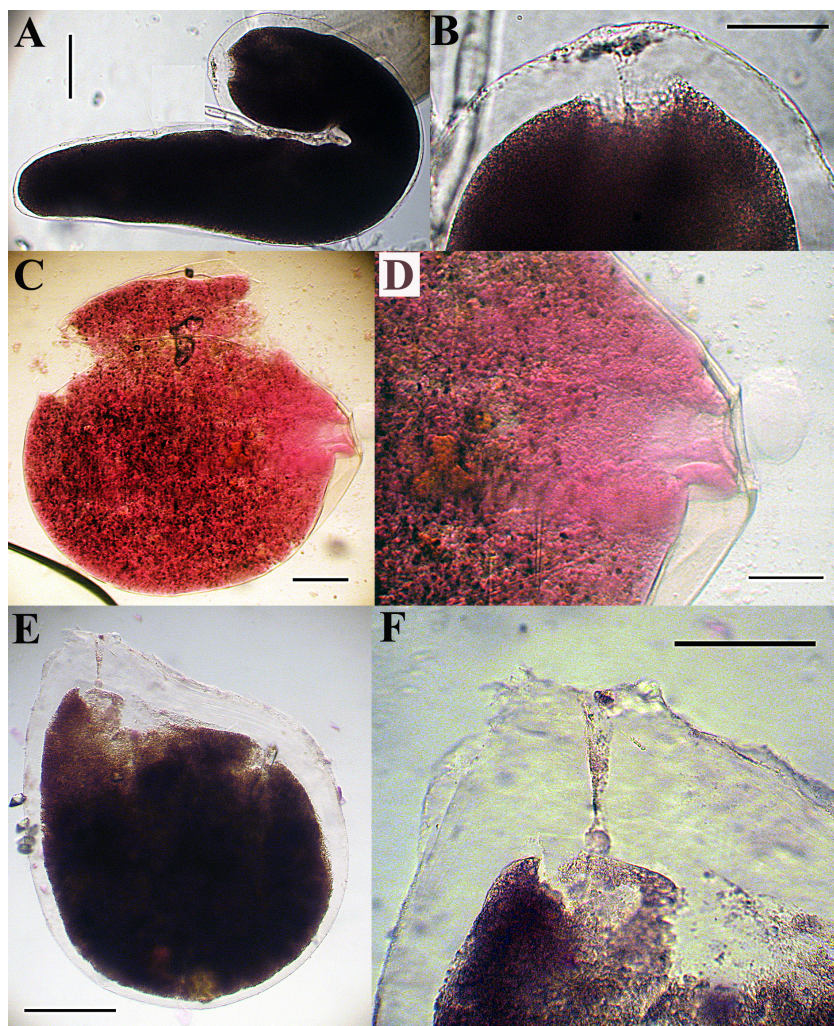


Fig. 2. Soft-walled foraminifera from the study area in the South China Sea. *Bowseria*-like sp. SCS: A, general view; B, aperture. *Bathyallogromia* sp. SCS: C, general view; D, aperture. Allogromiid sp. 1SCS: E, general view; F, aperture. Scale bars are $100 \mu\text{m}$ (A, C, F), $50 \mu\text{m}$ (B, D), and $200 \mu\text{m}$ (E)

Рис. 2. Мягкораковинные фораминиферы из исследуемого района Южно-Китайского моря. *Bowseria*-like sp. SCS: A — общий вид; B — апертура. *Bathyallogromia* sp. SCS: C — общий вид; D — апертура. Allogromiid sp. 1SCS: E — общий вид; F — апертура. Масштабная линейка — $100 \mu\text{m}$ (A, C, F), $50 \mu\text{m}$ (B, D) и $200 \mu\text{m}$ (E)

Gromia sp. 1SCS. This specimen has average-sized ($370 \times 275 \mu\text{m}$), oval test (Fig. 3A) with the thin wall (Fig. 3B) and heterogeneous brownish cytoplasm. Oral capsule is not visible. Coefficient C is about 1.3. Distribution: Vietnam, sta. TS8, periphyton.

Gromia sp. 2SCS. Almost spherical cell ($200 \times 190 \mu\text{m}$) is filled with homogeneous dark cytoplasm (Fig. 3C). The test wall is thin and transparent (Fig. 3D). Oral capsule is not visible. Coefficient C is 1.05. Distribution: Vietnam, sta. TS8, periphyton.

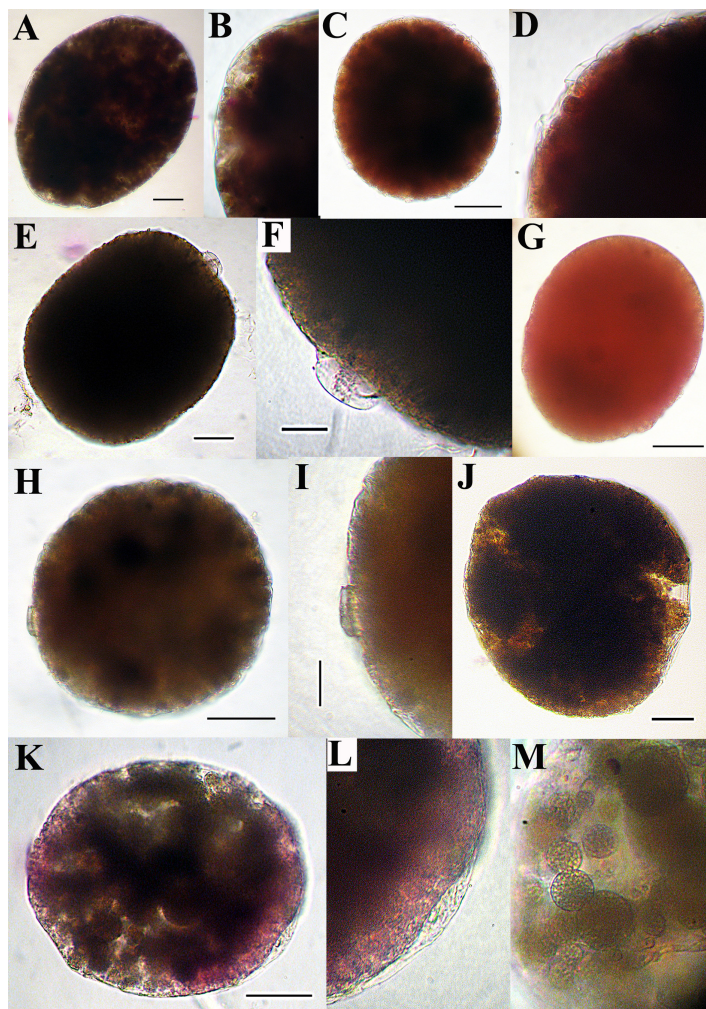


Fig. 3. Gromiids from the study area in the South China Sea. *Gromia* sp. 1SCS: A, general view; B, test wall. *Gromia* sp. 2SCS: C, general view; D, test wall. *Gromia* sp. 3SCS: E, general view; F, oral capsule. *Gromia* sp. 4SCS: G, general view. *Gromia* sp. 5SCS: H, general view; I, oral capsule. *Gromia* sp. 7SCS: J, general view. *Gromia* sp. 6SCS: K, general view; L, oral capsule; M, protoplasm content. Scale bars are 50 μm (A, C, E, G, H, J, K) and 20 μm (F, I)

Рис. 3. Громии из исследуемого района Южно-Китайского моря. *Gromia* sp. 1SCS: A — общий вид; B — стенка раковины. *Gromia* sp. 2SCS: C — общий вид; D — стенка раковины. *Gromia* sp. 3SCS: E — общий вид; F — ротовая капсула. *Gromia* sp. 4SCS: G — общий вид. *Gromia* sp. 5SCS: H — общий вид; I — ротовая капсула. *Gromia* sp. 7SCS: J — общий вид. *Gromia* sp. 6SCS: K — общий вид; L — ротовая капсула; M — содержимое протоплазмы. Масштабная линейка — 50 мкм (A, C, E, G, H, J, K) и 20 мкм (F, I)

Gromia sp. 3SCS. The rectangular-oval test is $280 \times 230 \mu\text{m}$ in size (Fig. 3E). Oral capsule looks like a convex transparent structure and has a diameter of 30 μm (Fig. 3F). The cytoplasm is dark and dense. Coefficient C is 1.2. Distribution: Vietnam, sta. TS1, periphyton.

Gromia sp. 4SCS. This specimen is similar with *Gromia* sp. 1SCS (see Fig. 3A) in the shape of the test. Oral capsule is also not visible. However, *Gromia* sp. 4SCS (Fig. 3G) is smaller ($210 \times 180 \mu\text{m}$) and has a light brown, almost orange cytoplasm. Coefficient C is about 1.1. Distribution: Vietnam, sta. TS1, periphyton.

Gromia sp. 5SCS. The test is spherical ($180 \times 180 \mu\text{m}$) (Fig. 3H), with heterogeneous brown cytoplasm and small but clearly visible oral capsule (Fig. 3I) in the form of a short cap (23 μm in diameter). Coefficient C is equal to 1. Distribution: Vietnam, sta. TS1, periphyton.

Gromia sp. 6SCS. The test is almost spherical ($210 \times 190 \mu\text{m}$). The cytoplasm is heterogeneous (Fig. 3K), with many little rounded inclusions (Fig. 3M). The test wall is thin, in one spot forming a small protrusion like an oral capsule (Fig. 3L). Coefficient C is about 1.1. Distribution: Vietnam, sta. TS1, periphyton.

Gromia sp. 7SCS. This species resembles *Gromia* sp. 2SCS (see Fig. 3C) in spherical form of the test and the absence of obvious oral capsule (Fig. 3J). However, *Gromia* sp. 7SCS is larger ($310 \times 290 \mu\text{m}$) than the second species. Also, it has a lighter and less dense cytoplasm. Coefficient C is about 1.06. Distribution: Vietnam, sta. TS1, periphyton; sta. TS5, periphyton; and sta. TS2, bottom sediments.

Gromia sp. 8SCS. The test is spherical (Fig. 4A) and not large ($280 \times 240 \mu\text{m}$). The oral capsule ($34 \mu\text{m}$ in diameter) is slightly flattened and nipple-like in shape (Fig. 4B). The cytoplasm is dense and dark. Coefficient C is about 1.16. Distribution: Vietnam, sta. TS1, periphyton.

Gromia sp. 9SCS. The test is rounded, slightly elongated ($260 \times 210 \mu\text{m}$). The cytoplasm is heterogeneous, taupe (Fig. 4C). The oral capsule is a small protrusion of the thin test wall with a diameter of $36 \mu\text{m}$ (Fig. 4D). Coefficient C is about 1.2. Distribution: Vietnam, sta. TS1, periphyton.

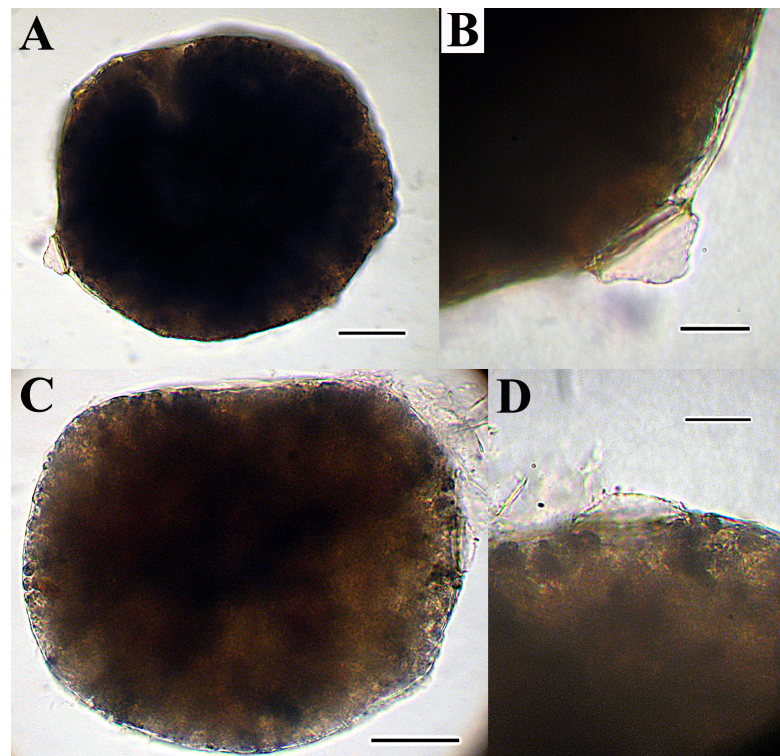


Fig. 4. Gromiids from the study area in the South China Sea (the continuation). *Gromia* sp. 8SCS: A, general view; B, oral capsule. *Gromia* sp. 9SCS: C, general view; D, oral capsule. Scale bars are $50 \mu\text{m}$ (A, C) and $20 \mu\text{m}$ (B, D)

Рис. 4. Громии из исследованного района в Южно-Китайском море (продолжение). *Gromia* sp. 8SCS: А — общий вид; В — ротовая капсула. *Gromia* sp. 9SCS: С — общий вид; D — ротовая капсула. Масштабная линейка — $50 \mu\text{m}$ (А, С) и $20 \mu\text{m}$ (В, D)

DISCUSSION

Soft-walled foraminifera and gromiids, an important component of marine meiobenthos, are almost unknown for the South China Sea, including the Spratly Islands (Truong Sa Archipelago, Vietnam). Thus, all soft-walled foraminifera and gromiids considered in the present study are the first records for this marine region.

These protozoans are involved in the organic matter cycle of bottom ecosystems [Sergeeva, Anikeeva, 2018, 2023], and inhabit various depths and biotopes of the South China Sea and adjacent water areas. They definitely require further detailed study. The list of monothalamous foraminifera and gromiids presented in this paper should be regarded as preliminary, as it will undoubtedly be supplemented during further research.

Conclusions. Despite the environmental importance of the Spratly Islands (Truong Sa Archipelago, Vietnam), the biodiversity of this marine region is poorly studied. Many groups of marine hydrobionts, such as soft-walled foraminifera and gromiids, remain unknown from this area. This survey provides the first data on soft-walled foraminifera and gromiids of the Spratly Islands. There, three representatives of soft-walled Foraminifera and nine *Gromia* species are recorded for the first time. None of them could be classified down to the species level which indicates the high specificity of their morphological traits. Therefore, further studies should be conducted to determine whether they represent new species for this marine region.

This work was carried out within the framework of IBSS state research assignment “Biodiversity as the basis for the sustainable functioning of marine ecosystems, criteria and scientific principles for its conservation” (No. 124022400148-4). This study was partly supported by the Joint Vietnam–Russia Tropical Science and Technology Research Center (grant No. KCB-TS03).

REFERENCES

1. A'ziz A. N. A., Minhat F. I., Pan H. J., Shaari H., Saelan W. N. W., Azmi N., Manaf O. A. R. A., Ismail M. N. Reef foraminifera as bioindicators of coral reef health in southern South China Sea. *Scientific Reports*, 2021, vol. 11, iss. 1, art. 8890 (13 p.). <https://doi.org/10.1038/s41598-021-88404-3>
2. Do C. T., Le T. T. [Benthic animals in some main islands of Truong Sa archipelago]. *Sea Magazine Vietnam*, 2008, vol. 10, pp. 11–19. (in Vietnamese).
3. Latypov Yu. Ya. Spratly archipelago as a potential reserve for recovery of biodiversity in coastal and island reefs of Vietnam. *Marine Science*, 2012, vol. 2, no. 4, pp. 34–38. <https://doi.org/10.5923/j.ms.20120204.02>
4. Ngoc N. Holocene foraminiferal fauna at the region of Phan Vinh Island, Truong Sa archipelago and some related problems. *Vietnam Journal of Marine Science and Technology*, 2018, vol. 18, no. 1, pp. 39–51. (in Vietnamese). <https://doi.org/10.15625/1859-3097/18/1/12579>
5. Nguyen V. Q. Species composition and ecological distribution characteristics of coral reef fish communities in the islands Da Tay, Toc Tan, Sinh Ton, and Da Nam, Truong Sa archipelago. *Vietnam Fisheries Journal*, 2005, vol. 11, pp. 21–24. (in Vietnamese).
6. Nguyen V. Q., Dinh V. N., Tran D. L., Vu M. H., Dao M. D., Nguyen V. C., Tran V. P., Nguyen T. H. L. Establishing a model of sustainable mariculture development for Thuyen Chai Reef (Barque Canada Reef), Truong Sa islands district, Khanh Hoa province. *Vietnam Journal of Marine Science and Technology*, 2020, vol. 20, no. 4B, pp. 419–431. (in Vietnamese).
7. Ngoc N., Cũ N. H. Foraminiferal fauna and their role in sedimentary formation in the Thuyen Chai coral reef, Truong Sa archipelago, Vietnam. *Vietnam Journal of Earth Sciences*, 2002, vol. 24, no. 4, pp. 306–310. (in Vietnamese).
8. Sergeeva N. G., Anikeeva O. V. First investigations of benthic soft-walled foraminifera and gromiids (Protozoa) in the northwestern Sea of Japan. *Russian Journal of Marine Biology*, 2023, vol. 49, iss. 6, pp. 435–452. <https://doi.org/10.1134/s106307402306007x>
9. Sergeeva N. G., Anikeeva O. V. *Soft-shelled Foraminifera of the Black Sea and the Sea of Azov* / A. O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research. Simferopol : ARIAL, 2018, 156 p. <https://doi.org/10.21072/978-5-907118-84-3>
10. Sergeeva N. G., Anikeeva O. V., Gooday A. J. Soft-shelled, monothalamous foraminifera from the oxic/anoxic interface (NW Black Sea). *Micropaleontology*, 2010, vol. 56, no. 3–4, pp. 393–407.
11. Sinniger F., Lecroq B., Majewski W., Pawlowski J. *Bowseria arctowskii* gen. et sp. nov., new monothalamous foraminiferan from the Southern Ocean. *Polish Polar Research*, 2008, vol. 29, no. 1, pp. 5–15.
12. Sirenko B. Molluscs of the genus *Leptoplax* (Mollusca: Polyplacophora) from Spratly Islands, South China Sea. *Ruthenica*, 2024, vol. 34, no. 1, pp. 7–14. [https://doi.org/10.35885/ruthenica.2024.34\(1\).2](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2024.34(1).2)
13. Sirenko B. I., Nguyen T.-T. One more new species of the genus *Acanthochitona* (Mollusca: Polyplacophora) from the Spratly Islands. *Zoosystematica*

- Rossica*, 2022, vol. 31, no. 2, pp. 169–175. <https://doi.org/10.31610/zsr/2022.31.2.169>
14. Sirenko B. I., Nguyen T.-T. Species of the genus *Acanthochitona* (Mollusca: Polyplacophora) from the Spratly Islands, South China Sea. *Zoosystematica Rossica*, 2021, vol. 30, no. 1, pp. 78–93. <https://doi.org/10.31610/zsr/2021.30.1.78>
 15. Stockwell B., Nguyen V. L. The stock of coral reef fish in the northern Truong Sa archipelago: Summary of survey results of JOMSRE III and JOMSRE IV expeditions. In: *Proceedings of the Conference on the Results of the Philippines–Vietnam Joint Oceanographic and Marine Scientific Research Expedition in the South China Sea*, 26–29 March 2008, Ha Long City, Vietnam / A. C. Alcalá (Ed.). [Ha Long City, Vietnam], 2008, pp. 251–267. (in Vietnamese).
 16. Tkachenko K. S., Hoang D. T., Nguyen H. D. Ecological status of coral reefs in the Spratly Islands, South China Sea (East Sea), and its relation to thermal anomalies. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2020, vol. 238, art. 106722 (14 p.). <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106722>
 17. Tran V. D., Vu Q. T., Hoang T. T. D. New records of nine fish species from the East Vietnam Sea. *Aquaculture, Aquarium, Conservation & Legislation – International Journal of the Bioflux Society*, 2023, vol. 16, iss. 6, pp. 3296–3315.

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ МЯГКОРАКОВИННЫХ МОНОТАЛАМУСНЫХ ФОРАМИНИФЕР И ГРОМИИД В МЕЙОБЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЮЖНО-КИТАЙСКОГО МОРЯ

Н. Г. Сергеева¹, О. В. Аникеева¹, Х. К. Чан²

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

²Совместный российско-вьетнамский тропический научно-исследовательский и технологический центр,
Ханой, Вьетнам
E-mail: alegria@ibss-ras.ru

Фораминиферы как группа морских простейших играют важную роль в морских экосистемах. Информация о фораминиферах с твёрдой раковиной с островов Спратли представлена в результатах геологических исследований. Сведения о мягкораковинных фораминиферах, в частности на островах Спратли и в Южно-Китайском море (Biển Đông по-вьетнамски), до сих пор отсутствуют. Целью настоящего исследования было предоставить первые данные о мягкораковинных фораминиферах и громиидах на архипелаге Чыонг Ша (Южно-Китайское море, Вьетнам), а также оценить таксономическое разнообразие сообществ мейобентоса в донных отложениях и перифитоне в водных местообитаниях архипелага. Образцы собраны во время экспедиции на острова Спратли в апреле 2022 г. на восьми станциях в диапазоне глубин 6–20 м. В составе сообществ мейобентоса перифитона и донных осадков в исследуемом районе отмечены представители 20 таксонов высокого ранга (тип, класс и отряд). Среди простейших зарегистрированы Ciliophora Doflein, 1901, Foraminifera d'Orbigny, 1826 (твёрдо- и мягкораковинные) и Gromiidea Cavalier-Smith, 2003. Особое внимание уделено простейшим, ранее неизвестным для вод вьетнамского региона, — Foraminifera (однокамерные, мягкораковинные) и Cercozoa (Gromiidea). Первые отмечены на двух станциях в перифитоне; вторые зарегистрированы на семи станциях в перифитоне и на двух станциях в коралловом песке. Выявлено три вида мягкораковинных фораминифер; два из них предварительно отнесены к родам *Bowseria* Sinniger et al., 2008 и *Bathyallogromia* Gooday et al., 2004. Громии представлены девятью морфотипами. Приведено краткое описание каждого представителя изученных групп.

Ключевые слова: *Gromia*, моноталамиды, Южно-Китайское море, архипелаг Чыонг Ша, мягкораковинные фораминиферы, мейобентос

UDC 582.26/.27-152.644(265.57+265.72)

EPIPHYTISM AMONG ALGAE OF CORAL REEFS AND ROCKY ECOSYSTEMS IN THE SOUTH CHINA AND EAST CHINA SEAS

© 2026 E. Titlyanov¹, T. Titlyanova¹, O. Belous¹, and X. Li^{2,3}

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

²State Key Laboratory of Marine Resource Utilization in South China Sea, College of Marine Science,
Hainan University, Haikou, China

³Key Laboratory of Tropical Marine Bioresources and Ecology, South China Sea Institute of Oceanology,
Chinese Academy of Sciences, Guangzhou, China

E-mail: ksu_bio@mail.ru

Received 12.11.2024; revised 15.01.2025;
accepted 21.11.2025.

Epiphytism is a natural phenomenon widespread in coastal ecosystems of the World Ocean. Epiphytes are plants (algae) that grow on other plants (algae), do not compete with other organisms for substrate, and receive primarily physical support from their host. However, epiphytes are also known to have negative effects on host algae: they can reduce their productivity, cause morphological anomalies, reduce the structural strength of algal layers, and facilitate the detachment of a host thallus from the substrate during storms. This study examines the species composition and life forms of epiphytic algae in several biogeographic regions of the World Ocean, analyzes the floristic differences revealed in these regions, and determines their causes. Macroalgae were sampled in the upper, middle, and lower intertidal zones, as well as in the upper subtidal zone, on coral reefs in the South China and East China seas. Samples were collected from three randomly selected quadrats (1 m² in area) and beyond. Each sample was examined for the presence of epiphytes. In total, over 1,000 thalli containing epiphytes were sampled and analyzed. For the period from 1995 to 2019, the species richness, composition and distribution of epiphytic algae assemblages in ecosystems of coral reefs and hard substratum reefs in the South China Sea (Central and Southern Vietnam, Hainan Island) and East China Sea (islands of the Ryukyu and Amakusa archipelagos) were studied for the first time. More than 700 species and taxonomic forms of marine plants were registered and identified in these four regions; out of those, about 33% were found in epiphytic life form. The highest number of seaweed species was noted for coral reefs of Hainan Island (526); the lowest number of species was recorded for coastal aquatic ecosystems of the Amakusa Archipelago islands (320). The relative number of epiphytic species of algae to total number of seaweed species was the highest on the Amakusa islands. Among all the registered species of epiphytic algae, about 40% were found in obligate form, and more than 50% were facultative epiphytes. The study areas differed in the species composition of epiphytes; only 30% of species were common. The most area-specific epiphytes were recorded on the Amakusa Archipelago islands. The causes and conditions of the widespread development of epiphytism among seaweeds in various biogeographic regions of the World Ocean are discussed. The supplement to the article contains descriptions of the morphology and anatomy of thalli of 40 widespread species of epiphytes. The descriptions are provided with color photographs and elements of morphological and anatomical structures.

Keywords: marine algae, epiphytes, coral reefs, species composition

While seaweed communities are formed, some algal species settle on thalli of other species. This natural phenomenon, called epiphytism, is widespread in coastal ecosystems of the World Ocean. Epiphytism is part of a broader ecological phenomenon, epibiosis. The latter is one of complex types of interaction between organisms found in nature, when an organism grows on another, usually without parasitizing it [Wahl, 1989]. In epibiosis, the ecological relationship between the ‘basiphyte’ (= host) and the ‘epibiont’ (= species growing on the host) can be highly variable under the effect of environmental factors: light, temperature, and direct physical or chemical exposure [Thorner et al., 2016]. Epiphytes are plants that grow on other plants, bypassing competition with other organisms for substrate and receiving mostly physical support from their host [Potin, 2012].

Epiphytism in marine coastal ecosystems has been investigated since the late 19th century [Boye, 1986]. The main directions in the study of this natural phenomenon in the 20th century were the taxonomic identification of epiphytic algae and their inventory in some areas of the World Ocean, including the South China and East China seas (*e. g.*, [Abbott, Hollenberg, 1976; Pham, 1969; Segawa, Kamura, 1960; Tseng, 1983]). In the early 21st century, the key aspect of research was the analysis of epiphytism in the industrial cultivation of algae (*e. g.*, [Chirapart et al., 2022; Sahu et al., 2020]), as well as in relation to global climate changes [Albert et al., 2020]. Less attention was paid to floristic investigations of the diversity and species composition of epiphytes in algal communities in different regions of the World Ocean [Belous et al., 2021; Potin, 2012; Tsutsui et al., 2005].

The negative effect of epiphytes on the production of basiphytes is known. The settlement of epi- and endophytes often causes morphological anomalies in the host algae, which can lead to the destruction of basiphyte tissues [Correa, McLachlan, 1992, 1994; Sánchez et al., 1996], decline in the structural strength of layers, and detachment of thalli from the substrate during storms [Lein et al., 1991]. Epiphytes, when they are massively settled on thalli of macroalgae and leaves of seagrasses, shade the latter ones and significantly reduce their production [Friedlander, 1992], but at the same time, protect them from drying out in the intertidal zone of the shelf.

Epiphytic biofilms on leaves of seagrasses and thalli of macrophytes affect biogeochemical processes and chemical conditions directly in the habitat of the plant community (phyllosphere). Thus, at night, hypoxia (oxygen-free conditions) can occur at the interface between a thallus (leaf) and epiphytes, which noticeably reduces the rate of respiration of the basiphyte and also leads to the harmful formation of nitric oxide through denitrification. In the light, the formation of an epiphytic biofilm often results in reduction in photosynthetic activity due to epiphyte-induced shading caused by epiphytes in combination with accumulation of O₂ and a decrease in CO₂ concentration in the microenvironment [Brodersen, Kühl, 2022].

The studies of epiphytic algae (along with seaweeds of other life forms) in the South China and East China seas were carried out primarily by Chinese, Vietnamese, and Japanese researchers within the 1930s–1980s (*e. g.*, [Pham, 1969; Segawa, Kamura, 1960; Tseng, 1983]) and were limited to determining the taxonomic status of epiphytic algae.

From the 1980s to the 2010s, we conducted an inventory study of the benthic marine flora off the coast and islands of Southern and Central Vietnam, Hainan Island (China), and islands of the Ryukyu and Amakusa archipelagos (Fig. 1A–H).

In these regions, we carried out an inventory of the current marine benthic algal flora; also, we analyzed species, as well as life form diversity and taxonomic composition of individual algal communities. The effect of environmental factors, such as climatic conditions, seasonality, and water eutrophication, on species diversity of marine algae was studied as well. The results of these surveys are partially published [Titlyanov, Titlyanova, 2012; Titlyanov et al., 2014, 2017, 2018, 2019a, b; Titlyanova et al., 2014].

One of the aims of this work is to investigate species and life form diversity of seaweeds capable of growing epiphytically in certain areas of the tropical biogeographic region of the South China Sea and in the warm temperate region of the East China Sea. Another aim is to analyze the floristic differences revealed in the study areas and try to find out the reasons for these differences. Additionally, we considered it useful to provide photographs and descriptions of epiphytic algae that are common in the study areas.

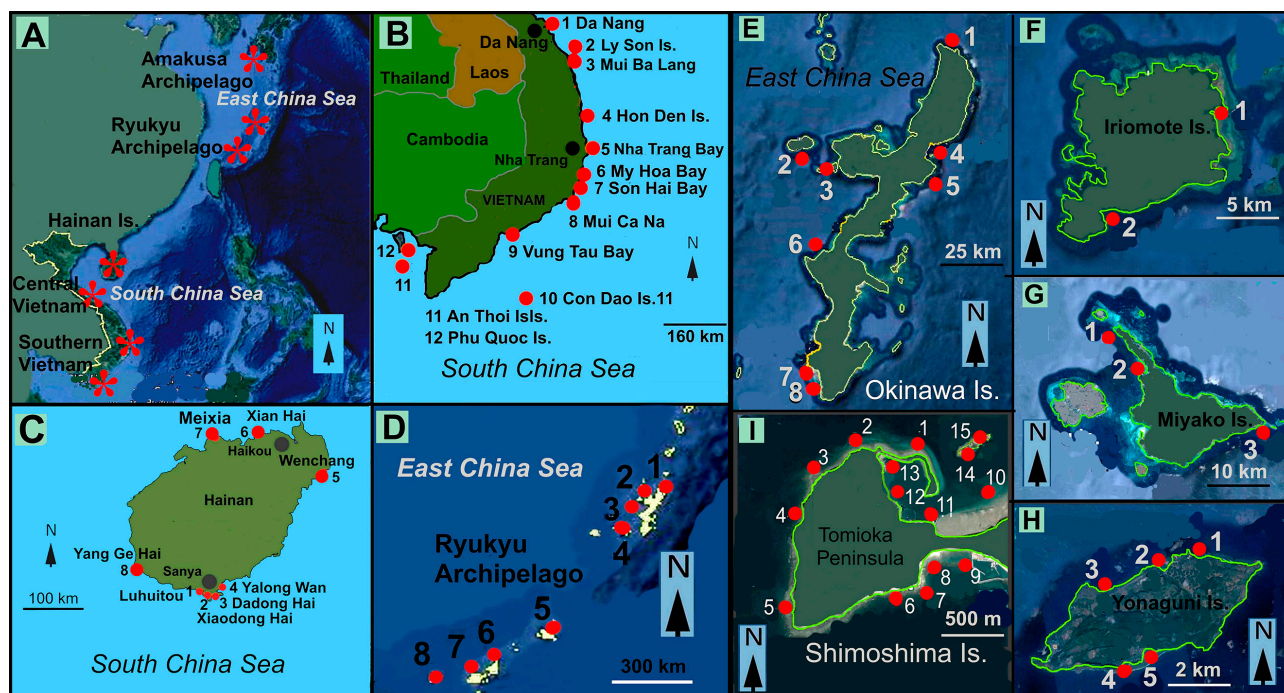


Fig. 1. Sites of algal sampling off the mainland coast and islands in the South China and East China seas. A, schematic map of the South China and East China seas; sampling sites are marked with red asterisks. B, sampling sites off the coast and islands in Central and Southern Vietnam. C, sampling sites off the coast of Hainan. D, schematic map of islands of the Ryukyu Archipelago and sampling sites: 1, Okinawa Island; 2, Sesoko Island; 3, Ieshima Island; 4, Akajima Island; 5, Miyako Island; 6, Ishigaki Island; 7, Iriomote Island; 8, Yonaguni Island. E, sampling sites in Okinawa Prefecture: 1, Cape Hedo; 2, Ieshima Island; 3, Sesoko Island; 4, Oura Bay; 5, Cape Henoko; 6, Maeda coast; 7, 8, Arasaki Beach; 9, Ohdo coast. F, sampling sites off the coast of Iriomote Island: 1, Hoshidate coast; 2, Kanoka coast. G, sampling sites off the coast of Miyako Island: 1, 2, Karimata coast; 3, Cape Higashi-Hennazaki. H, sampling sites off the coast of Yonaguni Island: 1–3, Sonai locality; 4, Higawa Bay; 5, Tojima coast. I, Shimoshima Island and Tsujishima Island (Amakusa Archipelago), sampling sites along Tomioka Peninsula: Magarizaki coast (sites 1, 2); Akaiwa coast (sites 3, 4); Shikizaki Bay (site 5); Shiraiwazaki Bay (sites 6–8); Reihoku coast (site 9); Tomioka Harbor (sites 10–13); Tsujishima Island (sites 14, 15)

Рис. 1. Места отбора проб водорослей на материковом побережье и островах Южно-Китайского и Восточно-Китайского морей. А — схематическая карта Южно-Китайского и Восточно-Китайского морей; места отбора проб отмечены красными звездочками. В — места отбора проб в побережье и на островах Центрального и Южного Вьетнама. С — места отбора проб в побережье острова Хайнань. D — схематическая карта островов архипелага Рюкю с точками отбора проб: 1 — остров Окинава; 2 — остров Сесоко; 3 — остров Иэдзима; 4 — остров Акадзима; 5 — остров Мияко; 6 — остров Ишигаки; 7 — остров Ириомотэ; 8 — остров Йонагуни. E — места отбора проб в префектуре Окинава: 1 — мыс Хэдо; 2 — остров Иэсима; 3 — остров Сесоко; 4 — залив Оура; 5 — мыс Хэноко; 6 — побережье Маэда; 7, 8 — пляж Арасаки; 9 — побережье Одо. F — места отбора проб на побережье острова Ириомотэ: 1 — побережье Хосидате; 2 — побережье Канока. G — места отбора проб на побережье острова Мияко: 1, 2 — побережье Каримата; 3 — мыс Хигаси Хеннасаки. H — места отбора проб на побережье острова Йонагуни: 1–3 — местность Сонаи; 4 — бухта Хигава; 5 — побережье Тодзима. I — остров Симосима и остров Цудзисима (архипелаг Амакса), места отбора проб вдоль полуострова Томиока: побережье Магаризаки (участки 1, 2); побережье Акаива (участки 3, 4); залив Сикизаки (участок 5); залив Сираивадзаки (участки 6–8); побережье Рейхоку (участок 9); гавань Томиока (участки 10–13); остров Цудзисима (участки 14, 15)

MATERIAL AND METHODS

In the study areas, more than 300 benthic algal collections were made from 1981 to 2019. Approximately 70% of the collections were formed by the methods described below, and this is the material analyzed in the article.

The study of the marine flora along the coastal zone and off islands of Central and Southern Vietnam (Fig. 1A, B), using the methods described below, was conducted by us in 2002–2009 off the following sites: Hon Den Island (January 2002); Ly Son Island (March 2002); Son Hai Bay (March 2006); Cape Ca Na (April 2006); My Hoa Bay (May 2006); Nha Trang Bay (March and April 2006–2010); vicinity of Da Nang (April 2007); Vung Tau Bay (April 2008); Con Dao Islands (April 2008); Mui Ba Lang (March 2009); An Thoi Islands (March 2009); and Phu Quoc Island (March 2009).

Algal samplings along the coast of Hainan Island (Fig. 1A, C) were carried out in 2008–2019 and covered Luhuitou Peninsula (February 2012; March and May 2009; November and December 2010, 2012, and 2015; and April 2009, 2012, and 2014); Xiaodong Hai Bay (October 2008; March and April 2016, 2017, and 2019; and November and December 2016 and 2018); Dadong Hai Bay (October 2008 and April 2016); Yalong Wan Bay (March 2012); vicinity of Wenchang City (March 2012); Xian Hai Bay (April 2012); vicinity of Meixia town (April 2012); and Ying Ge Hai Bay (April 2014).

Algae were sampled in 1995–2019 along coasts of the Ryukyu Archipelago islands (Fig. 1A, D–H): on coral reefs of the western coast of Akajima Island and in two localities of Ishigaki Island (August 1995); Ieshima Island (December 2006); along the coast of Okinawa Island (November and December 2006); Arasaki Beach, Okinawa (March 2013 and February 2014); Sesoko Island (May–September 1995; October–December 1997; January–March 1998; October–December 2002; January–September 2003; July 2004; February–May 2005; November–December 2006; October 2007; and February 2014 and 2019); Yonaguni Island (March 2013); Miyako Island (March 2013); and Iriomote Island (February 2017).

Shimoshima Island and Tsujishima Island (Fig. 1A, I) of the Amakusa Archipelago were covered by algal sampling within 2012–2017 (November and December 2012; April and August 2013; January 2014; October and November 2015; and November 2017).

Field works in Central and Southern Vietnam were carried out jointly with the staff of two Vietnamese institutes: Institute of Oceanography and Institute of Technology Research and Application of the Vietnamese Academy of Science and Technology (Nha Trang City).

On the southern islands of Japan, we used the services of three marine biological stations. The Amakusa Marine Biological Laboratory (Kyushu University) is located on Shimoshima Island (Amakusa Archipelago); the Tropical Biosphere Research Center (University of the Ryukyus) is situated on Sesoko Island, Okinawa; and the Iriomote Station of the Tropical Biosphere Research Center (University of the Ryukyus) is located on Iriomote Island.

On Hainan Island, the main base for field and laboratory works was the Tropical Marine Biological Research Station of the South China Sea Institute of Oceanology of the Chinese Academy of Sciences, located in the Sanya Bay. Professor Huang Hui and Professor Li Xiubao took part in all our works and co-authored scientific articles and books (see “References” section).

Macroalgae were sampled in the upper, middle, lower intertidal, and upper subtidal zones (by snorkeling, and sometimes by scuba diving) on coral reefs of Central and Southern Vietnam, Hainan Island, islands of the Ryukyu Archipelago, and in ecosystems of rocky substrata around islands of Amakusa Archipelago.

In each tidal zone, within 100–300 m² (depending on area of tidal zones), communities of algal turf, crust algae, and large upright growing algae were visually estimated. In the communities of algal turf and crust algae, samples were taken from three randomly selected quadrats, each measuring 100 cm² in area. In communities of upright growing algae, samples were also taken from three randomly selected

quadrats, 1 m² each. Seaweeds were sampled separately from areas outside the selected quadrats as well. Mostly, algae were taken out of water along with substrate (small stones, fragments of corals, and shells) and manually (carefully) cleaned of debris in a laboratory.

Each collected fresh sample was checked for the presence of epiphytes. Epiphytic thalli were removed with tweezers from the basiphyte and taxonomically analyzed. For the survey of the epiphytic flora, only adult, healthy thalli of epiphytic algae attached to living basiphytes were selected. In total, more than 1,000 thalli with epiphytes were sampled and analyzed. Epiphytic species found on thalli of macrophytes 1–10 times were designated as single occurrences; 11–19 times, as rare; and more than 20 times, as common.

Freshly collected material was identified using monographic publications, data from floristic studies, and systematic articles listed by T. Titlyanova and coauthors [2014]. The systematics and nomenclature followed AlgaeBase [2026]. The material was identified under stationary and field optical microscopes immediately or within 2–3 days after sampling (the material was stored in a refrigerator). After identification, algal samples were herbarized or preserved in fixative solutions (7% formaldehyde in seawater). Herbarium material was deposited at the Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (Vladivostok, Russia).

RESULTS

Among all the species we found, reds (species of the phylum Rhodophyta) accounted for 57%; greens (species of the phylum Chlorophyta), for 28%; and browns (species of the phylum Heterokontophyta), for 15%. Importantly, the taxonomic composition of epiphytic algae (Fig. 2) was different: red seaweeds significantly prevailed (70–85%), while green and brown ones were less common (10–20 and 5–10%, respectively).

The most common species of epiphytic red algae in all four study areas were those belonging to the orders Stylonematales, Erythropeltales, Acrochaetiales, Colaconematales, Corallinales, and Ceramiales. Out of brown algae, the most common species were those from the orders Ectocarpales and Sphacelariales. The most common seaweeds among the greens were epiphytes from the order Ulvales (Table 1). Most of epiphytic algae from the families covered by our collection had a fine filamentous form. Micrographs and descriptions of the most common species of epiphytes in the study areas are given in Supplement 1 (see <https://marine-biology.ru/mbj/article/view/519>).

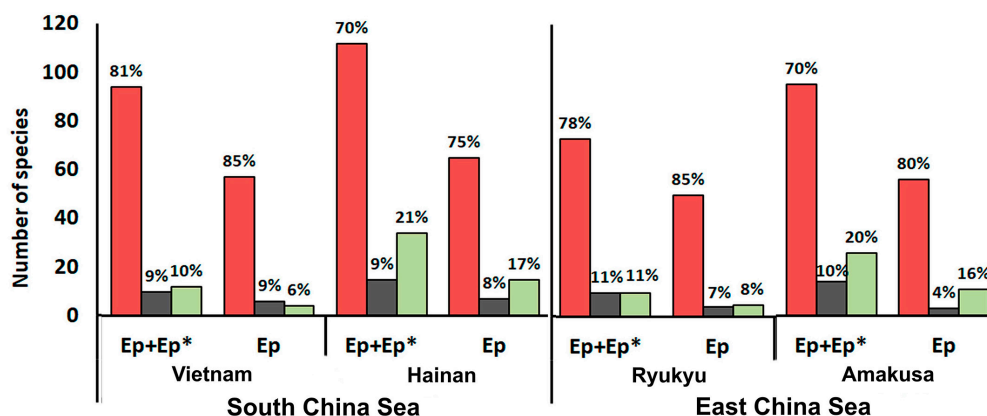


Fig. 2. Distribution of epiphytic algae in the study areas of the South China and East China seas. Ep, algae found only as epiphytes (obligate epiphytes); Ep*, algae found as epiphytes, as well as on hard substrata (facultative epiphytes); Ep + Ep*, the total number of species of obligate and facultative epiphytic algae

Рис. 2. Распространение эпифитных водорослей в исследованных районах Южно-Китайского и Восточно-Китайского морей. Ep — водоросли, встречающиеся только в виде эпифитов (облигатные эпифиты); Ep* — водоросли, встречающиеся в виде эпифитов, а также на твёрдых субстратах (факультативные эпифиты); Ep + Ep* — общее число видов облигатных и факультативных эпифитов

Among all the epiphytes we registered, about 40% of the species were in obligate form (Fig. 2, Table 1): they grew only as epiphytes on thalli of one or more species of basiphytes. Red seaweeds belonging to the orders Acrochaetiales (family Acrochaetiaceae), Colaconematales (family Colaconemataceae), and Ceramiales (family Callithamniaceae), as well as green algae from the orders Chaetophorales (family Chaetophoraceae), Ulotrichales (family Ulotrichaceae), and Ulvales (family Ulvellaceae), were found as epiphytes only.

Table 1. Seaweeds growing epiphytically in some areas of the South China and East China seas

Таблица 1. Водоросли, растущие эпифитно в некоторых районах Южно-Китайского и Восточно-Китайского морей

Species, variety, and taxonomic form	Ryukyu islands	Hainan Island	Southern Vietnam	Amakusa islands
Phylum RHODOPHYTA				
Class Stylonematophyceae				
Order Stylonematales				
Family Stylonemataceae				
<i>Bangiopsis dumontioides</i> (P. Crouan & H. Crouan) V. Krishnamurthy		Ep		Ep
<i>Chroodactylon ornatum</i> (C. Agardh) Basson ♣	Ep*	Ep	Ep	Ep
<i>Stylonema alsidii</i> (Zanardini) K. M. Drew ♣	Ep*	Ep	Ep	Ep*
Class Compsopogonophyceae				
Order Erythropeltales				
Family Erythrotrichiaceae				
<i>Erythrocladia irregularis</i> Rosenvinge ♣	Ep	Ep	Ep	Ep
<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillwyn) J. Agardh ♣	Ep*	Ep	Ep	Ep*
<i>Erythrotrichia parietalis</i> T. Tanaka			Ep*	
<i>Porphyrostromium japonicum</i> (Tokida) Kikuchi		Ep		
<i>Sahlingia subintegra</i> (Rosenvinge) Kornmann ♣	Ep*	Ep	Ep	Ep
Class Bangiophyceae				
Order Bangiales				
Family Bangiaceae				
<i>Bangia gloiopeltidicola</i> Tanaka				Ep
<i>Pyropia ishigecola</i> (A. Miura) N. Kikuchi & M. Miyata				Ep
<i>Pyropia suborbiculata</i> (Kjellman) J. E. Sutherland, H. G. Choi, M. S. Hwang & W. A. Nelson				Ep*
Class Florideophyceae				
Order Acrochaetiales				
Family Acrochaetiaceae				
<i>Acrochaetium catenulatum</i> M. A. Howe ♣	Ep	Ep	Ep	Ep
<i>Acrochaetium chaetomorphae</i> (Tanaka & P. H. Hô) Heerebout		Ep	Ep	Ep
<i>Acrochaetium crassipes</i> (Børgesen) Børgesen	Ep		Ep	
<i>Acrochaetium gracile</i> var. <i>vietnamense</i> P. H. Hô			Ep	
<i>Acrochaetium microscopicum</i> (Nägeli ex Kützing) Nägeli	Ep	Ep	Ep	Ep
<i>Acrochaetium moniliforme</i> (Rosenvinge) Børgesen	Ep			
<i>Acrochaetium sancti-thomae</i> Børgesen			Ep	
<i>Acrochaetium secundatum</i> (Lyngbye) Nägeli	Ep	Ep	Ep	
<i>Acrochaetium subseriatum</i> Børgesen ♣	Ep	Ep	Ep	Ep
Order Colaconematales				
Family Colaconemataceae				
<i>Colaconema bonnemaisoniae</i> Batters		Ep		

Continued on the next page...

Species, variety, and taxonomic form	Ryukyu islands	Hainan Island	Southern Vietnam	Amakusa islands
<i>Colaconema daviesii</i> (Dillwyn) Stegenga	Ep	Ep	Ep	Ep
<i>Colaconema gracile</i> (Børgesen) Ateweberhan & Prud'homme	Ep	Ep	Ep	Ep
<i>Colaconema hypneae</i> (Børgesen) A. A. Santos & C. W. N. Moura ♣	Ep	Ep	Ep	Ep
<i>Colaconema robustum</i> (Børgesen) Huisman & Woelkerling	Ep	Ep	Ep	Ep
Order Corallinales				
Family Corallinaceae				
<i>Jania capillacea</i> Harvey	Ep*	Ep*		
<i>Jania pedunculata</i> var. <i>adhaerens</i> (J. V. Lamouroux) A. S. Harvey, Woelkerling & Reviere	Ep*	Ep*	Ep*	Ep*
<i>Jania pumila</i> J. V. Lamouroux	Ep	Ep*	Ep	Ep*
<i>Jania unguata</i> f. <i>brevior</i> (Yendo) Yendo ♣	Ep*	Ep*	Ep*	Ep*
<i>Pneophyllum confervicola</i> (Kützinger) Y. M. Chamberlain			Ep	
<i>Pneophyllum fragile</i> Kützinger	Ep*	Ep	Ep	Ep
Family Hydrolithaceae				
<i>Hydrolithon boergesenii</i> (Foslie) Foslie		Ep*	Ep	
<i>Hydrolithon boreale</i> (Foslie) Y. M. Chamberlain ♣	Ep*	Ep	Ep	Ep
<i>Hydrolithon farinosum</i> (J. V. Lamouroux) Penrose & Y. M. Chamberlain ♣	Ep	Ep	Ep	Ep
Family Porolithaceae				
<i>Metagoniolithon stelliferum</i> (Lamarck) Ducker			Ep*	Ep*
Order Bonnemaisoniales				
Family Bonnemaisoniaceae				
<i>Asparagopsis taxiformis</i> (Delile) Trevisan	Ep*	Ep*	Ep*	Ep*
<i>Bonnemaisonia hamifera</i> Hariot		Ep		Ep
Order Ceramiales				
Family Callithamniaceae				
<i>Aglaothamnion callophyllidicola</i> (Yamada) Boo, I. K. Lee, Rueness & Yoshida	Ep			
<i>Aglaothamnion cordatum</i> (Børgesen) Feldmann-Mazoyer ♣	Ep	Ep	Ep	Ep
<i>Crouania attenuata</i> (C. Agardh) J. Agardh ♣	Ep	Ep	Ep	Ep
<i>Crouania minutissima</i> Yamada			Ep	
<i>Gymnothamnion elegans</i> (Schousboe ex C. Agardh) J. Agardh	Ep		Ep	
<i>Spyridia filamentosa</i> (Wulfen) Harvey	Ep*	Ep*	Ep*	
Family Ceramiaceae				
<i>Antithamnion antillanum</i> Børgesen	Ep	Ep	Ep	Ep
<i>Antithamnionella basispora</i> (Tokida & Inaba) Cormaci & Furnari			Ep	
<i>Antithamnionella breviramosa</i> (E. Y. Dawson) Wollaston		Ep	Ep	Ep
<i>Antithamnionella elegans</i> (Berthold) J. H. Price & D. M. John		Ep		
<i>Antithamnionella longicellulata</i> Perestenko				Ep
<i>Antithamnionella spirographidis</i> (Schiffner) E. M. Wollaston		Ep	Ep	
<i>Centroceras clavulatum</i> (C. Agardh) Montagne	Ep*	Ep*	Ep*	Ep*
<i>Centroceras gasparrinii</i> (Meneghini) Kützinger	Ep		Ep*	
<i>Centroceras japonicum</i> Itono		Ep*		
<i>Centroceras minutum</i> Yamada	Ep	Ep*		
<i>Ceramium aduncum</i> Nakamura	Ep	Ep*	Ep	Ep
<i>Ceramium amamiense</i> Itono	Ep			
<i>Ceramium boydenii</i> E. S. Gepp				Ep
<i>Ceramium borneense</i> Weber Bosse	Ep	Ep*	Ep	Ep
<i>Ceramium camouii</i> E. Y. Dawson		Ep*		
<i>Ceramium cimbricum</i> H. E. Petersen ♣	Ep*	Ep	Ep	Ep

Continued on the next page...

Species, variety, and taxonomic form	Ryukyu islands	Hainan Island	Southern Vietnam	Amakusa islands
<i>Ceramium cimbricum</i> f. <i>flaccidum</i> (H. E. Petersen) G. Furnari & Serio	Ep	Ep		
<i>Ceramium cingulatum</i> Weber Bosse	Ep	Ep	Ep	
<i>Ceramium clarionense</i> Setchell & N. L. Gardner			Ep	
<i>Ceramium hamatispinum</i> E. Y. Dawson		Ep		
<i>Ceramium macilentum</i> J. Agardh ♣	Ep	Ep*	Ep*	Ep
<i>Ceramium marshallense</i> E. Y. Dawson	Ep	Ep*		Ep*
<i>Ceramium procumbens</i> Setchell & N. L. Gardner ♣	Ep	Ep*	Ep*	Ep
<i>Ceramium serpens</i> Setchell & N. L. Gardner	Ep	Ep		
<i>Corallophila howei</i> (Weber-van Bosse) R. E. Norris			Ep*	
<i>Corallophila huysmansii</i> (Weber-van Bosse) R. E. Norris		Ep	Ep*	Ep*
<i>Corallophila kleiwegii</i> Weber Bosse	Ep*	Ep*	Ep*	
<i>Gayliella fimbriata</i> (Setchell & N. L. Gardner) T. O. Cho & S. M. Boo		Ep	Ep	Ep*
<i>Gayliella flaccida</i> (Harvey ex Kützing) T. O. Cho & L. J. McIvor	Ep	Ep	Ep	
<i>Gayliella mazoyerae</i> T. O. Cho, Fredericq & Hommersand ♣	Ep*	Ep*	Ep*	Ep*
<i>Gayliella taylorii</i> (E. Y. Dawson) T. O. Cho & S. M. Boo		Ep*	Ep*	
<i>Gayliella transversalis</i> (Collins & Harvey) T. O. Cho & Fredericq	Ep*			
<i>Pseudoceramium paniculatum</i> (Okamura) Barros-Barreto & Maggs				Ep
<i>Pseudoceramium tenerrimum</i> (G. Martens) Barros-Barreto & Maggs		Ep*		Ep*
<i>Stirkia codii</i> (H. Richards) Barros-Barreto & Maggs	Ep	Ep		
<i>Stirkia vagans</i> (P. C. Silva) Barros-Barreto & Maggs	Ep	Ep	Ep*	Ep
<i>Yoneshigaea compta</i> (Børgesen) Barros-Barreto, Maggs & M. A. Jaramillo		Ep		
Family Delesseriaceae				
<i>Acrosorium polyneurum</i> Okamura				Ep
<i>Acrosorium yendoii</i> Yamada				Ep
<i>Caloglossa leprieurii</i> (Montagne) G. Martens			Ep	
<i>Cryptopleura ramosa</i> (Hudson) L. Newton				Ep
<i>Dasya anastomosans</i> (Weber Bosse) M. J. Wynne			Ep*	
<i>Dasya pedicellata</i> (C. Agardh) C. Agardh			Ep*	
<i>Dasyisiphonia japonica</i> (Yendo) H.-S. Kim				Ep
<i>Dasyisiphonia sessilis</i> (Yamada) M. M. Cassidy, C. W. Schneider & G. W. Saunders				Ep*
<i>Heterosiphonia crispella</i> (C. Agardh) M. J. Wynne	Ep	Ep	Ep*	Ep
<i>Heterosiphonia pulchra</i> (Okamura) Falkenberg		Ep		Ep
<i>Hypoglossum attenuatum</i> N. L. Gardner			Ep	Ep
<i>Hypoglossum caloglossoides</i> M. J. Wynne & Kraft			Ep	
<i>Hypoglossum simulans</i> M. J. Wynne, I. R. Price & D. L. Ballantine			Ep	
<i>Nitophyllum adhaerens</i> M. J. Wynne	Ep		Ep*	
<i>Taenioma perpusillum</i> (J. Agardh) J. Agardh	Ep	Ep*	Ep*	Ep*
Family Rhodomelaceae				
<i>Acanthophora spicifera</i> (M. Vahl) Børgesen		Ep	Ep*	
<i>Bostrychia tenella</i> (J. V. Lamouroux) J. Agardh		Ep*		
<i>Bryocladia cervicornis</i> (Kützing) F. Schmitz		Ep*		
<i>Chondria dasyphylla</i> (Woodward) C. Agardh				Ep
<i>Chondria minutula</i> Weber Bosse	Ep*	Ep		Ep
<i>Chondria pygmaea</i> Garbary & Vandermeulen		Ep		
<i>Chondria repens</i> Børgesen	Ep	Ep*	Ep*	
<i>Chondrophyucus cartilagineus</i> (Yamada) Garbary & J. T. Harper		Ep		
<i>Herposiphonia insidiosa</i> (Greville ex J. Agardh) Falkenberg		Ep	Ep*	

Continued on the next page...

Species, variety, and taxonomic form	Ryukyu islands	Hainan Island	Southern Vietnam	Amakusa islands
<i>Herposiphonia parca</i> Setchell	Ep	Ep	Ep	
<i>Herposiphonia secunda</i> (C. Agardh) Ambronn ♣	Ep*	Ep	Ep	Ep
<i>Herposiphonia subdisticha</i> Okamura		Ep		Ep
<i>Herposiphonia tenella</i> (C. Agardh) Ambronn	Ep	Ep*	Ep	Ep*
<i>Herposiphonia vietnamica</i> Pham-Hoàng Hô			Ep	
<i>Laurencia pinnata</i> Yamada				Ep*
<i>Laurencia silvae</i> J. F. Zhang & B. M. Xia		Ep		
<i>Leveillea jungermannoides</i> (Hering & G. Martens) Harvey	Ep	Ep*	Ep	Ep
<i>Lophosiphonia cristata</i> Falkenberg		Ep		Ep
<i>Melanothamnus ferulaceus</i> (Suhr ex J. Agardh) Díaz-Tapia & Maggs	Ep	Ep*	Ep*	Ep*
<i>Melanothamnus harlandii</i> (Harvey) Díaz-Tapia & Maggs			Ep	
<i>Melanothamnus japonicus</i> (Harvey) Díaz-Tapia & Maggs	Ep*			Ep*
<i>Melanothamnus pseudovillum</i> (Hollenberg) Díaz-Tapia & Maggs		Ep		Ep
<i>Melanothamnus savatieri</i> (Hariot) Díaz-Tapia & Maggs	Ep	Ep		Ep
<i>Melanothamnus sphaerocarpus</i> (Børgesen) Díaz-Tapia & Maggs		Ep	Ep	
<i>Melanothamnus tongatensis</i> (Harvey ex Kützing) Díaz-Tapia & Maggs		Ep	Ep*	
<i>Melanothamnus yendoi</i> (T. Segi) Díaz-Tapia & Maggs				Ep
<i>Palisada perforata</i> (Bory) K. W. Nam		Ep*		
<i>Polysiphonia exilis</i> Harvey		Ep		
<i>Polysiphonia nhatrangense</i> Pham-Hoàng Hô			Ep	
<i>Polysiphonia scopulorum</i> Harvey			Ep*	
<i>Polysiphonia subtilissima</i> Montagne	Ep*	Ep*		Ep
<i>Polysiphonia villum</i> J. Agardh ♣	Ep	Ep*	Ep*	Ep*
<i>Symphyocladia marchantioides</i> (Harvey) Falkenberg				Ep*
<i>Symphyocladia pumila</i> (Yendo) S. Uwai & M. Masuda				Ep*
<i>Tolypocladia condensata</i> (Weber Bosse) P. C. Silva			Ep	
<i>Tolypocladia glomerulata</i> (C. Agardh) F. Schmitz	Ep*	Ep*	Ep*	
<i>Vertebrata lanosa</i> (Linnaeus) T. A. Christensen			Ep	
<i>Vertebrata reptabunda</i> (Suhr) Díaz-Tapia & Maggs		Ep		
<i>Wilsonosiphonia howei</i> (Hollenberg) D. Bustamante, Won & T. O. Cho		Ep		Ep
Family Wrangeliaceae				
<i>Anotrichium tenue</i> (C. Agardh) Nägeli		Ep	Ep*	Ep
<i>Gordoniella yonakuniensis</i> (Yamada & T. Tanaka) Itono		Ep		
<i>Griffithsia japonica</i> Okamura			Ep	Ep*
<i>Griffithsia metcalfei</i> C. K. Tseng	Ep*	Ep*	Ep	Ep
<i>Griffithsia rhizophora</i> Grunow ex Weber Bosse		Ep		Ep
<i>Griffithsia subcylindrica</i> Okamura		Ep	Ep	
<i>Tiffaniella saccorhiza</i> (Setchell & N. L. Gardner) Doty & Meñez	Ep		Ep	
<i>Wrangelia argus</i> (Montagne) Montagne		Ep*	Ep*	Ep*
Order Gelidiales				
Family Gelidiaceae				
<i>Gelidium crinale</i> var. <i>perpusillum</i> Piccone & Grunow			Ep	
<i>Gelidium divaricatum</i> G. Martens				Ep*
<i>Gelidium pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis		Ep*	Ep*	Ep*
Family Gelidiellaceae				
<i>Gelidiella acerosa</i> (Forsskål) Feldmann & Hamel		Ep*		
<i>Gelidiella lubrica</i> (Kützing) Feldmann & Hamel			Ep*	
<i>Millerella pannosa</i> (Feldmann) G. H. Boo & L. Le Gall		Ep*		

Continued on the next page...

Species, variety, and taxonomic form	Ryukyu islands	Hainan Island	Southern Vietnam	Amakusa islands
<i>Parviphycus adnatus</i> (E. Y. Dawson) B. Santelices		Ep*		
Family Pterocladaceae				
<i>Pterocladia capillacea</i> (S. G. Gmelin) Santelices & Hommersand	Ep			
Order Gigartinales				
Family Caulacanthaceae				
<i>Caulacanthus okamurae</i> Yamada				Ep*
<i>Caulacanthus ustulatus</i> (Turner) Kützing		Ep*		Ep*
Family Cystocloniaceae				
<i>Hypnea cervicornis</i> J. Agardh		Ep*		
<i>Hypnea charoides</i> J. V. Lamouroux		Ep*		Ep*
<i>Hypnea esperi</i> Bory	Ep	Ep*		
<i>Hypnea musciformis</i> var. <i>esperi</i> J. Agardh		Ep		
<i>Hypnea nidulans</i> Setchell		Ep*		
<i>Hypnea pannosa</i> J. Agardh		Ep*	Ep*	
<i>Hypnea spinella</i> (C. Agardh) Kützing	Ep	Ep	Ep*	Ep*
<i>Hypnea valentiae</i> (Turner) Montagne		Ep*		Ep*
Family Dumontiaceae				
<i>Dudresnaya japonica</i> Okamura				Ep*
Family Gigartinaceae				
<i>Chondracanthus intermedius</i> (Suringar) Hommersand				Ep*
Family Kallymeniaceae				
<i>Kallymenia perforata</i> J. Agardh				Ep*
Order Peyssonneliales				
Family Peyssonneliaceae				
<i>Peyssonnelia rubra</i> (Greville) J. Agardh				Ep*
Order Plocamiales				
Family Plocamiaceae				
<i>Plocamium ovicorne</i> Okamura				Ep*
<i>Plocamium recurvatum</i> Okamura				Ep
<i>Plocamium telfairiae</i> Harvey				Ep*
Order Rhodymeniales				
Family Champiaceae				
<i>Champia expansa</i> Yendo				Ep
<i>Champia japonica</i> Okamura	Ep			Ep
<i>Champia parvula</i> (C. Agardh) Harvey	Ep	Ep*	Ep*	Ep*
<i>Champia vieillardii</i> Kützing	Ep	Ep*		
<i>Coelothrix irregularis</i> (Harvey) Børgesen		Ep		
Family Lomentariaceae				
<i>Ceratodictyon intricatum</i> (C. Agardh) R. E. Norris		Ep		
<i>Lomentaria corallicola</i> Børgesen	Ep	Ep*	Ep*	
<i>Lomentaria pinnata</i> Segawa				Ep*
Family Rhodymeniaceae				
<i>Botryocladia kuckuckii</i> (Weber Bosse) Yamada & T. Tanaka	Ep			
Phylum HETEROKONTOPHYTA				
Class Phaeophyceae				
Order Ectocarpales				
Family Acinetosporaceae				
<i>Feldmannia indica</i> (Sonder) Womersley & A. Bailey	Ep			

Continued on the next page...

Species, variety, and taxonomic form	Ryukyu islands	Hainan Island	Southern Vietnam	Amakusa islands
<i>Feldmannia irregularis</i> (Kützting) G. Hamel ♣	Ep*	Ep*	Ep	Ep*
<i>Feldmannia mitchelliae</i> (Harvey) H.-S. Kim	Ep*	Ep*		Ep*
<i>Hincksia conifera</i> (Børgesen) I. A. Abbott				Ep
<i>Pylaiella littoralis</i> (Linnaeus) Kjellman	Ep*	Ep		
Family Ectocarpaceae				
<i>Ectocarpus siliculosus</i> (Dillwyn) Lyngbye	Ep		Ep	
Family Chordariaceae				
<i>Chilionema ocellatum</i> (Kützting) Kornmann	Ep*	Ep	Ep	
<i>Kuetzingiella elachistaeformis</i> (Heydrich) M. Balakrishnan & Kinkar	Ep*	Ep	Ep	
<i>Leathesia marina</i> (Lyngbye) Decaisne				Ep*
<i>Myrionema strangulans</i> Greville		Ep	Ep	
Family Scytosiphonaceae				
<i>Colpomenia peregrina</i> Sauvageau				Ep
<i>Colpomenia sinuosa</i> (Mertens ex Roth) Derbès & Solier		Ep*		
<i>Dactylosiphon bullosus</i> (D. A. Saunders) Santiañez, K. M. Lee, S. M. Boo & Kogame				Ep*
<i>Hydroclathrus clathratus</i> (C. Agardh) M. A. Howe		Ep*		Ep*
<i>Myelophycus simplex</i> (Harvey) Papenfuss				Ep*
<i>Rosenvingea nhatrangensis</i> E. Y. Dawson			Ep*	
Order Sphacelariales				
Family Sphacelariaceae				
<i>Sphacelaria carolinensis</i> Trono		Ep		
<i>Sphacelaria novae-hollandiae</i> Sonder ♣	Ep	Ep*	Ep*	Ep*
<i>Sphacelaria rigidula</i> Kützting ♣	Ep*	Ep*	Ep*	Ep*
<i>Sphacelaria solitaria</i> (Pringsheim) Kylin			Ep	
<i>Sphacelaria tribuloides</i> Meneghini	Ep	Ep	Ep*	
<i>Sphacelaria yamadae</i> Segawa		Ep		Ep
Order Dictyotales				
Family Dictyotaceae				
<i>Dictyota friabilis</i> Setchell		Ep*		Ep*
<i>Lobophora variegata</i> (J. V. Lamouroux) Womersley ex E. C. Oliveira		Ep*		Ep*
<i>Zonaria flabellata</i> (Okamura) Papenfuss				Ep*
Phylum CHLOROPHYTA				
Class Chlorophyceae				
Order Chaetophorales				
Family Uronemataceae				
<i>Uronema marinum</i> Womersley	Ep	Ep	Ep	
Class Ulvophyceae				
Order Ulotrichales				
Family Ulotrichaceae				
<i>Ulothrix flacca</i> (Dillwyn) Thuret		Ep		
<i>Ulothrix implexa</i> (Kützting) Kützting		Ep		Ep
<i>Ulothrix subflaccida</i> Wille		Ep		
Order Ulvales				
Family Ulvellaceae				
<i>Ulvella lens</i> P. L. Crouan & H. M. Crouan ♣	Ep	Ep	Ep	Ep
<i>Ulvella repens</i> (Pringsheim) R. Nielsen, C. J. O'Kelly & B. Wysor				Ep
<i>Ulvella scutata</i> (Reinke) R. Nielsen, C. J. O'Kelly & B. Wysor		Ep	Ep	Ep

Continued on the next page...

Species, variety, and taxonomic form	Ryukyu islands	Hainan Island	Southern Vietnam	Amakusa islands
<i>Ulva viridis</i> (Reinke) R. Nielsen, C. J. O'Kelly & B. Wysor ♣	Ep	Ep	Ep	Ep
Family Ulvaceae				
<i>Ulva clathrata</i> (Roth) C. Agardh	Ep*	Ep		Ep
<i>Ulva compressa</i> Linnaeus		Ep*		Ep*
<i>Ulva flexuosa</i> Wulfen		Ep*	Ep*	Ep*
<i>Ulva intestinalis</i> Linnaeus				Ep*
<i>Ulva prolifera</i> O. F. Müller				Ep*
Order Cladophorales				
Family Anadyomenaceae				
<i>Anadyomene wrightii</i> Harvey ex J. E. Gray				Ep*
<i>Microdictyon japonicum</i> Setchell				Ep*
Family Boodleaceae				
<i>Boodlea coacta</i> (Dickie) G. Murray & De Toni				Ep*
<i>Boodlea composita</i> (Harvey) F. Brand	Ep*	Ep*		
<i>Cladophoropsis fasciculata</i> (Kjellman) Wille		Ep*		Ep
<i>Cladophoropsis membranacea</i> (Bang ex C. Agardh) Børgesen		Ep		Ep
<i>Phyllocladon anastomosans</i> (Harvey) Kraft & M. J. Wynne		Ep*		Ep*
Family Cladophoraceae				
<i>Chaetomorpha aerea</i> (Dillwyn) Kützing			Ep*	
<i>Chaetomorpha javanica</i> Kützing		Ep*		
<i>Chaetomorpha ligustica</i> (Kützing) Kützing		Ep*	Ep*	
<i>Chaetomorpha linum</i> (O. F. Müller) Kützing				Ep*
<i>Chaetomorpha minima</i> F. S. Collins & Hervey		Ep*		Ep
<i>Cladophora albida</i> (Nees) Kützing		Ep*		
<i>Cladophora coelothrix</i> Kützing		Ep*		
<i>Cladophora flexuosa</i> (O. F. Müller) Kützing		Ep*		Ep*
<i>Cladophora gracilis</i> Kützing		Ep*	Ep*	
<i>Cladophora laetevirens</i> (Dillwyn) Kützing		Ep	Ep*	Ep*
<i>Cladophora patentiramea</i> (Montagne) Kützing		Ep		
<i>Cladophora perpusilla</i> Skottsberg & Levring		Ep*	Ep*	
<i>Cladophora sibogae</i> Reinbold		Ep		
<i>Cladophora socialis</i> Kützing		Ep*		
<i>Cladophora vagabunda</i> (Linnaeus) Hoek		Ep*	Ep*	Ep*
<i>Lychaete herpestica</i> (Montagne) M. J. Wynne	Ep*	Ep*		
<i>Rhizoclonium implexum</i> (Dillwyn) Kützing	Ep*	Ep		Ep*
<i>Rhizoclonium riparium</i> (Roth) Harvey	Ep	Ep		Ep*
Order Bryopsidales				
Family Bryopsidaceae				
<i>Bryopsis australis</i> Sonder		Ep		
<i>Bryopsis pennata</i> J. V. Lamouroux		Ep*		
Family Siphonocladaceae				
<i>Siphonocladus rigidus</i> M. A. Howe	Ep	Ep*		Ep*
Family Derbesiaceae				
<i>Derbesia attenuata</i> E. Y. Dawson			Ep*	
<i>Derbesia marina</i> (Lyngbye) Solier				Ep
Family Caulerpaceae				
<i>Caulerpa ambigua</i> Okamura	Ep*			Ep
<i>Caulerpa vickersiae</i> Børgesen		Ep*		

Continued on the next page...

Species, variety, and taxonomic form	Ryukyu islands	Hainan Island	Southern Vietnam	Amakusa islands
Family Halimedaceae				
<i>Penicillus sibogae</i> Gepp	Ep*			

Note: Ep, algae found only as epiphytes; Ep*, algae found as epiphytes, as well as living on hard substrata; ♣, the most common species of epiphytic algae (more than 20 finds in each study area).

Примечание: Ep — водоросли, растущие только эпифитно; Ep* — водоросли, растущие как эпифиты, а также обитающие на твёрдых субстратах; ♣ — наиболее распространённые виды эпифитных водорослей (более 20 находок в каждом районе исследования).

Half of all the species we noted were common for the South China and East China seas (Table 1). We also compared the species composition of epiphytic algae sampled from different areas of the South China and East China seas: Hainan Island and Southern Vietnam; islands of the Ryukyu and Amakusa archipelagos; Amakusa islands and Southern Vietnam; and Ryukyu islands and Southern Vietnam (Fig. 3). We revealed the highest number of common species when comparing samples from Hainan Island and from Central and Southern Vietnam (South China Sea): 82 species, or 43% of the total number of species in the both collections. The lowest species similarity was established between samples from Vietnam (South China Sea) and the Amakusa islands (East China Sea): 59 species, or 32% in the both collections. The highest relative abundance of region-specific epiphytic algae (those found only in one certain region) was registered for the islands of the Amakusa Archipelago (Fig. 3): 69% of species when comparing algal collections from the islands of the Amakusa and Ryukyu archipelagos, and 56% of species when comparing algal collections from the Amakusa islands and the coast of Southern and Central Vietnam.

DISCUSSION

Species richness and taxonomic composition of the epiphytic algal flora in the study areas of the South China and East China seas. During our work, over 700 species and taxonomic forms of marine seaweeds were found and identified in four regions of the South China and East China seas; out of those, more than 30% were recorded in epiphytic life form. In algal collections from Central and Southern Vietnam, epiphytic algae accounted for 28%; from Hainan Island, 30%; from the islands of the Ryukyu Archipelago, 22%; and from the islands of the Amakusa Archipelago, 42%. Earlier, in the 1950s–1960s, Pham Hoang Ho registered 440 species of seaweeds in Southern Vietnam, of which 18% were found in epiphytic form [Pham, 1969]. In the book *Common Seaweeds of China* [Tseng, 1983], 454 species were described, and out of those, 12% were epiphytes. Comparison of our data with the material of Pham Hoang Ho and C. Tseng gives reason to assume that the recent benthic algal flora of the South China Sea is 1.5 times richer in epiphytic algae than the flora in the middle of the 20th century. However, in our opinion, the discrepancy in richness of epiphytic algae sampled by us and preserved in the earlier collections of other researchers can be explained chiefly by different methods of sampling and processing the material and also by the difference in surveyed habitats. We collected fine filamentous and unicellular epiphytes from fresh material, used stereoscopic microscope, and immediately began identification of samples. Our Vietnamese and Chinese colleagues mostly processed dry herbarium specimens, which did not facilitate the complete collection of epiphytic algae.

The highest number of seaweed species was registered on coral reefs of Hainan Island; the lowest, in the coastal aquatic ecosystems of the Amakusa Archipelago. At the same time, the relative number of epiphytic algal species to the total number of seaweed species was the highest on the Amakusa islands. The lowest species similarity was revealed between samples from Vietnam and the Amakusa Archipelago. The collection of seaweeds from the Amakusa islands differed from other ones in having noticeably higher relative number of region-specific epiphytic species.

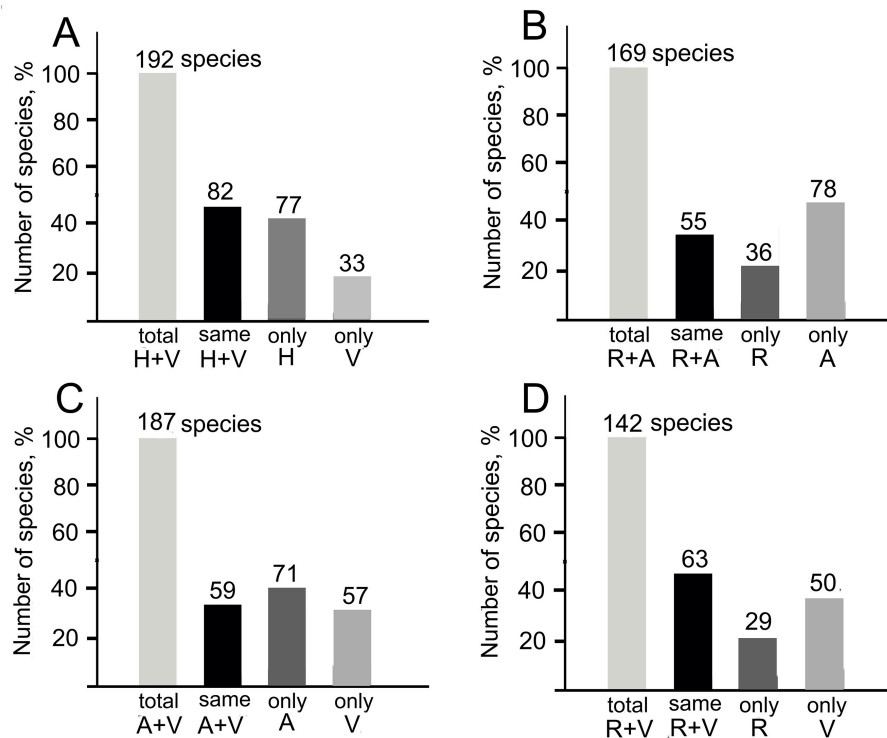


Fig. 3. Comparison of the species composition of collections of epiphytic algae from different areas of the South China and East China seas: A, Hainan Island and Southern Vietnam; B, islands of the Ryukyu and Amakusa archipelagos; C, Amakusa islands and Southern Vietnam; D, Ryukyu islands and Southern Vietnam

Рис. 3. Сравнение видового состава коллекций эпифитов из разных районов Южно-Китайского и Восточно-Китайского морей: А — остров Хайнань и Южный Вьетнам; В — острова архипелагов Рюкю и Амакса; С — острова Амакса и Южный Вьетнам; D — острова Рюкю и Южный Вьетнам

We are inclined to assume that the difference we registered in the relative content of epiphytic algae in the flora of these two regions of the South China and East China seas is mediated by the climatic conditions within their habitats. We showed earlier that recent benthic floras off the coast and islands of Vietnam, Hainan Island, and the Ryukyu islands belong to those of the tropical biogeographic region, while the flora of the Amakusa islands is related to that of the warm temperate region [Titlyanov et al., 2019b]. Apparently, the development of epiphytism in the tropical biogeographic region is less intense than in the warm temperate region, presumably due to the effect of high temperatures on epiphytic algae throughout the dry season: it causes algae drying, and also death or inhibition of their growth in the intertidal zone [Titlyanov et al., 2014, 2019a].

Among all marine algal species we found in the study areas, about half were red algae. At the same time, in the samples of epiphytic algae, reds could account for more than 80%. Similar data were obtained earlier by Pham Hoang Ho. In the marine algal collection from the coast and islands of Southern Vietnam, red seaweeds also prevailed among epiphytes [Pham, 1969]. Reds dominated among epiphytes in cold waters of the Russian Far East seas as well [Zhigadlova, 2011]. According to the latest data by O. Belous and T. Titlyanova [2021], 57 species of epi- and endophytes were found on thalli of the brown alga *Punctaria plantaginea* (Roth) Greville in Peter the Great Bay, Sea of Japan; this accounted for 18% of the total number of algal species recorded in this location [Skriptsova, 2019]. Among fouling algae on *P. plantaginea*, fine filamentous and microscopic forms of red and brown species predominated.

About 40% of all the epiphytes we revealed were in obligate form, *i. e.*, these species grew only as epiphytes. Red algae representing the orders Acrochaetiales (family Acrochaetiaceae), Colaconematales (family Colaconemataceae), and Ceramiales (family Callithamniaceae), as well as green seaweeds from the orders Chaetophorales (family Chaetophoraceae), Ulotrichales (family Ulotrichaceae), and Ulvales (family Ulvellaceae), were found only as epiphytes.

Basiphytic algae. Chemical, morphological, and anatomical factors either contributing to the attachment and growth of epiphytes or preventing it. It is well known that the intensity of epiphytic colonization of macrophytes depends on internal factors: morphological, anatomical, and chemical properties of thalli of basiphytes and also on such habitat conditions, as grazing pressure, resistance to desiccation, and wave action [Jasim et al., 2022; Levin, Mathieson, 1991; Potin, 2012; Weinberger, Friedlander, 2008; Zhigadlova, 2011]. As shown, tropical red algal species are more active in terms of chemical defenses against fouling than other taxa. The antifouling effect of green algae is insignificant [Jasim et al., 2022]. Old or damaged thalli are often more susceptible to colonization by epiphytes, since their built-in chemical defenses are weakened [Levin, Mathieson, 1991; Potin, 2012].

For example, the fouling of the red alga *Palmaria* Stackhouse, 1802 was more active than the fouling of other species in the cold waters of the Kamchatka Peninsula due to peculiarities of *Palmaria* anatomy: a large number of cavities in its cortical layer that appear after the release of mature tetraspores and are easily accessible for settlement and fixation of epi- and endophytes. Also, it results from the fact that epibionts use biologically active substances released by a basiphyte during maturation [Zhigadlova, 2011].

Another example of the distribution of epiphytes being determined by the morphological and anatomical features of the host is reported by E. Martinez and J. Correa [1993]; the researchers combined field and laboratory works and showed that green epiphytic algae *Sporocladopsis* sp. were limited to the sori of their kelp hosts, *Lessonia nigrescens* Bory and *L. trabeculata* Villouta & Santelices (Heterokontophyta), and did not penetrate into neighboring vegetative tissues of basiphytes.

The brown seaweed *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis forms extensive thickets in rocky tidal habitats protected from waves on the Northwestern Atlantic. This furoid alga is the host for an obligate epiphyte, the red alga *Vertebrata lanosa* (Linnaeus) T. A. Christensen, and two facultative epiphytes, the browns *Elachista fucicola* (Vellay) Areschoug and *Pylaiella littoralis* (Linnaeus) Kjellman. *V. lanosa* can occur throughout most of the length of the host leaves, but largely predominates in the middle leaf segments. Having usually a smooth surface due to their young age, distal segments bound two epiphytic brown algae. By creating small wounds that mimic scratches, the researchers stimulated the spread of epiphytes over the entire surface of the host leaves. It was demonstrated that *V. lanosa* can colonize damaged distal leaf segments during the growth and reproduction season (summer and autumn). The authors suggest that the absence of surface irregularities on distal segments of the host fronds, specifically small bounds, is the main factor explaining the absence of *V. lanosa* there [Longtin, Scrosati, 2009].

In total, during our works in the study areas, epiphytes were found on thalli of 40% of the species sampled. The highest number of cases of epiphytes settlement was observed on complex thalli of algae from the families Galaxauraceae, Corallinaceae, Rhodomelaceae, Cystocloniaceae, Rhodymeniaceae (Rhodophyta), Scytosiphonaceae, Dictyotaceae, and Sargassaceae (Heterokontophyta). Epiphytes were not found on red seaweeds of filamentous and fine filamentous forms from the orders Stylonematales, Erythropeltales, Bangiales, Acrochaetiales, Colaconematales, and Ceramiales (family Delesseriaceae), as well as on green algae representing the orders Ulvales (family Ulvellaceae), Bryopsidales (family Udoteaceae), and Dasycladales (family Dasycladaceae).

The positive effect of reducing the concentration of pollutants on the intensity of epiphytism after the closing of fish farms in the Sanya Bay (Hainan Island) was revealed by us before [Li et al., 2016, 2021]. The content of nutrients in the seawater opposite the outlet decreased by more than an order

of magnitude and became almost equal to the mean value for the Sanya Bay. Six months after the removal of the fish farm, the population density of the dominant species of green and brown epilithic algae and their biomass significantly dropped, while the number of species of epiphytic algae increased. In this case, we associate the reason for a rise in the number of epiphytic algae with an increase in diversity and shift in the taxonomic composition of basiphytic algae.

When studying seasonal changes in the benthic flora of tropical regions, a boost in the diversity of epiphytic algae was observed in summer and autumn [Titlyanov et al., 2014, 2019a]. An increase seemed to be governed by the formation in this late growing season of areas suitable for settlement of epiphytes on old basiphytic thalli: the ones with various types of damage, with mature or sporulated reproductive organs, with diseased or dead areas, and with other changes in morphology and anatomy [Levin, Mathieson, 1991; Potin, 2012].

Conclusions. Based on years of research involving inventory of the benthic marine flora of four regions of the South China and East China seas, the state and development of epiphytism in tropical and warm-temperate biogeographic regions were analyzed. In the study areas, epiphytic algae accounted for about half of the total number of seaweed species recorded. A greater development of epiphytism was revealed in the warm-temperate biogeographic regions (East China Sea, islands of the Amakusa Archipelago). Among epiphytic species, red algae predominated. Two groups of species were distinguished: obligate epiphytes and facultative ones. The former settled only on living (and healthy) thalli of algae, and the latter also attached to other types of substrata. Among obligate epiphytes, red algae in fine filamentous and filamentous forms prevailed. As shown, the study areas differed not only in the number of epiphytic algal species found, but also in the species composition. Only 30% of epiphytic species of all taxonomic groups were common to the study areas. Most of the region-specific epiphytes were registered on the Amakusa islands (warm-water temperate biogeographic region).

Not all the species of marine seaweeds encountered were colonized by epiphytes: those were most often noted on thalli of red and brown algae which have a complex structure of thalli.

The species diversity of the epiphytic flora increased with a decline in the concentration of pollutants in parallel with a rise in the total number of species of benthic algae. An increase in the diversity of epiphytic algae was observed in summer and autumn, which is probably associated with the climacteric period of succession of the algal community: a weakening of the chemical defenses of basiphytes against settlers and appearance of convenient surfaces for settling.

This work was carried out within the framework of NSCMB FEB RAS state research assignment "Dynamics of marine ecosystems, adaptation of organisms and communities to environmental factors" (No. 124021900009-6).

Acknowledgement. The authors thank former and current directors of institutes of Vietnamese Academy of Science and Technology for their constant support in research: Professor Nguyen Kim Hung, Professor Nguyen Tac An, Professor Bui Hong Long (Institute of Oceanography), and Professor Bui Min Lee (Institute of Technology Research and Application), as well as Vietnamese colleagues, Pham Van Huyen and Le Nguyen Hau, for their accompaniment and help in sampling marine algae. The authors are grateful to Japanese colleagues, Professor Tokeshi Mutsunori (Amakusa Marine Biological Laboratory), Professor Kiyoshi Yamazato, Yoshikatsu Nakano, Professor Makoto Tsuchiya, and Professor Michio Hidaka (University of the Ryukyus), for their assistance during the work.

REFERENCES

1. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway / M. D. Guiry, G. M. Guiry (Eds) : [site], 2026. URL: <http://www.algaebase.org> [accessed: 25.01.2026].
2. Abbott I. A., Hollenberg G. J. *Marine Algae of California*. Stanford, California : Stanford University Press, 1976, 827 p.
3. Albert G., Hepburn C. D., Pajusalu L., Paalme T., Pritchard D. W., Martin G. Could ocean

- acidification influence epiphytism? A comparison of carbon-use strategies between *Fucus vesiculosus* and its epiphytes in the Baltic Sea. *Journal of Applied Phycology*, 2020, vol. 32, iss. 4, pp. 2479–2487. <https://doi.org/10.1007/s10811-019-01953-z>
4. Belous O. S., Titlyanova T. V. Epiphytes and endophytes of the brown alga *Punctaria plantaginea* (Roth) Greville, 1830 (Ectocarpales: Chordariaceae) from Peter the Great Bay, Sea of Japan. *Russian Journal of Marine Biology*, 2021, vol. 47, iss. 5, pp. 346–356. <https://doi.org/10.1134/s1063074021050023>
 5. Belous O. S., Titlyanov E. A., Titlyanova T. V. Decadal comparison (1950–2020) of the benthic marine flora from Central and Southern Vietnam. *Phytotaxa*, 2021, vol. 21, no. 4, pp. 249–288. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.521.4.3>
 6. Boye P. Bidrag til Kundskapben om Algevegetationen ved Norges vestkyst. *Bergens Museums Aarbog, for 1894–1895*, 1896, no. 16, pp. 1–46.
 7. Brodersen K. E., Kühl M. Effects of epiphytes on the seagrass phyllosphere. *Frontiers in Marine Science*, 2022, vol. 9, art. 821614 (10 p.). <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.821614>
 8. Chirapart A., Khreauthong S., Praiboon J., Rattanasasensri S., Ruangchuay R. Growth and epiphytic responses of *Gracilaria fisheri* to *Ascophyllum* seaweed extract under controlled culture conditions. *Journal of Applied Phycology*, 2022, vol. 34, iss. 6, pp. 3107–3115. <https://doi.org/10.1007/s10811-022-02827-7>
 9. Correa J. A., McLachlan J. L. Endophytic algae of *Chondrus crispus* (Rhodophyta). IV. Detrimental effects on the host following infections by *Acrochaete operculata* and *A. heteroclada* (Chlorophyta). *Marine Ecology Progress Series*, 1992, vol. 81, pp. 73–87. <https://doi.org/10.3354/meps081073>
 10. Correa J. A., McLachlan J. L. Endophytic algae of *Chondrus crispus* (Rhodophyta). V. Fine structure of the infection by *Acrochaete operculata* (Chlorophyta). *European Journal of Phycology*, 1994, vol. 29, iss. 1, pp. 33–47. <https://doi.org/10.1080/09670269400650461>
 11. Friedlander M. *Gracilaria conferta* and its epiphytes: The effect of culture conditions on growth. *Botanica Marina*, 1992, vol. 35, iss. 5, pp. 423–428. <https://doi.org/10.1515/botm.1992.35.5.423>
 12. Jasim S. A., Jabr H. S., Karim Y. S., Supaeva A., Kadhim A. J., Jabbar A. H., Yasin G., Jalil A. T., Mustafa Y. F. Fouling resistance investigations of seaweed products. *Brazilian Journal of Biology*, 2022, vol. 84, art. e263386 (6 p.). <https://doi.org/10.1590/1519-6984.263386>
 13. Lein T. E., Sjøtun K., Wakili S. Mass-occurrence of a brown filamentous endophyte in the lamina of the kelp *Laminaria hyperborea* (Gunnerus) Foslie along the southwestern coast of Norway. *Sarsia*, 1991, vol. 76, iss. 3, pp. 187–193. <https://doi.org/10.1080/00364827.1991.10413474>
 14. Levin P. S., Mathieson A. C. Variation in a host-epiphyte relationship along a wave exposure gradient. *Marine Ecology Progress Series*, 1991, vol. 77, pp. 271–278. <https://doi.org/10.3354/meps077271>
 15. Li X., Ren Y., Titlyanov E. A., Titlyanova T. V., Belous O. S., Guo M., Huang H. Benthic flora of coral reefs in heavily nutrient-polluted areas of Sanya Bay (Hainan Island, China) and its changes recorded after removing the source of pollution. *Russian Journal of Marine Biology*, 2021, vol. 47, iss. 2, pp. 105–113. <https://doi.org/10.1134/s1063074021020073>
 16. Li X. B., Titlyanov E. A., Zhang J., Titlyanova T. V., Zhang G., Hui H. Macroalgal assemblage changes on coral reefs along a natural gradient from fish farms in southern Hainan Island. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 2016, vol. 19, iss. 1, pp. 74–82. <https://doi.org/10.1080/14634988.2016.1140952>
 17. Longtin C. M., Scrosati R. A. Role of surface wounds and brown algal epiphytes in the colonization of *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyceae) fronds by *Vertebrata lanosa* (Rhodophyta). *Journal of Phycology*, 2009, vol. 45, iss. 3, pp. 535–539. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2009.00672.x>
 18. Martinez E., Correa J. A. Sorus-specific epiphytism affecting the kelps *Lessonia nigrescens* and *L. trabeculata* (Phaeophyta). *Marine Ecology Progress Series*, 1993, vol. 96, pp. 83–92. <https://doi.org/10.3354/meps096083>
 19. Pham H. H. *Marine Algae of South Vietnam*. Saigon : Center for Science and Technology, 1969, 558 p. (in Vietnamese).
 20. Potin P. Intimate associations between epiphytes, endophytes, and parasites of seaweeds. In: *Seaweed Biology. Novel Insights into Ecophysiology*,

- Ecology and Utilization* / C. Wiencke, K. Bischof (Eds). Berlin ; Heidelberg : Springer, 2012, pp. 203–234. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-28451-9>
21. Sahu S. K., Ingle K. N., Mantri V. A. Epiphytism in seaweed farming: Causes, status, and implications. In: *Environmental Biotechnology* / K. M. Gothandam, S. Ranjan, N. Dasgupta, E. Lichtfouse (Eds). Cham, Switzerland : Springer, 2020, vol. 1, pp. 227–242. https://doi.org/10.1007/978-3-030-38192-9_9
 22. Sánchez P., Correa J. A., Garcia-Reina G. Host-specificity of *Endophyton ramosum* (Chlorophyta), the causative agent of green patch disease in *Mazzaella laminarioides* (Rhodophyta). *European Journal of Phycology*, 1996, vol. 31, iss. 2, pp. 173–179. <https://doi.org/10.1080/09670269600651351>
 23. Segawa S., Kamura S. *Marine Flora of Ryukyu Islands*. Naha : Extension Service, University of the Ryukyus, 1960, 71 p.
 24. Skriptsova A. V. Seaweeds of the Peter the Great Bay, Sea of Japan. *Biota i sreda zapovednykh territorii*, 2019, vol. 3, pp. 14–57. <https://elibrary.ru/wobyxv>
 25. Thornber C., Jones E., Thomsen M. Epibiont-marine macrophyte assemblages. In: *Marine Macrophytes as Foundation Species* / E. Ólafsson (Ed.). Boca Raton, FL : CRC Press, Taylor & Francis Group, 2016, pp. 43–65. <https://doi.org/10.4324/9781315370781-4>
 26. Titlyanov E. A., Titlyanova T. V. *Marine Plants of the Asian Pacific Region Countries, Their Use and Cultivation*. Vladivostok : Dal'nauka, 2012, 376 p.
 27. Titlyanov E. A., Titlyanova T. V., Li X., Hansen G. I., Huang H. Seasonal changes in the intertidal algal communities of Sanya Bay (Hainan Island, China). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2014, vol. 94, iss. 5, pp. 879–893. <https://doi.org/10.1017/s0025315414000460>
 28. Titlyanov E. A., Titlyanova T. V., Li X., Huang H. An inventory of marine benthic macroalgae of Hainan Island, China. *Russian Journal of Marine Biology*, 2018, vol. 44, iss. 3, pp. 175–184. <https://doi.org/10.1134/s1063074018030112>
 29. Titlyanov E. A., Titlyanova T. V., Li X.-B., Huang H. *Coral Reef Marine Plants of Hainan Island*. Beijing : Science Press, 2017, 243 p.
 30. Titlyanov E. A., Titlyanova T. V., Scriptsova A. V., Ren Y., Li X., Hui H. Interannual and seasonal changes in the benthic algae flora of coral reef in Xiaodong Hai (Hainan Island, China). *Journal of Marine Science and Engineering*, 2019a, vol. 7, art. 243 (12 p.) <https://doi.org/10.3390/jmse7080243>
 31. Titlyanov E. A., Titlyanova T. V., Tokeshi M. Recent (2012–2017) seaweed flora of Tomioka Peninsula, Shimoshima Island (the East China Sea, Japan). *Coastal Ecosystems*, 2019b, vol. 6, pp. 1–21.
 32. Titlyanova T. V., Titlyanov E. A., Kalita T. L. Marine algal flora of Hainan Island: A comprehensive synthesis. *Coastal Ecosystems*, 2014, vol. 1, pp. 28–53.
 33. Tseng C. K. *Common Seaweeds of China*. Beijing : Science Press, 1983, 316 p.
 34. Tsutsui I., Huybh Q. N., Nguyễn H. D., Arai S., Yoshida T. *The Common Marine Plants of Southern Vietnam*. Kochi, Japan : Japan Seaweed Association, 2005, 250 p.
 35. Wahl M. Marine epibiosis. 1. Fouling and anti-fouling: Some basic aspects. *Marine Ecology Progress Series*, 1989, vol. 58, pp. 175–189. <https://doi.org/10.3354/meps058175>
 36. Weinberger F., Friedlander M. Response of *Gracilaria conferta* (Rhodophyta) to oligoagars results in defense against agar-degrading epiphytes. *Journal of Phycology*, 2008, vol. 36, iss. 6, pp. 1079–1086. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2000.00003.x>
 37. Zhigadlova G. G. Epiphytes and endophytes on the seaweeds of genus *Palmaria* Stackhouse (Palmariaceae, Rhodophyta) at the coast of East Kamchatka. *Izvestiya TINRO*, 2011, vol. 164, pp. 300–311. <https://elibrary.ru/nuumoz>

ЭПИФИТИЗМ СРЕДИ ВОДОРΟΣЛЕЙ КОРАЛЛОВЫХ РИФОВ И КАМЕНИСТЫХ ПРИБРЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ В ЮЖНО-КИТАЙСКОМ И ВОСТОЧНО-КИТАЙСКОМ МОРЯХ

Э. А. Титлянов¹, Т. В. Титлянова¹, О. С. Белоус¹, Ш. Ли^{2,3}

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

²Ключевая государственная лаборатория по использованию морских ресурсов Южно-Китайского моря,
Колледж морских наук, Хайнаньский университет, Хайкоу, Китай

³Ключевая лаборатория тропических морских биоресурсов и экологии Института океанологии
Южно-Китайского моря Китайской академии наук, Гуанчжоу, Китай
E-mail: ksu_bio@mail.ru

Эпифитизм — природное явление, широко распространённое в прибрежных экосистемах Мирового океана. Эпифиты — это растения (водоросли), растущие на других растениях (водорослях), не конкурирующие с другими организмами за субстрат и получающие в основном физическую поддержку от хозяина. В то же время известно негативное влияние эпифитов: они могут снижать продуктивность, вызывать морфологические аномалии, уменьшать структурную прочность слоёв и способствовать отрыву таллома хозяина от субстрата во время штормов. Работа посвящена изучению видового состава и жизненных форм водорослей-эпифитов в некоторых биогеографических районах Мирового океана, а также анализу флористических различий, выявленных в этих районах, и установлению причин их возникновения. Макроводоросли были собраны в верхней, средней и нижней литорали и в верхней сублиторали на коралловых рифах в Южно-Китайском и Восточно-Китайском морях. Образцы отбирали из трёх случайно выбранных квадратов (площадь 1 м²) и с участков за их пределами. Каждый образец проверяли на наличие эпифитов. Всего собрано и проанализировано более 1000 талломов с эпифитами. Видовое богатство, состав и распространение эпифитных водорослей в экосистемах коралловых рифов в Южно-Китайском море (Центральный и Южный Вьетнам, остров Хайнань) и Восточно-Китайском море (острова архипелагов Рюкю и Амакса) за период с 1995 по 2019 г. изучено впервые. В этих четырёх регионах обнаружено и идентифицировано более 700 видов и таксономических форм морских растений, из которых около 33 % являются эпифитами. Наибольшее количество видов водорослей собрано на коралловых рифах острова Хайнань (526); наименьшее количество видов обнаружено в прибрежных водных экосистемах островов архипелага Амакса (320). Количество эпифитов относительно общего числа видов водорослей было максимальным на островах Амакса. Среди зарегистрированных видов эпифитных водорослей около 40 % встречались в облигатной форме, а более 50 % были факультативными эпифитами. Районы исследований различались по видовому составу эпифитов, и только 30 % видов были общими. Наиболее специфичные для района эпифитные виды отмечены на островах архипелага Амакса. В статье обсуждаются причины и условия широкого развития эпифитизма среди водорослей в различных биогеографических районах Мирового океана. Приложение к публикации содержит описания морфологии и анатомии талломов 40 широко распространённых видов эпифитов. Описания сопровождаются цветными фотографиями с деталями морфологических и анатомических структур.

Ключевые слова: морские водоросли, эпифиты, коралловые рифы, видовой состав

УДК 582.232-119:547.97

**ФАКТОРЫ,
ВЛИЯЮЩИЕ НА КОНЦЕНТРАЦИЮ С-ФИКОЦИАНИНА В КЛЕТКАХ
LIMNOSPIRA PLATENSIS (GOMONT) K. R. S. SANTOS & HENTSCHE
(*SPIRULINA*)
ПРИ РАЗЛИЧНЫХ СРОКАХ ХРАНЕНИЯ В ОБЕЗВОЖЕННОМ СОСТОЯНИИ**

© 2026 г. **И. А. Харчук, Н. М. Береговая, О. А. Рылькова**

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

Поступила в редакцию 02.07.2024; после доработки 01.08.2025;
принята к публикации 21.11.2025.

Limnospira platensis (Gomont) K. R. S. Santos & Hentschke, 1973 (*Spirulina*) обладает высокой пищевой ценностью: в её состав входит до 70 % белка, а также каротиноиды, витамины группы В, витамин Е и другие питательные вещества и минералы. Оптимальное хранение цианобактерий достигается высушиванием, и в таком виде биомасса долгое время не теряет своих полезных свойств. Кроме того, клетки сохраняют жизнеспособность, переходя в состояние ангидробиоза, что является крайне важным для сохранения биоразнообразия цианопрокариот и микроводорослей в хранилищах. Среди биохимических компонентов *L. platensis* особый интерес вызывает пигмент С-фикоцианин (С-фц), который обладает антиоксидантными, иммуномодулирующими и онкопротекторными свойствами и входит в состав фотосинтезирующих пигментных комплексов цианобактерий. Целью данной работы было определить содержание С-фц в образцах *L. platensis*, сохраняемых в состоянии ангидробиоза от 1 до 19 лет, и выявить основные факторы, влияющие на снижение концентрации пигмента. Использованы стандартные (биохимический и оптический) методы исследования биомассы *L. platensis*, а также микроскопический — для контроля сопутствующей микрофлоры. Максимальное количество С-фц получено при температуре +30 °С (5,6 и 3,4 % для 2-го и 12-го года хранения соответственно). Дегидратация при более высоких температурах, +50 и +60 °С, приводила к снижению содержания пигмента (1,9 и 0,54 % для 2-го и 12-го года хранения соответственно). Чёткой зависимости между уровнем концентрации С-фц и остаточной влажностью не обнаружено, однако в 23 % образцов при высоких значениях температуры дегидратации выявлена повышенная остаточная влажность (12–16 %). Хранение в течение 19 лет, в отличие от хранения в течение 2 лет, характеризовалось доминированием разрушенных трихомов и массовым развитием сопутствующих бактерий. Обнаружено снижение концентрации С-фц и уменьшение вариабельности показателя при увеличении сроков хранения образцов. По-видимому, длительность хранения, наряду с температурой и остаточной влажностью, оказывала влияние на концентрацию пигмента. Вероятно, содержание С-фц может рассматриваться как индикатор жизнеспособности клеток *L. platensis*. При переводе цианобактерий в состояние ангидробиоза оптимальны дегидратация при температуре +30 °С и хранение образцов при остаточной влажности 9–11 % (срок — не более 2 лет). Результаты могут быть полезны для сохранения биоразнообразия и получения биомассы, богатой С-фц, в ангидробиозных коллекциях водорослей и цианобактерий.

Ключевые слова: цианобактерии, ангидробиоз, микроводоросли, дегидратация, остаточная влажность, температура, сроки хранения

Среди фототрофов, оказывающих адаптогенное воздействие на организм, заслуженное внимание привлекает цианобактерия *Limnospira platensis* (Gomont) K. R. S. Santos & Hentschke (*Spirulina*), обладающая исключительной пищевой ценностью [Кедик и др., 2010; Soni et al., 2017; *Spirulina platensis*, 1996]. Наряду с белком в высокой концентрации (до 70 %), она содержит почти полный спектр каротиноидов, значительное количество витаминов группы В, витамин Е, эссенциальную гамма-линолеовую кислоту и целый ряд микроэлементов [Лось, 2013; Петряков, 2015; Becker, 1993; Choopani et al., 2016; *Spirulina platensis*, 1996]. Среди биохимических компонентов *L. platensis* особый интерес вызывает вспомогательный пигмент С-фикоцианин (далее — С-фц), который представляет собой пигментно-белковый комплекс фикобилипротеинов, поглощающих свет, наряду с аллофикоцианином и фикоэритрином [Chaouachi et al., 2024; Liu et al., 2016; Stadnichuk et al., 2015]. С-фц часто рассматривают как индикатор сохранности клеток, поскольку его концентрация может косвенно указывать на состояние фотосинтетического аппарата цианобактерий [Mróz et al., 2024; *Spirulina platensis*, 1996]. Известно, что С-фц обладает антиоксидантными, иммуномодулирующими и онкопротекторными свойствами [Лось, 2013; Петряков, 2015; Choopani et al., 2016], поэтому при хранении биомассы *L. platensis* возникает необходимость соблюдения условий, обеспечивающих максимальную сохранность пигмента. Дегидратация — самый распространённый способ хранения цианобактерий, при котором биомасса цианопрокариот долгое время не теряет своих полезных свойств. Кроме того, обезвоживание позволяет перевести клетки *L. platensis* в состояние ангидробิโอ́за, что необходимо для сохранения культур микроорганизмов. Изучение содержания С-фц в высушенных клетках *L. platensis* в зависимости от длительности хранения является весьма актуальным, а приведённые в литературе данные крайне фрагментарны.

Целью настоящей работы было определить содержание С-фикоцианина в образцах *Limnospira platensis*, сохраняемых в состоянии ангидробิโอ́за от 1 года до 19 лет, и выявить основные факторы, влияющие на снижение концентрации пигмента.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Растительный материал. Объектом изучения служила альгологически чистая, неаксеничная культура *L. platensis* (штамм IBBS-31) из коллекции ангидробиозных культур отдела биотехнологии и фиторесурсов ФИЦ ИнБЮМ. *L. platensis* переводили в состояние ангидробиоза в разные годы исследований. Максимальная длительность хранения составляла 21 год. Образцы получены как в лабораторных, так и в промышленных условиях культивирования. В качестве питательной среды использована среда Заррука [Faucher et al., 1979]. Всего проанализировано 34 пробы обезвоженных культур *L. platensis*.

Условия культивирования в лаборатории в культиваторах полупромышленного типа. Цианобактерии выращивали в накопительном режиме при постоянном круглосуточном освещении [интенсивность света на поверхности раствора составляла 15 кЛк (люксметр Ю-116, Россия)]. Для удаления избытка кислорода из среды и для равномерного прогрева всего слоя питательного раствора осуществляли автоматическое перемешивание (компрессор поршневой Hailea АСО 308, Китай). Температура среды колебалась в диапазоне +25...+29 °С. По достижении стационарной стадии роста *L. platensis* трихомы отделяли от питательной среды посредством фильтрации через мельничный газ 100–105 ПЭ и промывали дважды двумя объёмами дистиллированной воды. Биомассу наносили на полиэтиленовую плёнку тонким слоем, помещали в термостат (ТС-80М-2, Россия) и обезвоживали при температурных режимах +30, +50 и +60 °С. Время дегидратации составляло от 6 до 20 ч в зависимости от температуры обезвоживания и количества биомассы. Критерием высыхания служило закручивание краёв биомассы внутрь и свободное отсоединение пласта цианобактерий от полиэтиленовой подложки.

Условия хранения образцов. После сушки образцы раскладывали в полиэтиленовые грипперы (зиплок-пакеты), а затем — в пластиковые боксы; далее их помещали в хранилище ангидробиозных культур (температура +18...+20 °С). Срок хранения образцов составлял от 1 до 19 лет.

Биохимические исследования и определение остаточной влажности. С-фц экстрагировали из 0,01–0,05 г сухой биомассы цианобактерий дистиллированной водой (2 мл); процедуру повторяли до получения прозрачного экстракта. Содержание пигмента определяли спектрофотометрическим методом на приборе СФ-2000 (ЛОМО, Россия) и рассчитывали по формуле, приведённой в работах [Воронин и др., 2001; Геворгиз, Нехорошев, 2017]. Показатели содержания С-фц выражены в процентах в пересчёте на сухую массу. Остаточная влажность определена стандартным методом доведения до постоянной массы [Методы физиолого-биохимического исследования, 1975].

Реактивация после состояния ангидробиоза и подготовка суспензии *Limnospira platensis* для исследования с помощью сканирующего электронного микроскопа. Все применяемые растворы перед работой фильтровали через мембранные фильтры с диаметром пор 0,2 мкм (Sartorius, Германия); использовали стерильную посуду. К навеске *L. platensis* (0,01–0,05 г) добавляли 3 мл разбавленной дистиллированной воды среды Заррука (в соотношении 1 : 2) [Патент 2541452, 2015] и оставляли на 1 ч при комнатной температуре для реактивации цианобактерий. Аликвоту суспензии клеток *L. platensis* (1–2 мл) фиксировали 60 мин глутаровым альдегидом до конечной концентрации 2,5 % и осаждали на поликарбонатный фильтр с диаметром пор 0,2 мкм (производство Объединённого института ядерных исследований, Россия). Далее проводили дегидратацию образцов в серии разведений этанола от 20 до 100 % [Bratbak, 1993]. Для сушки образцов в критической точке (1,5–2,5 ч) применяли устройство Leica EM CPD300 (Германия). Для напыления (Au/Pd, 0,5–1,0 мин) использовали прибор Leica EM ACE200. Просмотр и микрофотографирование образцов осуществляли с помощью сканирующего электронного микроскопа Hitachi SU3500 (Япония) при увеличении от 4000× до 6000×.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние температуры на концентрацию С-фикоцианина в образцах *Limnospira platensis*. Для уточнения влияния такого фактора, как температура, на содержание С-фц проанализировано его изменение при различных режимах (+30, +50 и +60 °С). Для исследования были выбраны образцы из одной закладки, хранившиеся 2 года и 12 лет.

Для культуры, пребывающей в состоянии ангидробиоза 2 года, максимальные значения С-фц (5,6 % сухой массы) выявлены при температуре обезвоживания +30 °С. При повышении температуры до +50 и +60 °С, вероятно, происходило первичное разрушение трихомов цианобактерий, поскольку мы зарегистрировали достоверное снижение (непарный *t*-тест, $p < 0,05$) этого показателя в 2,3–2,9 раза (до 2,4 и 1,9 % соответственно). В культуре, пребывающей в состоянии ангидробиоза 12 лет, содержание С-фц в обезвоженной при +30 °С пробе составляло 3,4 % сухой массы; при дегидратации при +50 °С показатель снижался в 1,3 раза (до 2,6 %), при +60 °С — в 6,8 раза (0,5 %) относительно пробы, высушенной при +30 °С. Таким образом, в пробах, сохраняемых в течение 2 и 12 лет, наблюдали тенденцию сокращения С-фц при увеличении температуры обезвоживания (рис. 1а, б).

Для образцов, хранящихся дольше (17, 19 и 21 год), обнаружены более низкие и достоверно не отличающиеся (непарный *t*-тест, $p > 0,05$) средние показатели содержания С-фц — 1,86 и 1,97 % для температур +30 и +50 °С соответственно. При +60 °С количество фикоцианина снижалось в 3,8 раза; в среднем значение составило 0,54 %.

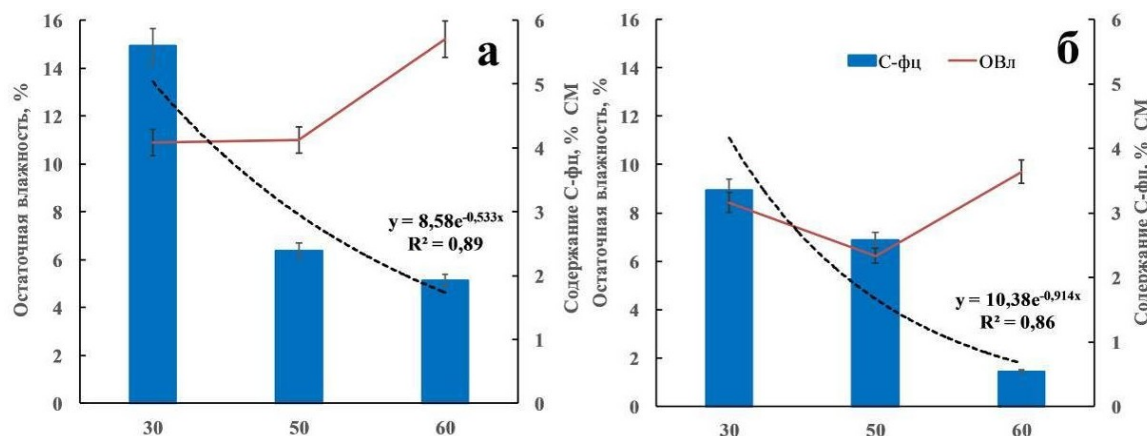


Рис. 1. Зависимость концентрации С-фикоцианина и остаточной влажности от температуры обезвоживания образцов *Limnospira platensis* при различных сроках хранения: а — 2 года; б — 12 лет. Пунктиром показана линия тренда

Fig. 1. Dependence of C-phycoerythrin concentration and residual moisture on the dehydration temperature of *Limnospira platensis* samples at different storage periods: а, 2 years; б, 12 years. The dotted line shows the trend

Ранее было указано, что с целью обеспечения жизнеспособности цианобактерий (после состояния ангидробิโอ́за) и оптимального сохранения биохимических компонентов необходимо проводить дегидратацию в температурном диапазоне +30...+60 °С [Патент 2541452, 2015; Харчук, 2018]. Однако для максимальной сохранности С-фц, как оказалось, наиболее приемлемым было обезвоживание при +30 °С, причём для образцов, хранящихся как 2 года (что соответствует срокам хранения промышленных препаратов *L. platensis*), так и 12 лет. Известно, что температура дегидратации +30 °С соответствует физиологическому оптимуму роста цианобактерий. Например, при таком режиме обезвоживания не было обнаружено изменений в составе липидов, тогда как при дегидратации при +60 и +70 °С наблюдали увеличение содержания ненасыщенных жирных кислот, что способствовало повышению устойчивости мембран и, вероятно, являлось ответом на негативное температурное воздействие [Харчук, Копытов, 2005]. Согласно [Ефимов, 2007; Liu et al., 2016; Spirulina platensis, 1996], при увеличении температуры до значений более +50...+60 °С концентрация С-фц снижалась, а при +70 °С пигмент разрушался, по-видимому из-за процессов деструкции, начинающихся в белковой части фикобилипротеинов. Это согласуется с нашими данными.

Таким образом, нами подтверждено, что температура обезвоживания являлась важным фактором, влияющим на содержание С-фц в клетках *L. platensis*. Оптимальной для сохранения С-фц была температура дегидратации +30 °С; обезвоживание при более высоких значениях приводило, вероятно, к термической деструкции пигмента во время сушки.

Влияние остаточной влажности на содержание С-фикоцианина в образцах *Limnospira platensis*. Выше указано: при температуре обезвоживания +60 °С для 2-го и 12-го года исследований обнаружены максимальные величины остаточной влажности (далее — ОВл) (15,2 и 9,7 % соответственно) и минимальное содержание С-фц (см. рис. 1). Для более длительно хранящихся образцов ОВл при этой температуре также была высокой (9,16 %). За весь период исследований значение ОВл изменялось в пределах 6,9–15,4 %. Чёткой зависимости ОВл сохраняемых культур от температуры дегидратации не установлено, но для всего массива данных выявлено: наиболее часто повышенную влажность (12–15,2 %) отмечали в образцах, которые были обезвожены при высоких температурах (23 % от общей выборки) (рис. 2). Интересно, что пониженную влажность (6,6–8,54 %) регистрировали в 47,4 % образцов при их длительном хранении (более 12 лет).

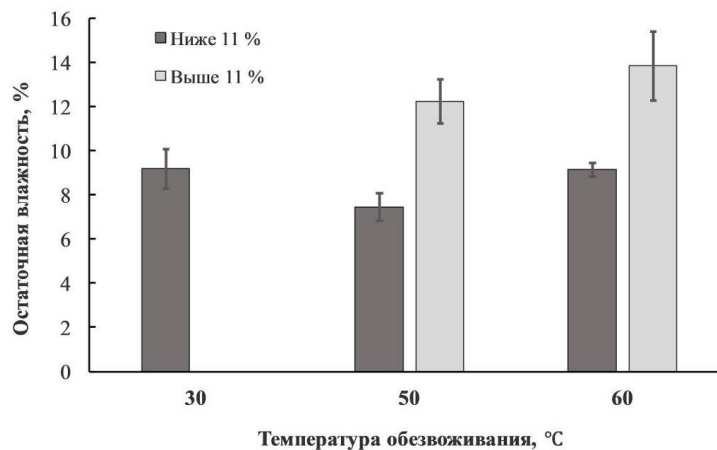


Рис. 2. Показатели остаточной влажности в образцах *Limnospira platensis* при разной температуре дегидратации

Fig. 2. Parameters of residual moisture in *Limnospira platensis* samples at different dehydration temperature

Во время дегидратации сначала удаляется свободная вода, при этом концентрация внутриклеточных компонентов возрастает в 2–5 раз. Позднее происходит удаление связанной (структурной) воды, которая и определяет ОВл. Связанная вода переходит в гелеобразное состояние и защищает клеточные структуры, поэтому полного разрушения фотосинтетических систем I и II не происходит, а следовательно, С-фц сохраняется [Беккер и др., 1981; Liu et al., 2016].

Ранее были определены пределы ОВл для хранения некоторых цианобактерий и микроводорослей в состоянии ангидробиоза, при которых поддерживались их физиолого-биохимические свойства. Например, для успешной реактивации и возвращения в жизнеспособное состояние *Synechococcus elongatus* (Nägeli) Nägeli, 1849 необходима остаточная влажность 8–11 %; для *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin, 1897 — 12–14 %; для *L. platensis* — 9–11 % [Харчук, 2008a]. При уровне ОВл ниже или выше оптимального клетки теряют жизнеспособность и не переходят в состояние анабиоза [Беккер и др., 1990; Liu et al., 2016].

Известно, что относительная влажность воздуха зависит от температуры, причём чем выше температура, тем больше водяного пара может вместить воздух и, следовательно, больше влаги удержать [Троцкая и др., 2014]. Вероятно, эта зависимость лежит в основе процесса увеличения ОВл при высокой температуре обезвоживания. Кроме того, при фасовке образцов после высокотемпературной обработки возможно более интенсивное образование конденсата в ёмкостях для хранения. Для *L. platensis* ОВл > 12 % является критической для выживания клеток в высушенном состоянии и приводит к разрушению трихомов [Харчук, 2008b]. Например, при высокой ОВл, 20–24 %, М. Е. Беккером с соавторами [1981] была обнаружена гибель дрожжевых клеток. По-видимому, высокие значения температуры дегидратации и повышенная ОВл образцов комплексно негативно влияли на состояние клеток. Происходило разрушение трихомов и высвобождение из них метаболитов, что увеличивало пул органических веществ, вызывающих активное развитие сопутствующей микрофлоры [Тархова, 2005; Mogale, 2016; Vardaka et al., 2016].

Исследование реактивированных образцов после 2 и 19 лет хранения показало: в первом случае в суспензии наблюдали относительно сохранные трихомы и небольшое количество бактериальных клеток (рис. 3а), а при длительном хранении регистрировали доминирование деформированных и разрушенных трихомов и массовое развитие бактерий (рис. 3б, д). В настоящем исследовании мы не выполняли количественную оценку бактериальных ассоциаций, однако отметили,

что визуально численность бактерий в образцах после 19 лет хранения намного выше, особенно на фрагментах разрушенных трихомов. Бактериальные клетки обнаружены на поверхности слизевого чехла цианобактерий (рис. 3а, г, ж, белые сплошные стрелки), на поверхности разрушенных трихомов (рис. 3д, е, чёрные пунктирные стрелки), в слизевом чехле цианобактерий (рис. 3ж, чёрные сплошные стрелки), в культуральной среде вне клеток *L. platensis* (рис. 3а–в, белые пунктирные стрелки). Доминирование в суспензии длительно хранящихся образцов необратимо повреждённых и мёртвых клеток (65,8 и 34,2 %) с низким содержанием С-фц (1,4 %) было показано ранее [Kharchuk et al., 2022].

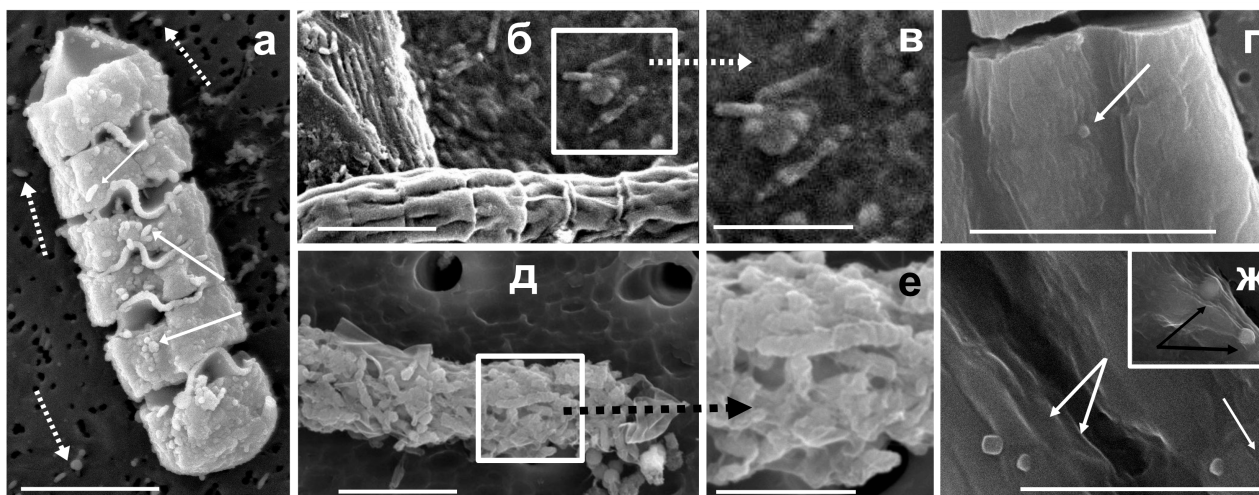


Рис. 3. Трихомы *Limnospira platensis* в реактивированных образцах после 2 и 19 лет хранения в состоянии ангидробิโอ́за (по данным сканирующей электронной микроскопии): а — трихомы *L. platensis* и ассоциированные бактерии после 2 лет хранения; б — деформированные трихомы *L. platensis* и ассоциированные бактерии после 19 лет хранения; в — бактерии, сопутствующие *L. platensis*, в культуральной суспензии образцов после 19 лет хранения; г — бактериальные клетки на поверхности слизевого чехла цианобактерий; д — разрушенные трихомы *L. platensis* в образцах после 19 лет хранения; е — бактериальные клетки на разрушенных трихомах; ж — бактериальные клетки на поверхности и в слизевом чехле цианобактерий. Масштабные линейки — 5 мкм

Fig. 3. *Limnospira platensis* trichomes in reactivated samples after 2 and 19 years of storage under anhydrobiosis condition (according to scanning electron microscopy data): а, *L. platensis* trichomes and associated bacteria after 2 years of storage; б, deformed *L. platensis* trichomes and associated bacteria after 19 years of storage; в, *L. platensis*-associated bacteria in a culture suspension of samples after 19 years of storage; г, bacterial cells on the surface of the Cyanobacteria mucilaginous sheath; д, destroyed *L. platensis* trichomes in a culture suspension of samples after 19 years of storage; е, bacterial cells on destroyed trichomes; ж, bacterial cells on the surface and in the Cyanobacteria mucilaginous sheath. Scale bars are 5 μm

Динамика содержания С-фикоцианина в образцах *Limnospira platensis* при различных сроках хранения. Для всех образцов, имеющих у нас в распоряжении (1 и 2 года, 12 и 19 лет — настоящее исследование; 4 года и 17 лет — описаны ранее [Kharchuk et al., 2022]), обнаружено снижение концентрации С-фц по мере увеличения сроков их хранения. Максимальное содержание С-фц в обезвоженных клетках *L. platensis* зафиксировано через 1 год хранения — в среднем ($5,88 \pm 0,68$) %. Между 1 и 2, а также 1 и 4 годами хранения выявлено достоверное снижение показателя (непарный *t*-тест, $p < 0,05$) — до ($2,64 \pm 0,3$) % и ($2 \pm 0,4$) % соответственно. В период после 12 лет наблюдали дальнейшее уменьшение содержания С-фц в 1,1–2 раза (по сравнению с таковым в предыдущий период исследований), однако оно было недостоверным (непарный *t*-тест, $p > 0,05$). Минимальные величины зарегистрированы после 19 лет хранения — ($0,8 \pm 0,02$) % (рис. 4).

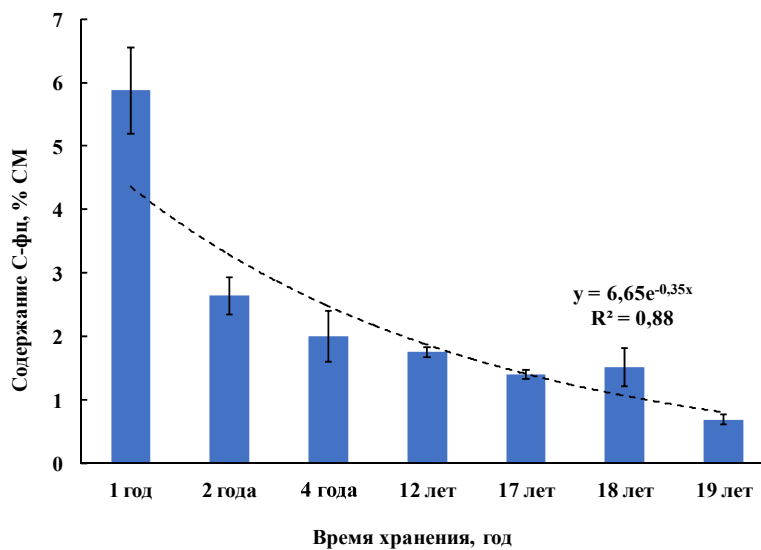


Рис. 4. Содержание С-фикоцианина в обезвоженных пробах *Limnospira platensis* при различных сроках хранения (усреднены данные, полученные при температурах дегидратации +30...+60 °С и остаточной влажности 6,6–15,2 %). Пунктиром показана линия тренда. Данные за 4-й и 17-й годы — из [Kharchuk et al., 2022]

Fig. 4. C-phycocyanin content in dehydrated *Limnospira platensis* samples at different storage periods (averaged data obtained at dehydration temperatures of +30...+60 °С and residual moisture of 6.6–15.2%). The dotted line shows the trend. Data for years 4 and 17 is from [Kharchuk et al., 2022]

Интересно отметить, что вариабельность показателя снижается при увеличении срока хранения образцов. Вероятно, из-за влияния этого фактора, наряду с температурой и ОВл, происходит уменьшение концентрации С-фц, а само содержание пигмента может рассматриваться как индикатор жизнеспособности клеток *L. platensis*. Полученные нами данные указывают на то, что условия дегидратации и дальнейшего хранения цианобактерий, традиционно принятые для промышленного получения биомассы, отличаются от условий, оптимальных для сохранения клеток *L. platensis* в состоянии ангидробิโอ́за с целью возможной реактивации жизнеспособных клеток с высоким содержанием С-фикоцианина. Результаты могут быть применены при подборе условий для сохранения культур микроводорослей и цианопрокариот в состоянии ангидробิโอ́за.

Заключение. Максимальные значения содержания С-фикоцианина (С-фц) в ангидробиозных клетках *Limnospira platensis* обнаружены при температуре дегидратации +30 °С — 5,6 и 3,4 % для 2 и 12 лет хранения соответственно. При увеличении температуры обезвоживания до +50 и +60 °С, вероятно, происходило первичное разрушение трихомов цианобактерий; концентрация пигмента снижалась для обоих сроков исследования — до 1,9 % для 2-го года хранения и до 0,54 % для 12-го года.

Диапазон величин остаточной влажности был шире известного оптимума для *L. platensis*: значения изменялись от 6,9 до 15,4 %. Зависимости остаточной влажности сохраняемых культур от температуры дегидратации не установлено, но наиболее часто образцы с повышенной влажностью (12–15,2 %) фиксировали при высоких температурах обезвоживания (23 % от общей выборки). Пониженную влажность (6,6–8,54 %) регистрировали в 47,4 % образцов при длительном хранении (более 12 лет). При показателях остаточной влажности выше и ниже оптимальных, вероятно, происходили необратимые процессы в клетках цианобактерий и вторичное разрушение трихомов, а содержание С-фц снижалось до минимального уровня. При длительном хранении образцов наблюдали активное развитие микрофлоры и доминирование разрушенных трихомов в суспензии реактивированных цианобактерий.

Для всего массива данных, вне зависимости от температуры дегидратации и от остаточной влажности, отмечена тенденция уменьшения концентрации С-фц при увеличении срока хранения образцов. В диапазоне от 2 до 4 и от 4 до 12 лет снижение носило достоверный характер (непарный *t*-тест, $p < 0,05$), а далее оно было недостоверным (непарный *t*-тест, $p > 0,05$). Вероятно, длительный срок хранения проб, наряду с температурой дегидратации и остаточной влажностью, способствовал деградации С-фц и его полному разрушению. Содержание С-фц может рассматриваться как индикатор жизнеспособности клеток *L. platensis*.

Традиционно принятые условия для промышленного получения биомассы цианобактерий для последующего её использования при производстве БАДов, лекарственных препаратов, пищевых добавок и других биотехнологических продуктов отличаются от условий, необходимых для перевода микроводорослей и цианопрокариот в состояние ангидробиоза с целью возможной дальнейшей реактивации жизнеспособных клеток с высокой концентрацией С-фц. При переводе цианобактерий в состояние ангидробиоза оптимальными являются следующие параметры: дегидратация при температуре +30 °С и хранение образцов при остаточной влажности 9–11 % (срок — не более двух лет). Полученные результаты могут быть полезны для сохранения альгокультур в коллекциях.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по темам «Комплексное исследование механизмов функционирования морских биотехнологических комплексов с целью получения биологически активных веществ из гидробионтов» (№ гос. регистрации 124022400152-1) и «Комплексное исследование экологических и физиолого-биохимических особенностей микроводорослей различных таксономических групп при адаптации к меняющимся условиям среды» (№ гос. регистрации 124021300070-2).

Благодарность. Авторы признательны начальнику лаборатории микроскопии ФИЦ ИнБЮМ В. Н. Лишаеву за помощь при работе на сканирующем электронном микроскопе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Беккер М. Е., Дамберг Б. Э., Рапопорт А. И. *Анабиоз микроорганизмов*. Рига : Зинатне, 1981. 252 с. [Bekker M. E., Damberg B. E., Rapoport A. I. *Anabioz mikroorganizmov*. Riga : Zinatne, 1981, 252 p. (in Russ.)]
2. Беккер М. Е., Лиепиньш Г. К., Райпулис Е. П. Живая клетка и её жизнедеятельность // Беккер М. Е., Лиепиньш Г. К., Райпулис Е. П. *Биотехнология*. Москва : Агропромиздат, 1990. С. 7–41. [Bekker M. E., Liepin'sh G. K., Raipulis E. P. *Zhivaya kletka i ee zhiznedeyatel'nost'*. In: Bekker M. E., Liepin'sh G. K., Raipulis E. P. *Biotekhnologiya*. Moscow : Agropromizdat, 1990, pp. 7–41. (in Russ.)]
3. Воронин А. В., Первушкин С. В., Сохина А. А., Шаталаев И. Ф. Количественное определение фикоцианина в биомассе спироулины // *Фармация*. 2001. № 1. С. 16–17. [Voronin A. V., Pervushkin S. V., Sokhina A. A., Shatalaev I. F. *Kolichestvennoe opredelenie fikotsianina v biomasse spiruliny*. *Farmatsiya*, 2001, no. 1, pp. 16–17. (in Russ.)]
4. Геворгиз Р. Г., Нехорошев М. В. *Количественное определение массовой доли С-фикоцианина и аллофикоцианина в сухой биомассе Spirulina (Arthrospira) platensis North. Geitl. Холодная экстракция : учебно-методическое пособие / РАН, Ин-т морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского*. Севастополь, 2017. 21 с. (Препринт / РАН, ИМБИ). [Gevorgiz R. G., Nekhoroshev M. V. *Kolichestvennoe opredelenie massovoi doli С-fikotsianina i allofikotsianina v sukhoi biomasse Spirulina (Arthrospira) platensis North. Geitl. Kholodnaya ekstraktsiya : uchebno-metodicheskoe posobie / RAN, In-t morskikh biologicheskikh issledovaniy im. A. O. Kovalevskogo*. Sevastopol, 2017. 21 p. (Preprint / RAN, IMBI). (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/46>
5. Ефимов А. А. Обоснование технологии получения фикоцианина из синезелёных водорослей как пищевой добавки // *Фундаментальные исследования*. 2007. № 11. С. 44–46. [Efimov A. A. *Obosnovanie tekhnologii polucheniya fikotsianina*

- iz sinezelenykh vodoroslei kak pishchevoi dobavki. *Fundamental'nye issledovaniya*, 2007, no. 11, pp. 44–46. (in Russ.). <https://elibrary.ru/iqgayf>
6. Кедик С. А., Ярцев Е. И., Панов А. В. *Спирulina – пища XXI века*. Москва : Институт фармацевтических технологий, 2010. 180 с. [Kedik S. A., Yartsev E. I., Panov A. V. *Spirulina – pishcha XXI veka*. Moscow : Institut farmatsevticheskikh tekhnologii, 2010, 180 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/qmcrbv>
 7. Лось Д. А. Физиология и биотехнология микроводорослей: состояние исследований и перспективы // *Физиология растений*. 2013. Т. 60, № 4. С. 459–467. [Los D. A. Fiziologiya i biotekhnologiya mikrovodoroslei: sostoyanie issledovaniy i perspektivy. *Fiziologiya rasteniy*, 2013, vol. 60, no. 4, pp. 459–467. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/s001533031304009x>
 8. *Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике* / отв. ред. А. В. Топачевский. Киев : Наукова думка, 1975. 248 с. [*Metody fiziologo-biokhimicheskogo issledovaniya vodoroslei v gidrobiologicheskoi praktike* / A. V. Topachevsky (Ed.). Kyiv : Naukova dumka, 1975, 248 p. (in Russ.)]
 9. Патент 2541452 Российская Федерация. МПК6 C12N 1/04. *Способ длительного хранения микроводорослей* / Харчук И. А. ; заявитель и патентообладатель Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН». № 2014149881/93 ; заявл. 26.09.2014 ; приор. 17.03.2008 ; опубл. 10.02.2015, Бюл. № 4. [Patent 2541452 Rossiiskaya Federatsiya. МПК6 C12N 1/04. *Sposob dlitel'nogo khraneniya mikrovodoroslei* / Kharchuk I. A. ; zayavitel' i patentoobladatel' Federal'noe gosudarstvennoe byudzhethnoe uchrezhdenie nauki "Institut morskikh biologicheskikh issledovaniy imeni A. O. Kovalevskogo RAN". No. 2014149881/93 ; zayavl. 26.09.2014 ; prior. 17.03.2008 ; opubl. 10.02.2015, Byul. no. 4. (in Russ.)]
 10. Петряков В. В. Изучение физических свойств и состава питательных веществ микроводоросли *Spirulina platensis*, выращенной в лабораторных условиях // *Научный альманах*. 2015. № 2. С. 149–152. [Petryakov V. V. The study of the physical properties and composition of nutrients in microalgae *Spirulina platensis* grown in laboratory conditions. *Nauchnyi al'manakh*, 2015, no. 2, pp. 149–152. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/txzgzv>
 11. Тархова Э. П. Микроорганизмы, сопутствующие *Spirulina platensis* в накопительной культуре // *Экология моря*. 2005. Вып. 70. С. 49–52. [Tarhova E. P. Microorganisms associated with *Spirulina platensis* (Nordst.) in accumulated culture. *Ekologiya morya*, 2005, iss. 70, pp. 49–52. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4705>
 12. Троцкая Т. П., Раицкий Г. Е., Леонович И. С. Экономия энергии при работе распылительных сушилок за счёт снижения влажности сушащего агента // *Пищевая промышленность: наука и технологии*. 2014. № 2 (24). С. 70–74. [Trockaya T. P., Raitsky G. E., Leonovich I. S. Economy of energy during the work of spray dryers due to decrease in humidity of the drying agent. *Pishchevaya promyshlennost': nauka i tekhnologii*, 2014, no. 2 (24), pp. 70–74. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/szjqct>
 13. Харчук И. А. *Ангидробриоз микроводорослей как способ сохранения их жизнеспособности* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.10. Севастополь, 2008а. 27 с. [Kharchuk I. A. *Angidrobioz mikrovodoroslei kak sposob sokhraneniya ikh zhiznesposobnosti* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.02.10. Sevastopol, 2008a, 27 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/gfgzwi>
 14. Харчук И. А. Динамика жизнеспособности и компонентов биохимического состава *Arthrospira (Spirulina) platensis* (Nords) Gomont в зависимости от температуры дегидратации при переводе в состояние ангидробриоза // *Вопросы современной альгологии*. 2018. № 1 (16). [Kharchuk I. A. Dynamics of viability and components of biochemical composition of *Arthrospira (Spirulina) platensis* (Nords) Gomont depending on the dehydration temperature transferring at anhydrobiosis state. *Voprosy sovremennoi algologii*, 2018, no. 1 (16). (in Russ.)]. URL: <http://algology.ru/1258> [accessed: 13.06.2025].
 15. Харчук И. А. Динамика компонентов биохимического состава *Spirulina platensis* при ангидробриозе // *Экология моря*. 2008b. Вып. 76. С. 67–71. [Kharchuk I. A. Dynamics of components of biochemical structure of *Spirulina platensis* at the anhydrobiosis. *Ekologiya morya*, 2008b, iss. 76, pp. 67–71.

- (in Russ)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4821>
16. Харчук И. А., Копытов Ю. П. Динамика концентрации липидов в клетках *Dunaliella salina* при лимитировании углеродного питания // *Экология моря*. 2005. Вып. 67. С. 111–113. [Kharchuk I. A., Kopitov Y. P. Dynamics of lipid concentration in *Dunaliella salina* cells in conditions of limited carbon feed. *Ekologiya morya*, 2005, iss. 67, pp. 111–113. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/4660>
 17. Becker E. W. Development of *Spirulina* research in a developing country – India. In: *Spirulina, Algae of Life* / F. Doumenge, H. Durand-Chastel, A. Toulemont (Eds). Leiden : Monaco, Musee Océanographique, 1993, pp. 141–157. (Bulletin de l'Institut océanographique. Special ; no. 12). (in French).
 18. Bratbak G. Microscope methods for measuring bacterial biovolume: Epifluorescence microscopy, scanning electron microscopy, and transmission electron microscopy. In: *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology* / P. F. Kemp, J. J. Cole, B. F. Sherr, E. B. Sherr (Eds). Boca Raton : CRC Press, 1993, chap. 36, pp. 309–318. <https://doi.org/10.1201/9780203752746>
 19. Chaouachi M., Vincent S., Groussard C. A review of the health-promoting properties of *Spirulina* with a focus on athletes' performance and recovery. *Journal of Dietary Supplements*, 2024, vol. 21, iss. 2, pp. 210–241. <https://doi.org/10.1080/19390211.2023.2208663>
 20. Choopani A., Poorsoltan M., Fazilati M., Latifi A. M., Salavati H. *Spirulina*: A source of gamma-linoleic acid and its applications. *Journal of Applied Biotechnology Reports*, 2016, vol. 3, iss. 4, pp. 483–488.
 21. Ermolaev V. A. Selection of the temperature regime for freeze-drying *Spirulina*. *Vestnik Mezhdunarodnoi akademii kholoda*, 2020, no. 1, pp. 84–88. <https://doi.org/10.17586/1606-4313-2020-19-1-84-88>
 22. Faucher O., Coupal B., Leduy A. Utilization of seawater-urea as a culture medium for *Spirulina maxima*. *Canadian Journal of Microbiology*, 1979, vol. 25, no. 6, pp. 752–759. <https://doi.org/10.1139/m79-109>
 23. Kharchuk I. A., Rylkova O. A., Beregovaya N. M. State of cyanobacteria *Arthrospira platensis* and of associated microflora during long-term storage in the state of anhydrobiosis. *Microbiology*, 2022, vol. 91, no. 6, pp. 704–712. <https://doi.org/10.1134/s0026261722601786>
 24. Liu Q., Huang Y., Zhang R., Cai T., Cai Y. Medical application of *Spirulina platensis* derived C-phycoyanin. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*, 2016, vol. 4, art. 7803846 (14 p.). <https://doi.org/10.1155/2016/7803846>
 25. Mogale M. *Identification and Quantification of Bacteria Associated with Cultivated Spirulina and Impact of Physiological Factors*. Master Thesis / University of Cape Town. Cape Town, 2016, 184 p. <http://hdl.handle.net/11427/22921>
 26. Mróz M., Parchem K., Józwiak J., Domingues M. R., Kusznierevicz B. The impact of different drying methods on the metabolomic and lipidomic profiles of *Arthrospira platensis*. *Molecules*, 2024, vol. 29, iss. 8, art. 1747 (21 p.). <https://doi.org/10.3390/molecules29081747>
 27. Stadnichuk I. N., Krasilnikov P. M., Zlenko D. V. Cyanobacterial phycobilisomes and phycobiliproteins. *Microbiology*, 2015, vol. 84, iss. 2, pp. 101–111. <https://doi.org/10.1134/s0026261715020150>
 28. Soni R. A., Sudhakar K., Rana R. S. *Spirulina* – from growth to nutritional product: A review. *Trends in Food Science & Technology*, 2017, vol. 69, pt A, pp. 157–171. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2017.09.010>
 29. Vardaka E., Kormas K. A., Katsiapi M., Genitsaris S., Moustaka-Gouni M. Molecular diversity of bacteria in commercially available “*Spirulina*” food supplements. *Peer J*, 2016, vol. 4, art. e1610 (14 p.). <https://doi.org/10.7717/peerj.1610>
 30. *Spirulina platensis* (*Arthrospira*). *Physiology, Cell-Biology and Biotechnology* / A. Vonshak (Ed.). London : CRC Press, 1996, 233 p. <https://doi.org/10.1201/9781482272970>

**FACTORS AFFECTING C-PHYCOCYANIN CONCENTRATION IN CELLS
OF *LIMNOSPIRA PLATENSIS* (GOMONT) K. R. S. SANTOS & HENTSCHE
(*SPIRULINA*)
AT DIFFERENT STORAGE PERIODS IN DEHYDRATED STATE**

I. Kharchuk, N. Beregovaya, and O. Rylkova

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

Limnospira platensis (Gomont) K. R. S. Santos & Hentschke, 1973 (*Spirulina*) has a high nutritional value: it contains up to 70% of protein, as well as carotenoids, B vitamins, vitamin E, and other nutrients and minerals. Optimal storage of cyanobacteria is achieved by drying, and in this form, the biomass preserves its useful properties for a long time. Moreover, cells remain viable when entering the state of anhydrobiosis, and this is crucial for preserving the biodiversity of cyanoprokaryotes and microalgae in storages. Among the biochemical components of *L. platensis*, the pigment C-phycoyanin (C-PC) is of particular interest: it has antioxidant, immunomodulatory, and cancer-preventing properties, and it is a component of photosynthetic pigment complexes of cyanobacteria. The aim of this work was to determine C-PC content in *L. platensis* samples preserved in the state of anhydrobiosis within 1–19 years and to reveal the key factors affecting the decrease in its concentration. To analyze *L. platensis* biomass, standard methods (biochemical and optical ones) were used, and also microscopic technique was applied to control associated microflora. The maximum amount of C-PC was obtained at a temperature of +30 °C (5.6 and 3.4% for the 2nd and 12th years of storage, respectively). Dehydration at higher temperatures, +50 and +60 °C, led to a drop in pigment content (1.9 and 0.54% for the 2nd and 12th years of storage, respectively). No clear correlation between the level of C-PC concentration and residual moisture was revealed; however, in 23% of samples at high dehydration temperatures, increased residual moisture was recorded (12–16%). Storage for 19 years, in contrast to storage for 2 years, was characterized by the dominance of destroyed trichomes and the abundant development of associated bacteria. A decrease in C-PC concentration in the samples and a decline in variability of the indicator with increasing storage period were noted. Apparently, storage period, along with temperature and residual moisture, affected the drop in the pigment concentration. Probably, C-PC content can be considered as an indicator of *L. platensis* cell viability. When transferring cyanobacteria to the state of anhydrobiosis, it is most reasonable to carry out dehydration at a temperature of +30 °C and store samples at a residual moisture of 9–11% (for no more than 2 years). The results may be useful for preserving biodiversity and obtaining C-PC-rich biomass in anhydrobiotic collections of algae and cyanobacteria.

Keywords: cyanobacteria, anhydrobiosis, microalgae, dehydration, residual moisture, temperature, storage period

ЗАМЕТКИ

УДК [574.5.088:543.4]:546.15

**КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ
МАССОВОЙ ДОЛИ СУММАРНОГО ЙОДА В МОРСКИХ ГИДРОБИОНТАХ
СПЕКТРОФОТОМЕТРИЧЕСКИМ МЕТОДОМ**

© 2026 г. Р. Г. Геворгиз, Е. В. Зиновьева, С. Н. Железнова, **Н. И. Бобко**

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

Севастополь, Российская Федерация

E-mail: r.gevorgiz@ibss-ras.ru

Поступила в редакцию 11.07.2024; после доработки 29.12.2024;
принята к публикации 21.11.2025.

Приведена методика количественного определения суммарного йода в гидробионтах, заключающаяся в минерализации биомассы в присутствии КОН и окислении неорганических соединений йода бромом до йодатов с удалением излишков брома формиатом. Йодаты в кислой среде восстанавливают йодидом до элементарного йода, который экстрагируют хлороформом и определяют по поглощению света в диапазоне 502–510 нм; нижняя граница определяемого содержания — 10^{-6} г. Для увеличения чувствительности в хлороформную фракцию добавляют 10%-ный спиртовой раствор йодида калия. После образования трииодида калия определяют йод по поглощению света в области 225 или 325 нм; нижняя граница определяемого содержания — 10^{-9} г.

Ключевые слова: морские организмы, йодорганические соединения

Эссенциальные элементы играют ведущую роль в морских экосистемах. Анализ путей метаболизма, определение количественного содержания этих элементов в гидробионтах и многие другие прикладные аспекты заслуживают пристального внимания исследователей. Особое место как в теоретическом, так и в практическом плане занимает йод. Несмотря на его важность в рационе, в том числе для человека, изучению метаболизма йода у морских гидробионтов посвящено ограниченное число публикаций. Отчасти это связано с тем, что многие методы его определения являются достаточно трудоёмкими и дорогостоящими либо характеризуются низкой чувствительностью. Метод выбирают с учётом его аналитических возможностей и доступности технических средств измерения, а также концентрации йода в объекте исследования. В лабораторной практике используют следующие методы анализа: фотометрические [Брянская, Лескова, 2006; ГОСТ 26185-84, 2004; Лабораторный практикум, 1991; Мазор, 1986; Починок, 1976; Р 4.1.1672-03, 2004], титриметрические [Брянская, Лескова, 2006; ГОСТ 25832-89, 1996; ГОСТ 31505-2012, 2013; Ермоленко и др., 2010; Мазор, 1986; МУК 4.1.1106-02, 2002; Р 4.1.1672-03, 2004], кинетические [Бозина, Рувинский, 2003; ГОСТ 28458-90, 2006; Ермоленко и др., 2010; Фархутдинов и др., 2013], хроматографические [Бозина, Рувинский, 2003; Mishra et al., 2000; Nitschke, Stengel, 2015; Yeh et al., 2014], радиохимические [Бозина, Рувинский, 2003], электрохимические [ГОСТ 31505-2012, 2013; ГОСТ 31660-2012, 2013; МУК 4.1.1481-03, 2003], методы атомно-эмиссионной спектроскопии [Milinovic et al., 2021] и масс-спектрометрические [ГОСТ EN 15111-2015, 2017; Mello et al., 2013].

Цель исследования — разработать теоретическую основу для создания простого спектрофотометрического метода определения массовой доли суммарного йода в биомассе гидробионтов.

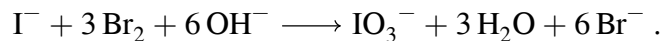
РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В биомассе морских организмов йод в основном представлен в органической форме. При пробоподготовке (при минерализации биомассы) происходит окисление органических и неорганических соединений йода, в результате чего возможны потери йода из-за сублимации его паров. Чтобы предотвратить эти потери, минерализацию биомассы осуществляют в присутствии щёлочи:

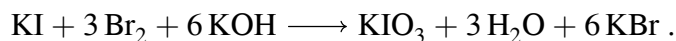


Минерализацию необходимо осуществлять в присутствии КОН при температуре +500...+550 °С, поскольку йодат калия разлагается с выделением кислорода при +560...+650 °С, а у йодата натрия температура разложения гораздо ниже +500 °С.

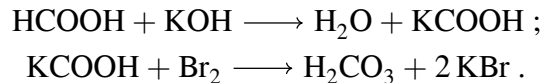
Образовавшиеся соединения йодида в ходе минерализации окисляют бромом в щелочной среде в йодаты (IO_3^-):



Например, в присутствии КОН:

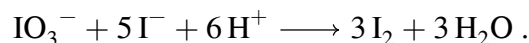


Излишек элементарного брома удаляют с помощью формиата после образования его в щелочной среде:

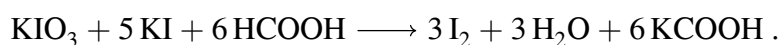


Затем подкисляют серной кислотой.

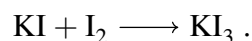
Йодаты в кислой среде восстанавливают йодидом до элементарного йода:



Например, йодидом калия в присутствии муравьиной кислоты:



Йод концентрируют из водного раствора экстракцией с помощью хлороформа и определяют по поглощению света в диапазоне длин волн 502–510 нм. Нижняя граница определяемого содержания — 10^{-6} г. Для увеличения чувствительности в хлороформную фракцию добавляют 10%-ный спиртовой раствор йодида калия, в результате чего образуется трийодид калия:



Йод определяют в ультрафиолетовой области при длине волны 225 или 325 нм. Таким образом чувствительность может быть увеличена в 20 раз. Нижняя граница определяемого содержания — 10^{-9} г.

Предложенный простой метод пригоден для рутинных измерений, он не требует много времени, а также дорогостоящих реактивов и оборудования.

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

1. Бозина Т. В., Рувинский О. Е. Сравнительный анализ различных методов определения йода в пищевых продуктах // *Известия высших учебных заведений. Пищевая технология*. 2003. № 4 (275). С. 87–89. [Bozina T. V., Ruvinsky O. E. Sravnitel'nyi analiz razlichnykh metodov opredeleniya ioda v pishchevykh produktakh. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedenii. Pishchevaya tekhnologiya*, 2003, no. 4 (275), pp. 87–89. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/qcpinp>
2. Брянская И. В., Лескова С. Ю. *Методы определения содержания йода в пищевом сырье и продуктах питания / Восточно-Сибирский государственный университет технологий и управления*. Улан-Удэ : Изд-во ВСГУТУ, 2006. 32 с. [Bryanskaya I. V., Leskova S. Yu. *Metody opredeleniya sodержaniya ioda v pishchevom syr'e i produktakh pitaniya / Vostochno-Sibirskii gosudarstvennyi universitet tekhnologii i upravleniya*. Ulan-Ude : Izd-vo VSGUTU, 2006, 32 p. (in Russ.)]
3. *Лабораторный практикум по общей технологии пищевых производств* : [учебное пособие для пищевых вузов] / под ред. Л. П. Ковальской. Москва : Агропромиздат, 1991. 335 с. [*Laboratoryni praktikum po obshchei tekhnologii pishchevykh proizvodstv* : [uchebnoe posobie dlya pishchevykh vuzov] / L. P. Koval'skaya (Ed.). Moscow : Agropromizdat, 1991, 335 p. (in Russ.)]
4. ГОСТ 25832-89. *Изделия хлебобулочные диетические. Технические условия*. Москва : Изд-во стандартов, 1996. 14 с. [GOST 25832-89. *Dietic Bread Products. Specifications*. Moscow : Izd-vo standartov, 1996, 14 p. (in Russ.)]
5. ГОСТ 26185-84. *Водоросли морские, травы морские и продукты их переработки. Методы анализа*. Москва : Изд-во стандартов, 2004. 34 с. [GOST 26185-84. *Seaweeds, Sea-grasses and Its Processed Products. Methods of Physical and Chemical Analysis*. Moscow : Izd-vo standartov, 2004, 34 p. (in Russ.)]
6. ГОСТ 28458-90. *Корма растительные. Метод определения йода*. Москва : Изд-во стандартов, 2006. 6 с. [GOST 28458-90. *Vegetable Feeds. Method for Determination of Iodine*. Moscow : Izd-vo standartov, 2006, 6 p. (in Russ.)]
7. ГОСТ 31505-2012. *Молоко, молочные продукты и продукты детского питания на молочной основе. Методы определения содержания йода*. Москва : Изд-во стандартов, 2013. 15 с. [GOST 31505-2012. *Milk, Milk Products and Infant Milk Products. Methods of Iodine Determination*. Moscow : Izd-vo standartov, 2013, 15 p. (in Russ.)]
8. ГОСТ 31660-2012. *Продукты пищевые. Инверсионно-вольтамперометрический метод определения массовой концентрации йода*. Москва : Изд-во стандартов, 2013. 15 с. [GOST 31660-2012. *Foods. Anodic Stripping Voltammetric Method of Iodine Mass Concentration Determination*. Moscow : Izd-vo standartov, 2013, 15 p. (in Russ.)]
9. ГОСТ EN 15111-2015. *Продукты пищевые. Определение следовых элементов. Метод определения йода методом масс-спектрометрии с индуктивно связанной плазмой (ICP-MS)*. Москва : Изд-во стандартов, 2017. 10 с. [GOST EN 15111-2015. *Foodstuffs. Determination of Trace Elements. Determination of Iodine by ICP-MS (Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry)*. Moscow : Izd-vo standartov, 2017, 10 p. (in Russ.)]
10. Ермоленко В. П., Харченко О. О., Моисеенко И. Е. Современные аспекты контроля йода в пищевых продуктах. Сравнительный анализ методов // *Научные труды Одесской национальной академии пищевых технологий*. 2010. Вып. 38, т. 2. С. 102–105. [Ermolenko V. P., Kharchenko O. O., Moiseenko I. E. Sovremennye aspekty kontrolya ioda v pishchevykh produktakh. Sravnitel'nyi analiz metodov. *Nauchnye trudy Odesskoi natsional'noi akademii pishchevykh tekhnologii*, 2010, iss. 38, vol. 2, pp. 102–105. (in Russ.)]
11. Мазор Л. *Методы органического анализа* / пер. с англ. А. С. Арутюновой, Т. А. Горшковой ; под ред. А. Н. Кашина. Москва : Мир, 1986. 584 с. [Mázor L. *Methods of Organic Analysis* / transl. from Engl. by A. S. Arutyunova, T. A. Gorshkova ; A. N. Kashin (Ed.). Moscow : Mir, 1986, 584 p. (in Russ.)]
12. МУК 4.1.1106-02. *Методы контроля. Химические факторы. Определение массовой доли йода в пищевых продуктах и сырье титриметрическим методом*. Москва : Минздрав России, 2002. 16 с. [MUK 4.1.1106-02. *Metody kontrolya. Khimicheskie faktory. Opredelenie massovoi doli ioda v pishchevykh produktakh*

- i syr'e titrimetricheskim metodom.* Moscow : Minzdrav Rossii, 2002, 16 p. (in Russ.)]
13. МУК 4.1.1481-03. *Определение массовой концентрации йода в пищевых продуктах, продовольственном сырье, пищевых и биологически активных добавках вольтамперометрическим методом.* Москва : Минздрав России, 2003. 43 с. [МУК 4.1.1481-03. *Opredelenie massovoi kontsentratsii ioda v pishchevykh produktakh, prodovol'stvennom syr'e, pishchevykh i biologicheskii aktivnykh dobavkakh vol'tampermetricheskim metodom.* Moscow : Minzdrav Rossii, 2003, 43 p. (in Russ.)]
 14. Починок Х. Н. *Методы биохимического анализа растений / АН УССР, Ин-т физиологии растений.* Киев : Наукова думка, 1976. 336 с. [Pochinok Kh. N. *Metody biokhimicheskogo analiza rastenii / AN USSR, In-t fiziologii rastenii.* Kyiv : Naukova dumka, 1976, 336 p. (in Russ.)]
 15. Р 4.1.1672-03. *Руководство по методам контроля качества и безопасности биологически активных добавок к пище.* Москва : Федеральный центр Госсанэпиднадзора Минздрава России, 2004. 240 с. [R 4.1.1672-03. *Rukovodstvo po metodam kontrolya kachestva i bezopasnosti biologicheskii aktivnykh dobavok k pishche.* Moscow : Federal'nyi tsentr Gossanepidnadzora Minzdrava Rossii, 2004, 240 p. (in Russ.)]
 16. Фархутдинов Р. Г., Кудашкина Н. В., Хасанова С. Р., Трофимова С. В. Определение содержания йода в растениях Республики Башкортостан // *Растительные ресурсы.* 2013. Т. 49, вып. 1. С. 139–146. [Farkhutdinov R. G., Kudashkina N. V., Khasanova S. R., Trofimova S. V. The estimation of iodine content in the plants in Bashkortostan Republic. *Rastitel'nye resursy*, 2013, vol. 49, iss. 1, pp. 139–146. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/puoyzb>
 17. Mello P. A., Barin J. S., Duarte F. A., Bizzi C. A., Diehl L. O., Muller E. I., Flores E. M. M. Analytical methods for the determination of halogens in bioanalytical sciences: A review. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, 2013, vol. 405, iss. 24, pp. 7615–7642. <https://doi.org/10.1007/s00216-013-7077-9>
 18. Milinovic J., Rodrigues C., Diniz M., Noronha J. P. Determination of total iodine content in edible seaweeds: Application of inductively coupled plasma-atomic emission spectroscopy. *Algal Research*, 2021, vol. 53, art. 102149 (7 p.). <https://doi.org/10.1016/j.algal.2020.102149>
 19. Mishra S., Singh V., Jain A., Verma K. K. Determination of iodide by derivatization to 4-iodo-*N,N*-dimethylaniline and gas chromatography–mass spectrometry. *The Analyst*, 2000, vol. 125, iss. 3, pp. 459–464. <https://doi.org/10.1039/a908363d>
 20. Nitschke U., Stengel D. B. A new HPLC method for the detection of iodine applied to natural samples of edible seaweeds and commercial seaweed food products. *Food Chemistry*, 2015, vol. 172, pp. 326–334. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.09.030>
 21. Yeh T. S., Hung N. H., Lin T. C. Analysis of iodine content in seaweed by GC-ECD and estimation of iodine intake. *Journal of Food and Drug Analysis*, 2014, vol. 22, iss. 2, pp. 189–196. <https://doi.org/10.1016/j.jfda.2014.01.014>

QUANTITATIVE DETERMINATION OF THE MASS FRACTION OF TOTAL IODINE IN MARINE HYDROBIONTS BY THE SPECTROPHOTOMETRIC METHOD

R. Gevorgiz, E. Zinovieva, S. Zheleznova, and N. Bobko

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

The technique of quantitative analysis of total iodine is given: the mineralization of biomass in the presence of KOH followed by bromine oxidation of inorganic iodine compounds to iodates with removing the excess bromine with formate. Iodates in acidic medium are reduced with iodide to elemental iodine, which is extracted with chloroform and detected by light absorption in the range of 502–510 nm. The lower detection limit is 10^{-6} g. To boost sensitivity, a 10% alcohol solution of potassium iodide is added to the chloroform fraction. After potassium triiodide is formed, iodine is detected by light absorption in the range of 225 or 325 nm. The lower detection limit is 10^{-9} g.

Keywords: marine organisms, organoiodine compounds

УДК 593.96-134(262.5.04)

**О НАХОЖДЕНИИ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ЛИЧИНОК ГОЛОТУРИЙ
(ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA)
У ЮГО-ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА (ЧЁРНОЕ МОРЕ)**

© 2026 г. **Е. В. Лисицкая, Н. А. Болтачева**

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

Поступила в редакцию 04.03.2025; после доработки 27.03.2025;
принята к публикации 21.11.2025.

В Чёрном море обитает лишь несколько видов иглокожих, что связано с пониженной солёностью его вод. За весь период исследований было обнаружено семь видов голотурий, из которых истинными обитателями можно считать пять; остальные зарегистрированы только в прибосфорском районе. У берегов Крыма два вида голотурий — *Leptosynapta inhaerens* (O. F. Müller, 1776) и *Stereoderma kirchsbergii* (Heller, 1868) — относительно часто встречали в зообентосе. Данных о размножении голотурий в Чёрном море нет, а их личинок редко и в основном единично находили в планктоне в начале XX в. После 1935 г. личинки голотурий в планктоне у побережья Крыма отмечены не были. В ходе проведения регулярных круглогодичных сборов меропланктона в Севастопольской бухте в августе 2023 г. в поверхностном слое (0–10 м) впервые за последние 20 лет были обнаружены личинки голотурий — аурикулярии. Температура воды на момент отбора проб составляла +25,3 °С, солёность — 17,7 ‰. Плотность личинок — 2 экз.·м⁻³ водной массы. Размеры личинок: длина — 750–800 мкм, ширина — 400–425 мкм. Предполагается, что обнаруженные аурикулярии относятся к виду *S. kirchsbergii*. Он относительно многочислен в бентосе Чёрного моря и обычно встречается на глубине 30–125 м. Редкость находок личинок в поверхностных слоях воды, вероятно, обусловлена тем, что голотурия *S. kirchsbergii* обитает в биотопах с постоянной низкой температурой воды и все стадии её развития проходят ниже границы термоклина.

Ключевые слова: макрзообентос, голотурия, *Stereoderma kirchsbergii*, пелагические личинки, аурикулярия

В Чёрном море известно семь видов голотурий, из которых истинными обитателями можно считать пять; остальные зарегистрированы только в прибосфорском районе [Баранова, Савельева, 1972; Маринов, 1990; Öztoprak et al., 2014]. Из этих пяти видов *Oestergrenia thomsonii* (Herapath, 1865) был обнаружен лишь однажды в Бугазском лимане, а валидность *Synapta hispida* Heller, 1868 и, соответственно, указания на его находки в Чёрном море вызывают сомнения [Баранова, Савельева, 1972; Bohn, 2004]. К. А. Виноградов [1967] считал, что определение *S. hispida* было ошибочным, на самом деле это были *Leptosynapta inhaerens* (O. F. Müller, 1776). В середине XX в. в северо-западной части Чёрного моря у советских берегов был зарегистрирован один вид голотурий, *L. inhaerens*, а у берегов Румынии — ещё и *Oestergrenia digitata* (Montagu, 1815) [Биология, 1967]. В дальнейшем в северо-западной части Чёрного моря, кроме *L. inhaerens*, которого обнаруживали довольно часто, единично отмечали голотурию *Stereoderma kirchsbergii* (Heller, 1868) [Самышев, Золотарёв, 2018]. У берегов Крыма только два вида

голотурий — *L. inhaerens* и *S. kirchsbergii* — относительно часто встречали в зообентосе. При этом *L. inhaerens* регистрировали на глубине 18–100 м, а *S. kirchsbergii* — на глубине 50–125 м [Киселева, 1981; Ревков, 2003; Ревков и др., 2015; Самышев, Золотарёв, 2018]. Единичные экземпляры *O. digitata* были обнаружены лишь в 1904–1910 гг. в одной из бухт Севастополя [Зернов, 1913], и информация об обитании этого вида на крымском шельфе требует подтверждения.

Личинки голотурий, аурикулярии, в первой половине XX в. редко и в основном единично были отмечены в планктоне в районах города Севастополя и побережья Карадага [Галаджиев, 1948; Долгопольська, 1940; Зернов, 1904, 1913] и лишь один раз — в Каркинитском заливе [Галаджиев, 1948]. С 1902 по 1912 г. в побережье у города Севастополя аурикулярии встречались летом, в период максимального прогрева воды [Зернов, 1913]. В 1929–1933 гг. в районе Карадагской биостанции с июня по сентябрь находили единичные экземпляры аурикулярий, преимущественно в слое воды 10–15 м [Долгопольська, 1940]. После 1935 г. личинки голотурий в планктоне у побережья Крыма отмечены не были. Данных о размножении голотурий в Чёрном море нет, за исключением сведений о том, что половые продукты в гонадах двух видов (*L. inhaerens* и *S. kirchsbergii*), обитающих у берегов Крыма, находили в июне — июле [Зернов, 1913; Киселева, 1981].

В августе 2023 г. в планктонных пробах, собранных в слое 10–0 м на внешнем рейде Севастопольской бухты (44°37'13"N, 33°30'07"E), нами были обнаружены две личинки голотурии (рис. 1А). Размеры личинок — 750–800 мкм длина и 400–425 мкм ширина. Температура воды во время отбора проб составляла +25,3 °С, солёность — 17,7 ‰. Материал собран сетью Джели (размер ячеек газа 135 мкм, диаметр кольца 36 см). Фотографии личинок и взрослых голотурий выполнены в живом виде фотокамерой Sony Cyber-shot 16.2. Материал зафиксирован в 4%-ном растворе формалина.

Следует отметить, что это первая находка личинок голотурий за 20-летний (с 2004 г.) период регулярных круглогодичных сборов меропланктона на внешнем рейде Севастопольской бухты. По устному сообщению Ю. А. Загородней (ФИЦ ИнБИОМ), в зоопланктонных пробах, собранных ею на шельфе Крыма в период с 2010 по 2022 г., аурикулярии были отмечены лишь один раз — в Феодосийском заливе (июнь 2016 г.; 45°0'48"N, 35°38'06"E). Они были обнаружены в слое 18–0 м на станции с глубиной 22 м в количестве 2 экз.·м⁻³.

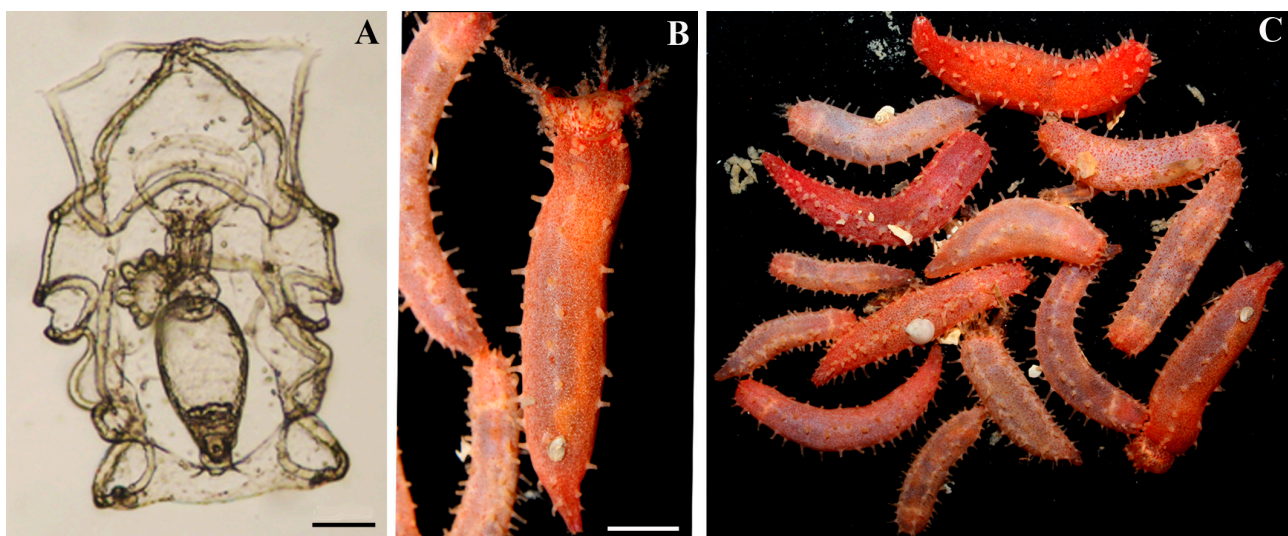


Рис. 1. Голотурии, обнаруженные в прибрежных водах Крыма: А — личинка аурикулярия (фото Е. В. Лисицкой); В, С — взрослые особи *Stereoderma kirchsbergii* (фото А. А. Надольного). Масштабная шкала — 100 мкм (А) и 5 мм (В)

Fig. 1. Holothuroids found in the coastal waters of the Crimea: А, auricularia (photo by E. Lisitskaya); В, С, *Stereoderma kirchsbergii* (photo by A. Nadolny). Scale bars are 100 µm (А) and 5 mm (В)

Принимая во внимание эпизодичность находок аурикулярий в планктоне и их малочисленность, можно было бы предположить, что голотурии — редкий компонент зообентоса на шельфе Крымского полуострова. Однако это не так. По нашим данным, на черноморском шельфе, в том числе у берегов Юго-Западного Крыма, в макрзообентосе довольно часто встречаются два вида голотурий — *L. inhaerens* и *S. kirchsbergii*. *L. inhaerens* — обычный вид в прибрежных биотопах Юго-Западного Крыма на глубине 0,5–30 м как у открытого побережья, так и в бухтах. Его встречаемость на отдельных участках достигала 10–25 %, а численность — 200 экз.·м⁻² [Болтачева и др., 2022]. Ранее М. А. Галаджиев [1948] предполагал, что личинки голотурий, отмеченные в планктоне Чёрного моря, относятся к роду *Leptosynapta* Verrill, 1867. Однако исследования биологии размножения голотурии *L. inhaerens* у побережья Великобритании показали, что этому виду присуще прямое развитие [Thomson, 1862]. Таким образом, находки аурикулярий в планктоне у берегов Крыма не могут относиться к виду *L. inhaerens*, взрослая форма которого — довольно обычный и многочисленный вид в зообентосе этого района. Остаётся предположить, что обнаруженные в планктоне личинки голотурий относятся к другому виду, а именно к *S. kirchsbergii* (рис. 1В, С).

Большинство представителей семейства Cusumariidae Ludwig, 1894, к которому относится *S. kirchsbergii*, имеют личиночную стадию развития, но некоторым арктическим формам присуще прямое развитие [Kohtsuka et al., 2021]. *S. kirchsbergii* распространён в морях Средиземноморского бассейна и у атлантического побережья Марокко [Bohn, 2004]. Сведений о способах его размножения нет, за исключением информации, что в июне — июле соотношение полов в черноморской популяции было 1 : 1, а в гонадах самок с длиной тела 16–18 мм содержалось 1130 яиц размером 0,175 мм [Киселева, 1981]. Нами половозрелые самки с яйцами отмечены в сборах у побережья Крыма 23.06.2022 с глубины 64 м. Этот вид, довольно широко распространённый в Чёрном море, встречается на глубине от 30 до 125 м, где даже может образовывать значительные скопления [Баранова, Савельева, 1972; Киселева, 1981]. Чаще всего *S. kirchsbergii* обнаруживают в биоценозах, где доминируют двустворчатые моллюски — мидия *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819 (иловая форма) и в особенности фазеolina *Modiolula phaseolina* (R. A. Philippi, 1844) [Зернов, 1913; Киселева, 1981]. Нами на шельфе Крыма *S. kirchsbergii* отмечен преимущественно в биоценозе фазеוליны на глубине более 70 м; его максимальная плотность — 72 экз.·м⁻², сырая масса — 7,53 г·м⁻² [Ревков и др., 2015]. В прибрежье Севастополя (33°24'8"N, 44°32'45"E) *S. kirchsbergii* зарегистрирован на глубине 62 м также в биоценозе фазеוליны; его плотность достигала 48 экз.·м⁻², сырая масса — 2,59 г·м⁻². Именно в диапазоне глубины от 40–50 до 125 м в Чёрном море существуют устойчивые поселения *M. phaseolina* и одноимённый биоценоз [Киселева, 1981; Митилиды Чёрного моря, 1990]. Следовательно, в Чёрном море распределение по глубине взрослых голотурий *S. kirchsbergii* весьма сходно с таковым *M. phaseolina*. Известно, что фазеolina имеет пелагическую стадию развития, однако её планктонных личинок не отмечали в слоях воды выше термоклина (35–50 м), хотя взрослых особей этого вида изредка регистрировали и на меньшей глубине [Митилиды Чёрного моря, 1990]. Учитывая границы вертикального распространения *S. kirchsbergii* (30–125 м), можно предположить, что все стадии развития, аналогично стадиям развития двустворчатого моллюска *M. phaseolina*, адаптированы к обитанию при постоянно низкой температуре воды, которую в Чёрном море обычно регистрируют на глубине более 35 м. Известно также, что в период сильных сгонных ветров некоторое количество личинок бентосных животных из придонного слоя или слоя ниже термоклина может быть вынесено к берегу, на малую глубину [Митилиды Чёрного моря, 1990]. Если, в соответствии с нашим предположением, обнаруживаемые в планктоне у берегов Крыма аурикулярии действительно относятся к *S. kirchsbergii*, то редкость их находок можно объяснить вертикальным распределением данного вида, а именно его приуроченностью к биотопам с постоянно низкой температурой воды.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по темам «Комплексное исследование механизмов функционирования морских биотехнологических комплексов с целью получения биологически активных веществ из гидробионтов» (№ гос. регистрации 124022400152-1) и «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения» (№ гос. регистрации 124022400148-4).

Благодарность. Авторы выражают благодарность Ю. А. Загородней и Н. К. Ревкову за научные консультации и С. В. Щурову — за помощь в отборе проб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Баранова З. И., Савельева Т. С. Тип иглокожие – Echinodermata // *Определитель фауны Чёрного и Азовского морей*. Т. 3 / отв. ред. В. А. Водяницкий. Киев : Наукова думка, 1972. С. 271–291. [Baranova Z. I., Savel'eva T. S. Tip iglokozhiye – Echinodermata. In: *Opredelitel' fauny Chernogo i Azovskogo morei*. Vol. 3 / V. A. Vodyanitsky (Ed.). Kyiv : Naukova dumka, 1972, pp. 271–291. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/6078>
2. *Биология северо-западной части Чёрного моря* / отв. ред. К. А. Виноградов. Киев : Наукова думка, 1967. 266 с. [*Biologiya severo-zapadnoi chasti Chernogo morya* / K. A. Vinogradov (Ed). Kyiv : Naukova dumka, 1967, 266 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1107>
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. Галаджиев М. А. Сравнительный состав, распределение и количественные соотношения зоопланктона Каркинитского залива и открытого моря в районе южного берега Крыма // *Труды Севастопольской биологической стан-*
5. *ци*. 1948. Т. 6. С. 173–223. [Galadzhiev M. A. Sravnitel'nyi sostav, raspredelenie i kolichestvennye sootnosheniya zooplanktona Karkinit'skogo zaliva i otkrytogo morya v raione yuzhnogo berega Kryma. *Trudy Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii*, 1948, vol. 6, pp. 173–223. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/5300>
6. Долгопольська М. А. Зоопланктон Чорного моря в районі Карадага // *Труды Карадагської біологічної станції*. 1940. Вип. 6. С. 57–111. [Dolgopol'ska M. A. Zooplankton Chornogo morya v raioni Karadaga. *Trudy Karadags'koi biolohichnoi stantsii*, 1940, iss. 6, pp. 57–111. (in Ukr.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/6865>
7. Зернов С. А. К вопросу о годичной смене черноморского планктона у Севастополя (очерк из области биологии Чёрного моря) // *Известия Императорской Академии наук*. 1904. Т. 20, № 4. С. 119–134. [Zernov S. A. K voprosu o godichnoi smene chernomorskogo planktona u Sevastopolya (ocherk iz oblasti bionomii Chernogo morya). *Izvestiya Imperatorskoi Akademii nauk*, 1904, vol. 20, no. 4, pp. 119–134. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/9856>
8. Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Чёрного моря // *Записки Императорской Академии наук по Физико-математическому отделению*. 1913. Т. 32, № 1. 299 с. [Zernov S. A. K voprosu ob izuchenii zhizni Chernogo morya. *Zapiski Imperatorskoi Akademii nauk po Fiziko-matematicheskomu otdeleniyu*, 1913, vol. 32, no. 1, 299 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1951>
9. Киселева М. И. *Бентос рыхлых грунтов Чёрного моря*. Киев : Наукова думка, 1981. 165 с. [Kiseleva M. I. *Bentos rykhlykh gruntov Chernogo morya*. Kyiv : Naukova dumka, 1981,

- 165 p. (in Russ.)). <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/8133>
9. Маринов Т. М. *Зообентосът от българския сектор на Черно море*. София : Изд-во Българ. АН, 1990. 195 с. [Marinov T. M. *Zoobentosът ot bŭlgarskiya sektor na Cherno more*. Sofiya : Izd. Bŭlg. AN, 1990, 195 p. (in Bulg.)]
 10. *Митилиды Чёрного моря* / отв. ред. В. Е. Заика ; АН УССР, Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского. Киев : Наукова думка, 1990. 208 с. [*Mitilidy Chernogo mora* / V. E. Zaika (Ed.) ; AN USSR, Institut biologii yuzhnykh morei imeni A. O. Kovalevskogo. Kyiv : Naukova dumka, 1990, 208 p. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1459>
 11. Ревков Н. К. Список видов зообентоса крымского побережья Чёрного моря // *Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор)* / ред. В. Н. Еремеев, А. В. Гаевская ; НАН Украины, Институт биологии южных морей. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 326–338. [Revkov N. K. List of the zoobenthos species at the Black Sea coast of the Crimea. In: *Modern Condition of Biological Diversity in Near-shore Zone of Crimea (the Black Sea Sector)* / V. N. Eremeev, A. V. Gaevskaya (Eds) ; NAS of Ukraine, Institute of Biology of the Southern Seas. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2003, pp. 326–338. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1467>
 12. Ревков Н. К., Болтачёва Н. А., Бондарев И. П., Бондаренко Л. В., Тимофеев В. А. Состояние зооресурсов бентали глубоководной зоны шельфа Крыма после кризиса черноморской экосистемы второй половины XX века (по данным экспедиционных исследований 2010 г. на НИС «Профессор Водяницкий») // *100 лет Карадагской научной станции имени Т. И. Вяземского* : сборник научных трудов / под ред. А. В. Гаевской, А. Л. Морозовой. Симферополь : Н.Орианда, 2015. С. 549–571. [Revkov N. K., Boltachova N. A., Bondarev I. P., Bondarenko L. V., Timofeev V. A. The state of animal resources of benthic deep-sea zone of Crimean shelf after the crisis of the Black Sea ecosystem in second half of XX century (based on expeditionary research 2010 on the RV “Professor Vodyanitsky”). 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. 549–571. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/550>
 13. Самышев Э. З., Золотарёв П. Н. *Механизмы антропогенного воздействия на бенталь и структуру донных биоценозов северо-западной части Чёрного моря* / Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН. Севастополь : Колорит, 2018. 208 с. [Samyshev E. Z., Zolotarev P. N. *Pattern of Anthropogenic Impact on Benthos and Structure of Bottom Biocenoses in the North-west Part of the Black Sea* / Kovalevsky Institute of Marine Biological Research of RAS. Sevastopol : Kolorit, 2018, 208 p. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.21072/978-5-6042012-2-0>
 14. Bohn J. M. Remarks on some Holothuroidea described by Heller from the eastern Adriatic Sea. In: *Echinoderms: München* : proceedings of the 11th International Echinoderm Conference, Munich, Germany, 6–10 October, 2003 / T. Heinzeller, J. H. Nebelsick (Eds). Leiden : A. A. Balkema Publishers, 2004, pp. 517–519.
 15. Kohtsuka H., Oguchi K., Yamana Y., Okanishi M. First description of developmental processes in *Sclerodactyla multipes* (Echinodermata: Holothuroidea: Dendrochirotida) from Misaki, Sagami Bay. *Japan Plankton Benthos Research*, 2021, vol. 16, iss. 3, pp. 228–236. <https://doi.org/10.3800/pbr.16.228>
 16. Thomson W. On the development of *Synapta inhaerens*, O. F. Müller (sp.). *Quarterly Journal of Microscopical Science*, 1862, vol. 2, pp. 131–146.
 17. Öztoprak B., Doğan A., Dağlı E. Checklist of Echinodermata from the coasts of Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, 2014, vol. 38, no. 6, pp. 892–900. <https://doi.org/10.3906/zoo-1405-82>

**ABOUT THE FINDING OF PELAGIC LARVAE OF HOLOTHUROIDS
(ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA)
OFF THE SOUTHWESTERN COAST OF THE CRIMEA (THE BLACK SEA)**

E. Lisitskaya and N. Boltachova

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

E-mail: e.lisitskaya@gmail.com

Due to the low salinity of the Black Sea water, only a few species of echinoderms inhabit it. During the entire research period, seven species of sea cucumbers were found. Out of those, five can be considered true inhabitants; the rest were recorded only in the Bosphorus outlet area. Two species of holothuroids, *Leptosynapta inhaerens* (O. F. Müller, 1776) and *Stereoderma kirchsbergii* (Heller, 1868), were relatively frequently encountered in zoobenthos off the coast of the Crimea. There is no data on the reproduction of sea cucumbers in the Black Sea. In the early 20th century, their larvae were rarely and mostly singly noted in plankton. After 1935, holothuroid larvae were not observed in plankton off the coast of the Crimea. During regular year-round meroplankton sampling in the Sevastopol Bay, holothuroid larvae, auriculariae, were found in the surface layer (0–10 m) in August 2023, for the first time within the past 20 years. Water temperature at the time of sampling was +25.3 °C, and salinity was 17.7‰. Larval density was 2 ind.·m⁻³ of water mass. Dimensions of auriculariae were as follows: length, 750–800 µm, and width, 400–425 µm. It is suggested that registered auriculariae belong to the species *S. kirchsbergii*. It is relatively abundant in the Black Sea benthos and occurs at depths of 30–125 m. The rarity of auricularia findings is probably due to the fact as follows: a holothuroid *S. kirchsbergii* inhabits biotopes with constant low water temperature, and all stages of its development are adapted to occur in water layers below the thermocline.

Keywords: macrozoobenthos, holothuroid, *Stereoderma kirchsbergii*, pelagic larvae, auricularia

ХРОНИКА И ИНФОРМАЦИЯ

**ПАМЯТИ СЕРГЕЯ ИВАНОВИЧА МАСЛЕННИКОВА
(25.08.1963 – 17.11.2025)**



Мы — первые, кто работает с мальками камчатского и мохнаторукого краба.
С. И. Масленников

17 ноября 2025 г. во время рабочей поездки в город Янтай (Китайская Народная Республика) на 63-м году жизни скоропостижно скончался кандидат биологических наук Сергей Иванович Масленников — старший научный сотрудник лаборатории динамики морских экосистем и руководитель Центра аквакультуры и прибрежных биоресурсов ННЦМБ ДВО РАН.

Он родился 25 августа 1963 г. в Барнауле. В 1986 г. окончил биолого-почвенный факультет Дальневосточного государственного университета по специальности «биология». С 1991 г. научная деятельность Сергея Ива-

новича была связана с Институтом биологии моря, который с 2016 г. носит название Национального научного центра морской биологии имени А. В. Жирмунского ДВО РАН: здесь он прошёл путь от аспиранта до старшего научного сотрудника лаборатории динамики морских экосистем. В 1999 г. он создал и возглавил Центр аквакультуры и прибрежных биоресурсов ННЦМБ ДВО РАН. В 2007 г. получил звание доцента по специальности «гидробиология».

Научные интересы учёного были сфокусированы на выявлении закономерностей функционирования сообществ обрастания на установках марикультуры и связанных с этим эффектов. С. И. Масленников — автор многочисленных работ в области, имеющей огромное научное и практическое значение, а также ряда патентов на изобретения для культивирования гидробионтов. Общее количество его научных публикаций — 212; в их числе 50 статей в журналах, индексируемых в международных базах Web of Science и Scopus.

Под его руководством проведены успешные эксперименты по выращиванию моллюсков и крабов на установках марикультуры в открытой акватории залива Петра Великого Японского моря. Крабовый Папа — так неформально и негласно корреспонденты многочисленных СМИ Дальнего Востока и России называли Сергея Ивановича за любовь к морским обитателям и за разработку технологии выращивания молоди краба. Он внёс неоценимый вклад в развитие этого направления.

В Центре аквакультуры С. И. Масленниковым и его сотрудниками разработаны технологии выращивания различных видов микроводорослей и ракообразных, в частности технология получения в промышленных масштабах жизнестойкой молоди крабов *Paralithodes camtschaticus*, *Eriocheir japonica* и *E. sinensis*, пользующихся большим спросом на мировом рынке продуктов питания. Нестабильное природное воспроизводство этих видов требует проведения мероприятий

по искусственному разведению. На основе базовой технологии, разработанной в Центре аквакультуры, возможно полностью восстановить промысловые запасы прибрежных крабов и крабоидов в территориальных водах и в особой экономической зоне дальневосточных морей РФ. Для апробации новых технологий на морской биологической станции «Запад» ННЦМБ ДВО РАН был создан научно-экспериментальный участок мариккультуры по выращиванию беспозвоночных и микроводорослей. Разработаны опытно-промышленные регламенты содержания и массового выращивания живых кормов, содержания маточного стада, стимуляции полового поведения производителей, получения личинок и выращивания до стадии оседания. Взаимодействие иностранных партнёров из ведущих морских биологических институтов и университетов провинций Шаньдун и Ляонин (КНР) с Центром аквакультуры продолжается уже более 20 лет.



Профессор Дальневосточного федерального университета, один из наиболее известных морских биологов Дальнего Востока, Сергей Иванович был открытым человеком и доброжелательным собеседником, активно участвовал в общественных дискуссиях и научных форумах. Особенно ярким было его сотрудничество со Школой экологической журналистики «Живая тайга». В 2024 г. он открывал лекцией первый Морской фестиваль на острове Попова, а год спустя провёл для журналистов экскурсию по литорали и представил проект «Морские уроки для детей и взрослых: 8 “В” рекомендует». Его авторы вспоминают С. И. Масленникова как «душу проекта» и как человека, который умел интересно и доступно объяснять сложные процессы морской экосистемы.

Сергей Иванович обладал даром находить общий язык с людьми самых разных возрастов и профессий, был отзывчивым другом и генератором ярких идей. Трудолюбие и богатейший полевой опыт сочетались с умением правильно поставить задачи и найти пути их решения. Энергия, великодушие, дар увлекательно излагать оригинальные научные идеи — благодаря всем этим качествам он получил широкую известность в России. Его заслуги перед государством отмечены грамотами и премиями. В день торжественного заседания Президиума ДВО РАН, посвящённого 55-летию ННЦМБ ДВО РАН (13 ноября 2025 г.), он получил благодарность от губернатора Приморского края за многолетнюю добросовестную работу, высокие профессиональные достижения и личный вклад в развитие науки.

Известие о кончине С. И. Масленникова вызвало глубокую скорбь у всех, кто с ним был знаком и работал. Уход Сергея Ивановича — большая утрата для научного сообщества Владивостока и Приморья.

Коллектив Центра аквакультуры и прибрежных биоресурсов ННЦМБ ДВО РАН навсегда сохранит светлую память о С. И. Масленникове и продолжит начатые им дела.

Д. б. н. А. Ю. Звягинцев, ученики, коллеги, друзья

IN MEMORIAM: SERGEY MASLENNIKOV
(25.08.1963 – 17.11.2025)

On November 17, 2025, the Primorye scientific community suffered an irreparable loss: PhD Sergei Maslennikov passed away. He headed the Center for Aquaculture and Coastal Bioresources at NSCMB FEB RAS, authored more than 200 publications, and co-developed a technology for industrial-scale production of viable juvenile crabs.

Учредитель и издатель журнала:

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

Соиздатель журнала:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Зоологический институт РАН.

Рекомендовано к печати решением учёного совета
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Федерального исследовательского центра
«Институт биологии южных морей
имени А. О. Ковалевского РАН»
(протокол № 12 от 21.11.2025).

Журнал зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций
(выписка из реестра зарегистрированных средств массовой информации
серия 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., агентство «Смарт Перевод».

Компьютерная вёрстка:

Баяндин А. С.

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

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



Уч.-изд. листов 9,3
Усл. печ. листов 13,95

Подп. к печати 21.11.2025
Дата выхода в свет 30.03.2026

Тираж 100 экз.
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*

*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*

- 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.

- 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.