

СОДЕРЖАНИЕ

Том 47, номер 2, 2021

Обзор

Систематика и современные проблемы таксономии гигартиновых водорослей (Rhodophyta: Gigartinales) дальневосточных морей России

А. В. Скрипцова

75

Оригинальные статьи

Особенности размножения, рост и форма раковины у брюхоногого моллюска *Boreotrophon candelabrum* (Reeve, 1848) (Murgicidae) из залива Петра Великого Японского моря

Н. И. Селин

86

Состав, структура и распределение фауны донных остракод (Ostracoda: Myodocorida) в Субантарктике

В. Г. Чавтур, А. Г. Баишманов

95

Размножение и развитие солоноватоводных копепод при кормлении микроводорослями разных видов

Л. О. Аганесова

108

Стронций- и иттрийсвязывающая активность пектина из морской травы *Phyllospadix iwatensis* Makino, 1931 и его модифицированного производного

В. В. Ковалев, Е. В. Хожаенко, Е. А. Подкорытова

115

Исследование полифенольных фракций экстракта бурой водоросли *Thalassiophyllum clathrus* (Postels & Ruprecht, 1840) и их антиоксидантная активность

Е. П. Караулова, Н. М. Аминина, Т. И. Вишневецкая, Е. В. Якуш

121

Модельное исследование состояния фитопланктона по данным дистанционного зондирования западнокамчатского шельфа

С. Я. Пак, А. И. Абакумов, М. А. Морозов

130

Краткие сообщения

Состояние популяции тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) в лагуне Буссе (остров Сахалин)

А. Ч. Ким

138

Vaucheria coronata Nordstedt, 1879 (Ochrophyta: Xanthophyceae) – новый для России вид водорослей из Белого моря

В. С. Вишняков

141

Contents

Volume 47, No 2, 2021

Review

- Systematics and Current Problems in the Taxonomy of Algae of the Order Gigartinales (Rhodophyta) from the Far Eastern Seas of Russia
A. V. Skriptsova 75
-

Original papers

- Peculiarities of Reproduction, Growth and Shell Shape in the Gastropod *Boreotrophon candelabrum* (Reeve, 1848) (Muricidae) from Peter the Great Bay, Sea of Japan
N. I. Selin 86
- Composition, Structure and Distribution of Benthic Ostracod Fauna (Ostracoda: Myodocopida) in Subantarctic Waters
V. G. Chavtur, A. G. Bashmanov 95
- Reproduction and Development of Brackish-Water Copepods Fed Microalgae of Different Species
L. O. Aganesova 108
- Strontium- and Yttrium-Binding Activity of Pectin from the Seagrass *Phyllospadix iwatensis* Makino, 1931 and Its Modified Derivative
V. V. Kovalev, E. V. Khozhaenko, E. A. Podkorytova 115
- A Study of Polyphenol Fractions in an Extract from the Brown Alga *Thalassiophyllum clathrus* (Postels & Ruprecht, 1840) and Their Antioxidant Activity
E. P. Karaulova, N. M. Aminina, T. I. Vishnevskaya, E. V. Yakush 121
- A Model-Based Study of Phytoplankton Condition Using Remote Sensing Data for the Western Kamchatka Shelf
S. Ya. Pak, A. I. Abakumov, M. A. Morozov 130
-

Brief notes

- The Status of the Pacific Oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793), Population in the Busse Lagoon, Sakhalin Island
A. Ch. Kim 138
- First Records of *Vaucheria coronata* Nordstedt, 1879 (Ochrophyta: Xanthophyceae) from the White Sea
V. S. Vishnyakov 141
-
-

УДК 581.524

СИСТЕМАТИКА И СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ТАКСОНОМИИ ГИГАРТИНОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ (RHODOPHYTA: GIGARTINALES) ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ

© 2021 г. А. В. Скриптова*

*Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия*

**e-mail: askriptsova@mail.ru*

Поступила в редакцию 26.05.2020 г.

После доработки 20.07.2020 г.

Принята к публикации 29.09.2020 г.

Дан краткий обзор истории систематики порядка Gigartinales; анализируются изменения, произведенные в таксономии гигартиновых водорослей дальневосточных морей России, основанные на молекулярно-филогенетических данных. Обсуждаются таксономические проблемы, решить которые можно только с использованием современных методов.

Ключевые слова: Gigartinales, таксономия, дальневосточные моря России

DOI: 10.31857/S0134347521020108

Порядок Gigartinales второй по величине среди красных водорослей в дальневосточной флоре и третий в мире. Его представители распространены от супралиторали до горизонта сциафильной растительности, от тропиков до Антарктики и Арктики. В морях Дальнего Востока (ДВ) России гигартиновые водоросли часто занимают доминирующее положение в фитоценозах, формируя практически монодоминантные сообщества. Многие из этих водорослей представляют промысловый интерес, будучи источниками ценных фикоколлоидов, различных биологически активных веществ и пищевых красителей.

В течение полувека порядок Gigartinales является предметом многочисленных исследований, приведших к значительным изменениям таксонов всех рангов: описаны новые таксоны, сведены в синонимы или разделены уже существующие, изменился объем самого порядка и семейств, его составляющих. Наиболее значительные преобразования были проведены в конце XX — начале XXI веков; они были связаны с развитием и внедрением в фикологические исследования молекулярных методов, нашедших широкое применение у зарубежных фикоологов. При этом гигартиновые водоросли дальневосточной флоры зачастую не попадали в поле зрения исследователей. Данные о последовательностях маркерных участков ДНК получены лишь для 10% видов флоры дальневосточных морей. Практически полностью не исследованы эндемичные роды и виды, которые составляют более четверти от всех известных для флоры региона гигартиновых водорослей. В настоящей работе рассмотрены пре-

образования, проведенные в таксономии порядка на протяжении полутора столетий, и выявлены основные таксономические проблемы, которые могут быть решены с участием российских исследователей. Обзор посвящен гигартиновым водорослям морей ДВ России, поэтому основное внимание уделено семействам и родам порядка Gigartinales, представители которых встречаются в российском регионе.

Краткая история систематики гигартиновых водорослей

Традиционно систематика красных водорослей базировалась на строении женской репродуктивной системы и развитии зиготы после оплодотворения. Первую классификацию Rhodophyta предложил Ф. Шмитц в конце XIX века (Schmitz, 1883, цит. по: Saunders et al., 2004), выделивший четыре порядка: Nemaliales, Gigartinales, Rhodomeniales и Cryptonemiales. В порядок Gigartinales были объединены водоросли, для которых характерен прокамп; ядро карпогона после оплодотворения перемещается в обычную вегетативную клетку, выступающую в роли ауксиллярной и располагающуюся в непосредственной близости от карпогона; после оплодотворения гонимобласт развивается во внутренних тканях гаметофита. Сходное строение и развитие карпогонной системы характерно для порядка Cryptonemiales, однако у его представителей имеется специализированная ауксиллярная клетка, закладывающаяся до оплодотворения на особых дополнительных (ауксиллярных) ветвях в отдалении от карпогон-

ной ветви (прокарп не формируется). После оплодотворения из карпогона вырастают особые соединительные (ообластемные) нити, с помощью которых оплодотворенное ядро переносится в ауксиллярную клетку. Нити гонимобласта развиваются из ауксиллярной клетки после перенесения в нее оплодотворенного ядра карпогона; карпоспорофит развивается либо внутрь, либо наружу.

В 1925 г. Г. Килин из порядка *Cryptonemiales* выделил порядок *Nemastomales* (*Nemastomatales*) на основании интеркалярного развития ауксиллярной клетки в неизменных коровых нитях, в отличие от криптонемиевых водорослей, у которых ауксиллярная клетка развивается в модифицированных (ауксиллярных) ветвях (Kylin, 1925). Позднее исследователь объединил порядки *Nemastomatales* и *Gigartinales*, отказавшись от прокарпа в качестве основного признака гигартиновых водорослей (Kylin, 1932). Такую классификацию в течение десятилетий использовали практически без изменений. Однако предложенная Г. Килиным трактовка *Gigartinales* и *Cryptonemiales* вызвала множество споров. Ф. Фрич поставил под сомнение значимость предложенных Г. Килиным признаков для разграничения порядков *Gigartinales* и *Cryptonemiales* (см.: Fritsch, 1945). В 1985 г. Г. Крафт и П. Робинс формально обосновали объединение криптонемиевых и гигартиновых водорослей в порядок *Gigartinales* (см.: Kraft, Robins, 1985). Исключение составили семейства *Hildenbrandiaceae* и *Corallinaceae*, выведенные из состава *Cryptonemiales* и повышенные до ранга порядков (Pueschel, Cole, 1982; Silva, Johansen, 1986). Объединенный порядок *Gigartinales* исследователи характеризовали следующими признаками: ауксиллярные клетки присутствуют в разных местах до или после оплодотворения; после оплодотворения ядро карпогона переносится в них через внешнее соединение (соединительные клетки, трубки или нити), а не просто через поровое соединение; поровые пробки между соматическими клетками голые (Kraft, Robins, 1985). Необходимо заметить, что Г. Крафт и П. Робинс, вероятно, ошибочно охарактеризовали поровые пробки как “голые”: у гигартиновых водорослей, а также у всех представителей *Rhodomeniophycidae* поровые пробки с мембраной, без покрывающего слоя или (редко) с одним покрывающим слоем (Saunders, Hommersand, 2004).

Предложение объединить порядки *Gigartinales* и *Cryptonemiales* некоторыми фикологами было признано промежуточным, указывалось на необходимость пересмотра обоих порядков. В предложенной трактовке порядок *Gigartinales* получился слишком громоздким, он включал около 40 семейств и был полифилетичным. Анализируя расширенный порядок *Gigartinales*, С. Линдстром и Р. Скагел подчеркивали, что он объединяет водоросли с очень разными морфологией и анатомией, типами смены поколений, строением жен-

ской половой системы и постфертилизационным развитием (Lindstrom, Scagel, 1987). В дальнейшем из состава *Gigartinales* были выведены и повышены до ранга порядков семейства *Gracilariaceae* и *Ahnfeltiaceae*, у видов которых отсутствует ауксиллярная клетка, а также семейства *Plocamiaceae* и *Halymeniaceae* (см.: Fredericq, Hommersand, 1989; Maggs, Pueschel, 1989; Saunders, Kraft, 1994, 1996); был восстановлен порядок *Nemastomatales* (см.: Saunders, Kraft, 2002). Выделение порядков *Plocamiales* и *Halymeniales* было проведено с привлечением молекулярных данных (Saunders, Kraft, 1994, 1996). К порядку *Halymeniales* отошло значительное число видов, ранее входивших в порядок *Cryptonemiales*. В связи с этим в фикологической литературе развернулась дискуссия о приоритете названия порядка (Masuda et al., 1999; Kraft, Saunders, 2000; Silva, 2002) и некоторые фикологи предпочли прежнее название *Cryptonemiales* (см.: Silva, 2002; Селиванова, 2008). Однако в международной базе данных по водорослям *AlgaeBase* принято название *Halymeniales* (см.: Guiry, Guiry, 2020).

Изменения коснулись и семейства *Solieriaceae*, которое, как считали, представлено в водах российского ДВ двумя родами: *Opuntiella* и *Turnerella* (см.: Перестенко, 1994). В 1982 г. П. Габриэльсон и М. Хоммерсанд объединили семейства *Rhabdoniaceae* и *Solieriaceae* на основании сходства развития апикальной клетки, постфертилизационных стадий развития карпогонной системы и формирования клетки слияния. Объединенное семейство *Solieriaceae* одновременно было разделено на три трибы (Gabrielson, Hommersand, 1982a, 1982b). Через год было отмечено, что трибы слабо дифференцированы (Kraft, Gabrielson, 1983), позднее было показано, что они не поддерживаются молекулярными данными (Fredericq et al., 1999), а само семейство не является монофилетичным (Faye et al., 2005). А. Чиовитти с соавторами (Chiovitti et al., 1998) предложили восстановить семейство *Rhabdoniaceae* под названием *Areschougiaceae* на основании присутствия уникального высокометилированного каррагинана у его представителей. Это предложение было поддержано молекулярными данными (Saunders et al., 2004). Роды *Turnerella* и *Opuntiella* были выведены из состава семейства *Solieriaceae* и на основании данных молекулярного анализа (гена *rbcL*), развития ауксиллярной клетки из вегетативной и синтеза гибридного κ/β -каррагинана были отнесены к семейству *Furcellariaceae* (см.: Fredericq et al., 1996).

Следует отметить, что в конце XX века появились сомнения в том, что признаки, характеризующие строение женской репродуктивной системы и развитие карпоспорофита после оплодотворения, являются достаточными для разделения багрянков на классы и порядки. Это было связано с результатами электронной микроскопии, а также культуральных и биохимических исследований, показавших гетерогенность жизненных циклов, типов роста, строения поровых пробок и полиса-

харидов клеточных стенок у представителей одного класса, а иногда и одного порядка. Большое количество молекулярных данных, полученных для разных видов, вызвало необходимость переосмысления всей системы красных водорослей — от порядков и семейств до высших таксонов. Эта работа была выполнена Г. Сондерсом и М. Хоммерсэндом, которые составили новую иерархическую систему Rhodophyta, учитывающую строение пластид, наличие полового размножения, особенности жизненного цикла, наличие и строение поровых пробок, строение женской половой системы и развитие карпоспорофита (Saunders, Hommersand, 2004). В данной системе порядок Gigartinales относится к подклассу Rhodymeniophycidae класса Florideophyceae.

С конца XX века в систематике водорослей преобладает молекулярно-филогенетический подход. К 2004 г. порядок Gigartinales объединял около 30 семейств. Однако Г. Сондерс отмечал его неоднородность: на основании анализа SSU rДНК была показана слабая связь семейства Peyssonneliaceae с другими семействами порядка Gigartinales (см.: Saunders et al., 2004). В 2009 г. это семейство было выведено из состава Gigartinales и повышено до ранга порядка Peyssonneliales (см.: Kratysky et al., 2009). Семейство Hupneaceae было слито с семейством Cystocloniaceae (см.: Saunders et al., 2004).

В 2010-х годах по данным молекулярных исследований было описано четыре новых семейства гигартиновых водорослей на основе родов, ранее включавшихся в другие семейства порядка Gigartinales (см.: Rodríguez-Prieto et al., 2013, 2014; Dixon et al., 2015; Dumilag et al., 2019). Представители этих семейств в российских водах не встречаются. Изменения произошли и в семействе Phyllophoraceae. На основании сходства последовательностей *rbcL* из семейства Petroceldiaceae в него был перенесен род *Mastocarpus* (со стадией развития *Petrocelis*), а само семейство было упразднено (Fredericq, Ramirez, 1996). Следует подчеркнуть, что развитие молекулярных методов исследования заставило отказаться от особенностей жизненного цикла в качестве основного критерия для разграничения родов в семействе Phyllophoraceae (см.: Maggs et al., 2013; Calderon, Boo, 2016a; Calderon et al., 2016; Shibneva et al., 2021). В основу новой систематики были положены особенности тонкого строения цистокарпов, в частности, наличие разноядерных и измененных (вторичных) клеток сердцевины, окружающих цистокарп; расположение карпоспор, связанных с клетками сердцевины; тип связи нитей гонимобласта, пересекающих границу цистокарпа, с вегетативными клетками (Calderon, Boo, 2016a, 2017; Calderon et al., 2016). Наиболее значительные изменения произошли в родах *Ahnfeltiopsis*, *Gymnogongrus* и *Phyllophora*, которые, как было показано, не являются монофилетичными (Calderon, Boo, 2016a, 2016b, 2017; Calderon et al., 2016;

Shibneva et al., 2021). На основе изучения представителей этих родов были описаны четыре новых рода (Maggs et al., 2013; Calderon, Boo, 2016a, 2016b, 2017), пять видов рода *Ahnfeltiopsis* перенесены в род *Besa* (см.: Calderon et al., 2016; Shibneva et al., 2021), а некоторые виды оставлены в родах *Ahnfeltiopsis* и *Gymnogongrus* до детального исследования строения цистокарпов (Shibneva et al., 2021). Таксономия данной группы водорослей остается неразрешенной, и необходимы дальнейшие исследования.

Несмотря на значительный прогресс в систематике семейств гигартиновых водорослей, в настоящее время полного понимания филогенетических связей между ними в порядке Gigartinales не достигнуто (Dumilag et al., 2019). Сам порядок остается гетерогенным, предполагается, что некоторые семейства могут быть повышены до ранга порядка (Maggs et al., 2007). Такими семействами являются Dumontiaceae, Caulacanthaceae, Calosiphoniaceae, Sphaerococcaceae (см.: Maggs et al., 2007) и, по-видимому, семейство Kallymeniaceae, на филогенетических деревьях образующее сестринскую кладу с Dumontiaceae (см.: Saunders et al., 2004; Withal, Saunders, 2006).

Проведенные со времен Г. Килина (Kylin, 1956) преобразования в систематике порядка Gigartinales отразились и на трактовке его диагностических признаков. В настоящее время этот порядок объединяет водоросли с разной морфологией, с различным анатомическим одно- и многоосевым строением, с прокарпом и без, с разными способами переноса зиготы в ауксиллярную клетку. Общим для всех гигартиновых водорослей является наличие ауксиллярной клетки, которая формируется до оплодотворения. Сходные признаки характерны и для выделенных из Gigartinales порядков Halymeniales, Plocamiales, Nemastomatales и Peyssonneliales (табл. 1). Эти порядки различаются по наличию или отсутствию прокарпа и вторичных поровых связей, по расположению ауксиллярной клетки и положению инициальных нитей гонимобласта. У представителей Gigartinales встречается весь спектр признаков, присущих данным порядкам. Таким образом, особенности строения и развития женской репродуктивной системы — основного диагностического признака при выделении порядков красных водорослей до внедрения методов молекулярных исследований, частично потеряли свою таксономическую значимость. В табл. 1 дана сравнительная характеристика порядка Gigartinales в современной трактовке и порядков, выделенных из него.

В настоящее время порядок Gigartinales объединяет 36 семейств и около 1000 видов (Guiry, Guiry, 2020). Разграничение семейств базируется на особенностях развития женской генеративной системы, таких как строение карпогонной системы, положение ауксиллярных клеток, формирование клетки слияния и инициальных нитей гонимобласта. В табл. 2 приведены характерные

признаки семейств, представленных в дальневосточной флоре.

За последние 20 лет дальневосточная флора гигартиновых водорослей пополнилась рядом видов. Были описаны новый вид *Neodilsea orientalis* Kloczova (см.: Клочкова, 1996) и два новых вида рода *Neoabbottiella* (см.: Писарева, Клочкова, 2013); найдены два вида рода *Constantinea* (см.: Клочкова, Писарева, 2009), не приведенные в сводке по красным водорослям дальневосточных морей (Перестенко, 1994), но отмечавшиеся в более ранних работах. В то же время в результате повышения семейства Halymeniaceae до ранга порядка Halymeniales (см.: Saunders, Kraft, 1996) объём порядка Gigartinales в дальневосточных морях сократился на три рода и четыре вида.

Таким образом, в современной концепции порядок Gigartinales в дальневосточных морях России представлен 11 семействами, 32 родами и более чем 60 видами. Ниже рассмотрены семейства дальневосточной флоры, подвергшиеся наибольшему таксономическим изменениям за последние 30 лет, с акцентом на роды и виды, которые требуют пристального внимания.

Современные проблемы таксономии в некоторых семействах порядка Gigartinales

Семейство Dumontiaceae

Семейство Dumontiaceae объединяет виды, у которых карпогонная и ауксиллярная системы пространственно разобщены, а карпогон сливается с другими клетками карпогонной ветви перед формированием соединительных нитей (Mitchell, 1966). В морях ДВ обитают представители восьми родов этого семейства. Основываясь на особенностях анатомии и жизненного цикла разных родов, некоторые исследователи полагают, что семейство Dumontiaceae не является однородным. Так, Л.П. Перестенко (1975) считала, что среди дальневосточных представителей этого семейства род *Farlowia* близок к водорослям семейства Gloiosiphoniaceae и должен быть переведен в него или выделен в новое семейство, включающее также роды *Pikea*, *Acrosymphyton* и *Thuretloopsis*, в то время принадлежавшие семейству Dumontiaceae. В итоге род *Acrosymphyton* был выделен в одноименное семейство (Lindstrom, 1987), а остальные роды оставлены в составе семейства Dumontiaceae. Более поздние молекулярные исследования подтвердили полифилию семейства в целом и монофилию родов, распространенных в холодно-умеренных водах Северного полушария (Tai et al., 2001). Здесь выделяют две группы родов: первая группа объединяет роды *Dilsea*, *Neodilsea* и *Masudaphycus*, несколько особняком от них стоит род *Dumontia*; вторая группа включает роды *Farlowia* и *Pikea*; род *Constantinea* наиболее отдален от других представителей данного семейства. Однако принадлежность рода *Farlowia* к дюмонтиевым водо-

рослям несомненна, что опровергает предположение Л.П. Перестенко (1975).

Нерешенным остался вопрос о границах и объеме родов *Dilsea* и *Neodilsea*. Эти два морфологически и анатомически сходных рода различаются лишь расположением тетраспорангиев: у видов рода *Dilsea* тетраспорангии интеркалярные, тогда как у видов *Neodilsea* они развиваются латерально на нитях коры (Lindstrom, 1985). Исключением является *Dilsea socialis* (Postels et Ruprecht) Perestenko с латеральным расположением спорангиев (Перестенко, 1994). Было предложено разграничивать эти два рода на основании расположения тетраспорангиев полосами (*Dilsea*) или рассеянно по пластине (*Neodilsea*), а не на способе их прикрепления к коровым нитям (Tai et al., 2001). Позднее на основании анализа COI-5' было показано, что *Neodilsea natashae* S.C. Lindstrom ближе к роду *Dilsea*, чем к роду *Neodilsea* (см.: Saunders, 2008). Проведя мультилокусный анализ, Г. Сондерс и С. Линдстром перевели *N. natashae* в род *Dilsea* (см.: Saunders, Lindstrom, 2011). В настоящее время в дальневосточных морях отмечено шесть видов рода *Neodilsea* и два вида рода *Dilsea* – *D. socialis* и *D. natashae* (S.C. Lindstrom) G.W. Saunders et S.C. Lindstrom. Сведения о расположении тетраспорангиев на пластине у *Neodilsea orientalis* отсутствуют. Генетические данные имеются лишь для трех видов. Заметим, что окончательного ответа на вопросы о самостоятельности видов *Neodilsea longissima* (Masuda) S.C. Lindstrom и *N. integra* (Kjellman) A.D. Zinova, а также о встречаемости вида *N. tenuipes* Yamada et Mikami в российских водах не получено (Клочкова, 1996). Последний вид был описан с побережья Хоккайдо (Mikami, 1954), отмечен для островов Итуруп и Уруп А.Д. Зиновой и Л.П. Перестенко (1974); в дальнейшем его встречаемость здесь не была подтверждена.

Дискуссионным остается таксономическое положение еще одного рода – *Neoabbottiella*, в настоящее время помещенного в порядок Halymeniales. История систематики этого рода подробно описана Н.А. Писаревой и Н.Г. Клочковой (2013). В монографии Л.П. Перестенко (1994) род *Neoabbottiella* помещен в семейство Dumontiaceae, как было предложено И. Эбботт (Abbott, 1982). Однако С. Линдстром (Lindstrom, 1985) на основании строения карпогонной и ауксиллярной систем отнесла типовой вид рода *Neoabbottiella araneosa* (Perestenko) S.C. Lindstrom к семейству Cryptonemiaceae одноименного порядка, который в дальнейшем претерпел ряд таксономических преобразований и в настоящее время не является валидным. Как упоминалось выше, некоторые таксоны, ранее относившиеся к порядку Cryptonemiales, были выделены в новый порядок Halymeniales, в который попал и род *Neoabbottiella* (см.: Guiry, Guiry, 2020). Учитывая сходство строения карпогонной и ауксиллярной систем у *Neoabbottiella* и дюмонтиевых водорослей, таксоно-

Таблица 1. Сравнительная характеристика порядка Gigartinales и порядков, выделенных из него (п/класс Rhodumenophrysidae)

Порядок	Структура таллома	Прокарп	Карптовая ветвь	Ауклилярная клетка (АК)	Развитие карпоспорофита	Смена поколений	Вторичные поровые связи	Поровые пробки	Сульфированные полисахариды клеточной стенки
Gigartinales	Одно- и многоосевая	Есть или отсутствует	3-клеточная и более	В модифицированной ветви коры, несущая клетка или вегетативная клетка коры	От АК, соединительных нитей, клетки слияния; многочисленные или одиночные инициали гонимобласта, внутрь или наружу	Изо- и гетероморфная	Есть или отсутствуют (Dimorphia-seae)	С мембраной, без покрывающего слоя	Каррагинаны и агары
Graciliales	Одноосевая	Отсутствует	2-клеточная и более, с двумя и более стерильными ветвями	Отсутствует	От клетки слияния; многочисленные инициали – латеральные или направленные наружу	Изоморфная	Есть	С мембраной, без покрывающего слоя	Агар
Rosales	Одно- и многоосевая	Есть	3-клеточная	Несущая клетка	От АК; одиночная инициаль, направленная наружу	Изоморфная	Нет данных	Нет данных	1,3-связанные остатки D-галактозы; нет чередующихся 1,3 и 1,4 связей, характерных для каррагинана
Halymeniales	Многоосевая	Отсутствует	2–4-клеточная	В модифицированной или немодифицированной ветви коры	От АК; одиночная инициаль, направленная наружу	Изоморфная	Есть или отсутствуют	С мембраной, без покрывающего слоя	Преимущественно λ -каррагинан с низким содержанием 3,6-ангидрогалактозы и L-галактозы (как у агара)
Nemastomatales	Многоосевая	Отсутствует	3-клеточная	Интеркалярная в немодифицированной коревой или ризоидообразной нити	От АК или соединительных нитей, многочисленные латеральные или направленные наружу инициали	Гетероморфная	Отсутствуют	–	Глюкуроногалактаны
Peysosmellales		Отсутствует	3–6-клеточная	В 3–6-клеточной ауклилярной ветви	От АК или соединительных нитей; многочисленные инициали	Изоморфная	Есть	С двухлоейным покрывающим слоем	Каррагинанополобные; преимущественно из D-галактозы, с низким содержанием L-галактозы и ксилозы

Таблица 2. Сравнительная характеристика семейств порядка Gigartinales, распространенных в морях Дальнего Востока России

Семейство	Структура таллома	Прокарп	Карпогонная система	Ауксиллярная система	Развитие гонимобласта	Тетраспорангии	Смена поколений
Dumontiaceae	Одно-, реже многоосевая, нитчатая	–	Монокарпогонная, КВ 6–12-клеточная (до 18 клеток)	АК интеркалярная в 7–30-клеточной ауксиллярной ветви	Множественные инициали от соединительных нитей и дочерних клеток АК	Зональные	Изоморфная
Gloiosiphoniaceae	Одноосевая, нитчатая	+	Монокарпогонная, КВ 3–7-клеточная	АК терминальная в 4–7-клеточной ауксиллярной ветви	От АК, одна инициаль	Крестообразные, в нематетях	Гетероморфная
Tichosagraceae	Многоосевая, нитчатая	+	Монокарпогонная, КВ 2–3-клеточная	АК с двумя стерильными клетками	Внутри от клетки слияния	Зональные	Изоморфная
Eudocidaceae	Одноосевая, нитчатая	+	Поликарпогонная, ампульная, КВ 2-клеточная	АК – одна из клетки ампулы	От клетки слияния, одиночная инициаль	Крестообразные	Изоморфная
Kallimeniaceae, Crossocarpaceae	Многоосевая, псевдопаренхимная или нитчатая	–	Поликарпогонная, КВ 3-клеточная, крупные вспомогательные клетки	АК, окруженная 5–6 вспомогательными клетками	Множественные инициали от места соединения АК и соединительных нитей	Крестообразные	Изоморфная
Stuopaceae	Многоосевая	–	Монокарпогонная, КВ 2–3-клеточная	АК неотличима от вегетативной клетки	От места соединения АК и соединительных нитей	Зональные	Изоморфная
Fucalellaceae	Многоосевая, нитчатая	–	Моно- и поликарпогонная, КВ 3–5-клеточная	АК – вегетативная клетка	От места соединения АК и соединительных нитей, одиночная инициаль, внутри	Зональные	Гетероморфная
Cystoclopiaceae	Одноосевая, псевдопаренхимная	+	Монокарпогонная, КВ 2–3-клеточная	АК дистально на несущей клетке	От АК, одна инициаль, внутри	Зональные	Изоморфная
Gigartineae	Многоосевая, нитчатая	+	Монокарпогонная, КВ 3-клеточная	АК – несущая клетка	Множественные инициали от клетки слияния, латерально и внутри	Крестообразные	Изоморфная
Rhulphoragaceae	Многоосевая, псевдопаренхимная	+	Монокарпогонная, КВ 3-клеточная, с 1–2-клеточными стерильными веточками	АК – несущая клетка	Множественные инициали от АК, внутри	Крестообразные	Изо-, гетероморфная или тетраспорообласт

Примечание. АК – ауксиллярная клетка, КВ – карпогонная ветвь.

мическое положение *Neoabbottiella* spp. нуждается в уточнении с привлечением молекулярных данных.

Семейство Gloiosiphoniaceae

На Дальнем Востоке России это семейство представлено лишь видом *Gloiosiphonia capillaris* (Hudson) Carmichael. Однако в сводке по красным водорослям дальневосточных морей Л.П. Перестенко (1994) приводит *Gloiosiphonia californica* (Farlow) J. Agardh с синонимом *G. capillaris*. На основании особенностей развития ветвей на ранних стадиях гаметофита в культуре Т. ДеКью с соавторами (DeCew et al., 1981) заключили, что водоросли с тихоокеанского побережья Америки – штаты Нижняя Калифорния (Мексика) и Калифорния (США) – отличаются от водорослей с Атлантики, и пришли к выводу, что вид *G. californica*, ранее сведенный в синоним *G. capillaris* (см.: Edelshtein, 1972), является самостоятельным. *G. capillaris* распространен вдоль западного и восточного побережья в Атлантике, обнаружен у западного побережья Америки от штата Вашингтон до Аляски. Однако водоросли из северных популяций американского побережья и из российских вод не были исследованы в культуре, не проводилось и сравнительное молекулярное исследование растений из Атлантики и Тихого океана, поэтому вопрос о видовой принадлежности *Gloiosiphonia* из северо-западной Пацифики остается открытым.

Семейства Kallymeniaceae и Crossocarpaceae

Семейство Crossocarpaceae было выделено Л.П. Перестенко (1975). Анализируя строение и развитие женской репродуктивной системы после оплодотворения у вновь описанного рода *Kallymeniopsis*, автор отметила, что женская репродуктивная система видов рода имеет явные черты специализации, отличающие этот род от других представителей семейства Kallymeniaceae. Первая клетка слияния у *Kallymeniopsis* образуется в результате соединения в одно лопастное образование несущей клетки и вспомогательных клеток, но не клеток карпогонной ветви, тогда как у других представителей данного семейства в формировании клетки слияния кроме несущей и вспомогательной вегетативной клеток участвуют одна или две клетки карпогонной ветви. Л.П. Перестенко также отметила, что, как и у *Kallymeniopsis*, виды родов *Cirrulicarpus*, *Erythrophyllum* и *Crossocarpus* характеризуются сходным образованием клетки слияния. На этом основании она выделила новое семейство Crossocarpaceae (в то время в составе порядка Cryptonemiales) и назвала его по роду *Crossocarpus*, который был описан первым. К новому семейству также был отнесен вид *Beringia castanea* Perestenko, для которого образование клетки слияния проследить не удалось (Перестенко, 1975).

В 1984 г. Г. Хансен и С. Линдстром посчитали особенности развития кроссокарповых водорослей недостаточными для выделения самостоя-

тельного семейства и предложили считать роды *Kallymeniopsis*, *Crossocarpus*, *Beringia* и *Hommersandia* принадлежащими семейству Kallymeniaceae (см.: Hansen, Lindstrom, 1984). В 1986 г. Л.П. Перестенко перевела *Pugetia palmatifolia* Tokida в род *Hommersandia*, который был описан ранее (Hansen, Lindstrom, 1984), и выделила новый род *Velatocarpus*, отнеся оба рода к семейству Crossocarpaceae (см.: Перестенко, 1986). Таким образом, взгляды на объём этих двух семейств различались и в дальнейшем в систематике сосуществовали две позиции. Отечественные фикологи (Перестенко, 1994; Селиванова, 2008), а также К. Шнейдер и М. Винн (Schneider, Wynne, 2007) признавали семейство Crossocarpaceae с семью родами, а большинство зарубежных ученых ограничивали это семейство родами *Crossocarpus* и *Velatocarpus*. Молекулярные исследования (Saunders et al., 2017) подтвердили правоту Г. Хансен и С. Линдстром (Hansen, Lindstrom, 1984), поэтому в настоящее время роды *Kallymeniopsis*, *Cirrulicarpus*, *Beringia*, *Erythrophyllum* и *Hommersandia* рассматриваются в составе семейства Kallymeniaceae (см.: Guiry, Guiry, 2020).

Семейство Kallymeniaceae является наиболее изученным с помощью молекулярных методов исследования в последнее десятилетие (Clarkston, Saunders, 2010, 2012; D'Archino et al., 2011; Saunders et al., 2017; Selivanova et al., 2020). Отмечено, что большинство родов этого семейства остаются поли- и парафилетичными и требуют дальнейшего изучения (D'Archino et al., 2011; Saunders et al., 2017). Недавние молекулярные исследования позволили пересмотреть таксономическое положение некоторых родов и видов семейства Kallymeniaceae, а также сократить объем семейства Crossocarpaceae, ограничив его, по-видимому, типовым родом (Selivanova et al., 2020). Показано, что эндемичный для дальневосточных морей *Velatocarpus pustulosus* (Postels et Ruprecht) Perestenko близок к роду *Erythrophyllum* и образует с ним сестринскую кладу на консенсусном филогенетическом дереве, построенном на основании объединенных последовательностей LSU, *rbcL* и COI-5' участков ДНК, поэтому, очевидно, должен быть переведен в семейство Kallymeniaceae. Второй вид рода *Velatocarpus kurilensis* Perestenko проанализирован не был, однако в настоящее время он также рассматривается в семействе Kallymeniaceae (Guiry, Guiry, 2020). Вид *Cirrulicarpus ruprechtianus* (E.S. Sinova) Perestenko был переведен в новый род *Commanderella*, а вид *Cirrulicarpus gmelinii* (J.V. Lamouroux) Tokida et Masaki – в род *Erythrophyllum* как *E. gmelinii* (J.V. Lamouroux) Yendo (см.: Selivanova et al., 2020). Для видов *Kallymeniopsis lacera* (Postels et Ruprecht) Perestenko и *Kallymeniopsis oblongifruca* (Setchell) G.I. Hansen (см.: Clarkston, Saunders, 2010) также были предложены новые номенклатурные комбинации: *Erythrophyllum lacerum* (Postels et Ruprecht) Selivanova, Zhigadlova et G.W. Saunders и *E. oblongifruca*

(Setchell) G.W. Saunders (см.: Clarkston, Saunders, 2010; Selivanova et al., 2020). В то же время родовая принадлежность *Kallymeniopsis verrucosa* A.D. Zinova et I.S. Gussarova осталась невыясненной, возможно, этот вид также будет переведен в род *Erythrophyllum*.

В 2012 г. у побережья Канады был описан новый вид семейства — *Beringia wynnei* Clarkston et G.W. Saunders (см.: Clarkston, Saunders, 2012). При его описании исследователи опирались на результаты сравнения морфологии и анатомии этой водоросли с признаками типового вида рода *B. castanea*, собранного у Северных Курильских островов. Последовательности маркерных участков ДНК *B. castanea* получены не были (Clarkston, Saunders, 2012). В 2017 г. на основании молекулярных данных *B. wynnei* был переведен в род *Erythrophyllum* как *E. wynnei* (Clarkston et G.W. Saunders) G.W. Saunders (см.: Saunders et al., 2017). Родовая принадлежность типового вида рода *Beringia* пока не выяснена.

Был упразднен род *Ionia* — эндемик ДВ, представленный единственным видом *Ionia cornu-cervi* Perestenko. Проведенные в 2013 г. морфологический и молекулярный анализы показали принадлежность этого вида к роду *Callophyllis*, и была предложена номенклатурная комбинация *Callophyllis cornu-cervi* (Perestenko) T.A. Klochkova, N.G. Klochkova et S.M. Boo (см.: Klochkova et al., 2013). Таким образом, в настоящее время род *Callophyllis* в дальневосточных морях насчитывает семь видов. За пределами молекулярных исследований из эндемичных для дальневосточных морей видов семейства Kallymeniaceae остались три вида (*B. castanea*, *V. kurilensis*, *K. verrucosa*) и единственный вид семейства Crossocarpaceae *Crossocarpus lamuticus* Ruprecht.

Следует отметить, что положение самого семейства Kallymeniaceae в порядке Gigartinales не является однозначным. На филогенетических деревьях, построенных на основе последовательностей SSU и ITS участков ДНК, представители семейства кластеризуются внутри порядка Gigartinales, но образуют хорошо обособленную монофилетическую кладу, близкую к семейству Dumontiaceae и отдаленную от других семейств Gigartinales (см.: Tai et al., 2001; Saunders et al., 2004). Однако принадлежность семейств Kallymeniaceae и Dumontiaceae к порядку Gigartinales не ставится под сомнение (Saunders et al., 2004; Saunders et al., 2017). Самостоятельность семейства Crossocarpaceae нуждается в подтверждении молекулярными данными.

Семейство Cruoriaceae

Вопрос о том, считать ли круориевые водоросли самостоятельными видами, возник с развитием культуральных исследований. Было показано, что *Cruoria rosea* (P. Crouan et H. Crouan) P. Crouan et H. Crouan и *C. arctica* F. Schmitz являются тетраспорофитной стадией вида *Turnerella pennyi*

(Harvey) F. Schmitz (см.: South, Tittley, 1986), а *Cruoria profunda* E.Y. Dawson — стадией развития *Opuntia californica* (Farlow) Kylin (см.: DeCew et al., 1992). Для большинства видов семейства *Cruoria* неизвестен карпоспорофит. Исключение составляют *C. pellita* (Lyngbye) Fries и *C. cruorii-formis* (P. Crouan et H. Crouan) Denizot. По мнению К. Магг и М. Гайри, только этими двумя видами должно быть ограничено семейство Cтуогіа-сеае (см.: Maggs, Guiry, 1989). Это семейство характеризуется отсутствием дифференцированной ауксиллярной клетки, в роли которой выступает интеркалярная клетка ближайшей к карпону вегетативной нити; соединительные нити развигаются от карпогона, а нити гонимобласта, направленные как внутрь, так и наружу таллома, развиваются от соединительных нитей. В дальневосточных морях отмечены три вида: *Cruoria profunda* (в настоящее время синоним *O. californica*), *C. pacifica* Kjellman и *C. sachalinensis* Perestenko (см.: Перестенко, 1994; Klochkova, 1998). Для двух последних видов известен только тетраспорофит. Возможно, они также являются стадией жизненного цикла других водорослей, поэтому их самостоятельность нуждается в подтверждении данными молекулярных и культуральных исследований.

Семейство Phylloporaceae

Считалось, что семейство Phylloporaceae в морях ДВ представлено пятью видами из трех родов (по два вида *Coccolytus* и *Mastocarpus*, один вид *Ahnfeltiopsis*) (Перестенко, 1994). Однако, как показали недавние исследования, род *Ahnfeltiopsis* не встречается в водах российского Дальнего Востока. Водоросли, ранее принимаемые за *Ahnfeltiopsis flabelliformis* (Harvey) Masuda, должны относиться к двум морфологически близким видам: *Besa japonica* (Suringar) A.V. Skriptsova et S.Y. Shibneva и *B. divaricata* (Holmes) M.S. Calderon et S.M. Boo. Последний вид включает внутривидовую морфолого-экологическую форму *B. divaricata* f. *ahnfeltioides* (Makijenko) A.V. Skriptsova et S.Y. Shibneva (см.: Shibneva et al., 2021). Оба вида произрастают только на юге дальневосточного региона, у о-ва Хонсю и побережья Кореи, часто образуя смешанные заросли. В настоящее время таксономическое положение дальневосточных филлофоровых водорослей разрешено, но этого нельзя сказать о видах родов *Gymnogongrus* и *Ahnfeltiopsis*, произрастающих в сопредельных водах. Большинство из них с побережья Японии, Кореи и Китая нуждается в таксономической ревизии.

Семейство Gigartinaceae

В дальневосточных морях это семейство представлено двумя близкородственными родами *Chondrus* и *Mazzaella* (см.: Перестенко, 1994). Показано, что род *Mazzaella* является парафилетическим, а виды *Mazzaella cornucopiae* (Postels et Ruprecht) Hommersand, в синонимы которого было сведено название *Iridaea cornucopiae* Postels et

Ruprecht (Перестенко, 1994), и *Mazzaella japonica* (Mikami) Hommersand имеют большее генетическое сходство с *Chondrus*, чем с другими представителями рода *Mazzaella* (см.: Hommersand et al., 1999). Анализируя последовательности ITS1 рибосомной ДНК типовых образцов *M. cornucopiae*, *Mazzaella parksii* (Setchell et N.L. Gardner) Hughey, P.C. Silva et Hommersand и *I. cornucopiae* с Курильских островов, Дж. Хьюи с соавторами пришли к выводу, что "...водоросли с Курильских островов, ранее отнесенные к *Iridaea cornucopiae*, представляют собой самостоятельный вид *Mazzaella*" (см.: Hughey et al., 2001, с. 1104). Этот вывод подкрепляется сведениями о расположении сорусов тетраспорангиев. Однако исследователи не решились отнести дальневосточную "*M. cornucopiae*" к какому-либо виду рода *Mazzaella*.

Не до конца понятной остается самостоятельность видов *Chondrus yendoi* Yamada et Mikami и *M. cornucopiae* subsp. *yendoi* (Yamada et Mikami) Perestenko. По мнению Л.П. Перестенко (1994, с. 215), *C. yendoi* – это географическая раса *M. cornucopiae* subsp. *yendoi*. "У южной границы ареала *M. cornucopiae* приобретает черты *Chondrus* (обвертка из нитей вокруг гонимобласта не развивается), и поэтому японморская раса *M. cornucopiae* была описана как *Chondrus yendoi*". В то же время принадлежность *C. yendoi* к роду *Chondrus* подтверждается молекулярными данными (Hughey et al., 2001). Для *M. cornucopiae* subsp. *yendoi* такие сведения отсутствуют. В международной базе данных AlgaeBase этот подвид приводится как синоним *C. yendoi* (см.: Guiry, Guiry, 2020).

К порядку Gigartinales принято относить и вид *Lukinia dissecta* Perestenko, хотя его принадлежность к определенному семейству порядка до сих пор не выяснена. Описывая новый вид и род, Л.П. Перестенко отметила, что "...по строению карпогонной системы после оплодотворения и особенностям образования тетраспорангиев он не может быть отнесен ни к одному из известных родов и семейств" (Перестенко, 1994, с. 130). Наличие крупной лопастной клетки сближает этот вид с некоторыми представителями семейства Solieriaceae, а по особенностям развития тетраспорангиев он может быть отнесен к семейству Gigartiniaceae (см.: Перестенко, 1994). Для выяснения таксономического положения вида и рода требуются дополнительные исследования женской половой системы до оплодотворения, а также молекулярные данные.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зинова А.Д., Перестенко Л.П. Список водорослей литорали Курильских островов // Растительный и животный мир литорали Курильских островов. Новосибирск. 1974. С. 332–338.
- Клочкова Н.Г. Водоросли новые и редкие для острова Сахалин // Новости системат. низш. раст. 1996. Т. 31. С. 21–34.
- Клочкова Н.Г., Писарева Н.А. Род *Constantinea* (Rhodophyta: Gigartinales) в морях российского Дальнего Востока // Биол. моря. 2009. Т. 35. № 3. С. 182–190.
- Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей России. Пластинчатые криптонемиевые водоросли (пор. Cryptonemiales, Rhodophyta) // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 12. С. 1676–1689.
- Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей СССР. Новые представители сем. Crosso-sagraceae // Новости системат. низш. раст. 1986. Т. 23. С. 88–97.
- Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб.: Ольга. 1994. 331 с.
- Писарева Н.А., Клочкова Н.Г. Два новых вида рода *Neo-abbottiella* (Rhodophyta: Halymeniales) из морей российского Дальнего Востока // Биол. моря. 2013. Т. 39. № 6. С. 411–421.
- Селиванова О.Н. Ревизия систематики морских водорослей-макрофитов на основании молекулярно-генетических исследований // Чтения памяти академика Олега Григорьевича Кусакина. Владивосток: Дальнаука. 2008. Вып. 1. С. 161–201.
- Abbott I.A. On *Abbottia* Perestenko, 1975 (Rhodophyta) // Taxon. 1982. V. 31. P. 300–302.
- Calderon M.S., Boo S.M. Phylogeny of Phylloporaceae (Rhodophyta, Gigartinales) reveals *Asterfilopsis* gen. nov. from the Southern Hemisphere // Phycologia. 2016a. V. 55. P. 543–554.
- Calderon M.S., Boo S.M. A new genus *Phyllophorella* gen. nov. (Phylloporaceae, Rhodophyta) from central Peru, including *Phyllophorella peruviana* comb. nov., *Phyllophorella humboldtiana* sp. nov., and *Phyllophorella limaensis* sp. nov. // Bot. Mar. 2016b. V. 59. P. 339–352.
- Calderon M.S., Boo S.M. The Phylloporaceae (Gigartinales, Rhodophyta) from Peru with descriptions of *Acletoa tarazonae* gen. & sp. nov. and *Gymnogongrus caespitosus* sp. nov. // Phycologia. 2017. V. 56. P. 686–696.
- Calderon M.S., Miller K.A., Seo T.H., Boo S.M. Transfer of selected *Ahnfeltiopsis* (Phylloporaceae, Rhodophyta) species to the genus *Besa* and description of *Schottera koreana* sp. nov. // Eur. J. Phycol. 2016. V. 51. P. 431–443.
- Chiovitti A., Kraft G.T., Bacic A. et al. Carrageenans from Australian representatives of the family Cystocloniaceae (Gigartinales, Rhodophyta), with description of *Calliblepharis celatospora* sp. nov., and transfer of *Austroclonium* to the family Areschougaceae // J. Phycol. 1998. V. 34. P. 515–535.
- Clarkston B.E., Saunders G.W. A comparison of two DNA barcode markers for species discrimination in the red algal family Kallymeniaceae (Gigartinales, Floridophyceae), with a description of *Euthora timburtonii* sp. nov. // Botany. 2010. V. 88. P. 119–131.
- Clarkston B.E., Saunders G.W. An examination of the red algal genus *Pugetia* (Kallymeniaceae, Gigartinales), with descriptions of *Salishia firma* gen. & comb. nov., *Pugetia cryptica* sp. nov. and *Beringia wynnei* sp. nov. // Phycologia. 2012. V. 51. P. 33–61.
- D'Archino R., Nelson W.A., Zuccarello G.C. Diversity and complexity in New Zealand Kallymeniaceae (Rhodo-

- phyta): recognition of the genus *Ectophora* and description of *E. marginata* sp. nov. // *Phycologia*. 2011. V. 50. P. 241–255.
- DeCew T.C., West J.A., Ganesan E.K. The life histories and developmental morphology of two species of *Gloiosiphonia* (Rhodophyta: Cryptonemiales, Gloiosiphoniaceae) from the Pacific coast of North America // *Phycologia*. 1981. V. 20. P. 415–423.
- DeCew T.C., West J.A., Silva P.C. The life history and anatomy of *Opuntia californica* (Gigartinales, Rhodophyceae) // *Phycologia*. 1992. V. 31. P. 462–469.
- Dixon K.R., Saunders G.W., Schneider C.W., Lane C.E. Etheliaceae fam. nov. (Gigartinales, Rhodophyta), with a clarification of the generic type of *Ethelia* and the addition of six novel species from warm waters // *J. Phycol.* 2015. V. 51. P. 1158–1171.
- Dumilag R.V., Nelson W.A., Kraft G.T. Validation and phylogenetic placement of the Placentophoraceae fam. nov. (Gigartinales, Rhodophyta) // *Phycologia*. 2019. V. 58. P. 269–275.
- Edelstein T. On the taxonomic status of *Gloiosiphonia californica* (Farlow) J. Agardh (Cryptonemiales, Gloiosiphoniaceae) // *Syesis*. 1972. V. 5. P. 227–234.
- Faye E.J., Shimada S., Kogame K., Masuda M. Reassessment of the little-known western African red alga *Anatheca montagnei* (Gigartinales, Solieriaceae) on the basis of morphology and *rbcL* sequences // *Eur. J. Phycol.* 2005. V. 40. P. 195–206.
- Fredericq S., Freshwater D.W., Hommersand M. Observations on the phylogenetic systematics and biogeography of the Solieriaceae (Gigartinales, Rhodophyta) inferred from *rbcL* sequences and morphological evidence // *Hydrobiologia*. 1999. V. 398. P. 25–38.
- Fredericq S., Hommersand M.H. Proposal of the Gracilariiales ord. nov. (Rhodophyta) based on an analysis of the reproductive development of *Gracilaria verrucosa* // *J. Phycol.* 1989. V. 25. P. 213–227.
- Fredericq S., Hommersand M.H., Freshwater D.W. The molecular systematics of some agar- and carrageenan-containing red algae based on *rbcL* sequence analysis // *Hydrobiologia*. 1996. V. 326/327. P. 125–135.
- Fredericq S., Ramírez M.E. Systematic studies of the antarctic species of the Phyllophoraceae (Gigartinales, Rhodophyta) based on *rbcL* sequence analysis // *Hydrobiologia*. 1996. V. 326/327. P. 137–143.
- Fritsch F.E. The structure and reproduction of the algae. Vol. II. Foreword, Phaeophyceae, Rhodophyceae, Myxophyceae. Cambridge: University Press. 1945. 939 p.
- Gabrielson P.W., Hommersand M.H. The Atlantic species of *Solieria* (Gigartinales, Rhodophyta): their morphology, distribution and affinities // *J. Phycol.* 1982a. V. 18. P. 31–45.
- Gabrielson P.W., Hommersand M.H. The morphology of *Agardhiella subulata* representing the Agardhielleae, a new tribe in the Solieriaceae (Gigartinales, Rhodophyta) // *J. Phycol.* 1982b. V. 18. P. 46–58.
- Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 21 May 2020.
- Hansen G.I., Lindstrom S.C. A morphological study of *Hommersandia maximicarpa* gen. et sp. nov. (Kallymeniaceae, Rhodophyta) from the North Pacific // *J. Phycol.* 1984. V. 20. P. 476–488.
- Hommersand M.H., Fredericq S., Freshwater D.W., Hughey J. Recent developments in the systematics of the Gigartinales (Gigartinales, Rhodophyta) based on *rbcL* sequence analysis and morphological evidence // *Phycol. Res.* 1999. V. 47. P. 139–152.
- Hughey J.R., Silva P.C., Hommersand M.H. Solving taxonomic and nomenclatural problems in Pacific Gigartinales (Rhodophyta) using DNA from type material // *J. Phycol.* 2001. V. 37. P. 1091–1109.
- Klochkova N.G. An annotated bibliography of marine macroalgae of the northwest coast of the Bering Sea and the southeast Kamchatka: The first revision of flora // *Algae*. 1998. V. 13. № 4. P. 375–418.
- Klochkova T.A., Kim G.H., Klochkova N.G. et al. *Callophyllis cornu-cervi* (Perestenko) comb. nov. (Gigartinales, Rhodophyta): re-evaluation of the endemic monotypic genus *Ionia* from the Sea of Okhotsk based on morphology and molecular evidence // *Bot. Mar.* 2013. V. 56. P. 119–129.
- Kraft G.T., Gabrielson P.W. *Tikvahia candida* gen. et sp. nov. (Solieriaceae, Rhodophyta), a new adelphoparasite from southern Australia // *Phycologia*. 1983. V. 22. P. 47–57.
- Kraft G.T., Robins P.A. Is the order Cryptonemiales (Rhodophyta) defensible? // *Phycologia*. 1985. V. 24. P. 67–77.
- Kraft G.T., Saunders G.W. Bringing order to red algal families: taxonomists ask the jurists ‘Who’s in charge here?’ // *Phycologia*. 2000. V. 39. P. 358–361.
- Kravesky D.M., Norris J.N., Gabrielson P.W. et al. A new order of red algae based on the Peyssonneliaceae, with an evaluation of the ordinal classification of the Florideophyceae (Rhodophyta) // *Proc. Biol. Soc. Wash.* 2009. V. 122. P. 364–391.
- Kylin H. The marine red algae in the vicinity of the biological station at Friday Harbor, Wash. // *Lunds Univ. Arsskr.*, Avd. 2. 1925. V. 21. P. 1–87.
- Kylin H. Die Florideenordnung Gigartinales // *Lunds Univ. Arsskr.*, Avd. 2. 1932. V. 28. P. 1–88.
- Kylin H. Die Gattungen der Rhodophyceen. Lund: C.W.K. Gleerups. 1956. 673 p.
- Lindstrom S.C. Nomenclatural and taxonomic notes on *Dilsea* and *Neodilsea* (Dumontiaceae, Rhodophyta) // *Taxon*. 1985. V. 34. P. 260–266.
- Lindstrom S.C. Acrosymphytaceae, a new family in the order Gigartinales *sensu lato* (Rhodophyta) // *Taxon*. 1987. V. 36. P. 50–53.
- Lindstrom S.C., Scagel R.F. The marine algae of British Columbia, northern Washington, and southeast Alaska: division Rhodophyta (red algae), class Rhodophyceae, order Gigartinales, family Dumontiaceae, with an introduction to the order Gigartinales // *Can. J. Bot.* 1987. V. 65. P. 2202–2232.
- Maggs C.A., Guiry M.D. A re-evaluation of the crustose red algal genus *Cruoria* and the family Cruoriaceae // *Br. Phycol. J.* 1989. V. 24. P. 253–269.
- Maggs C.A., Le Gall L., Mineur F. et al. *Fredericquia deveaunniensis* gen. et sp. nov. (Phyllophoraceae, Rhodophyta), a new cryptogenic species // *Cryptogam., Algol.* 2013. V. 34. P. 273–296.
- Maggs C.A., Pueschel C.M. Morphology and development of *Ahnfeltia plicata* (Rhodophyta): proposal of Ahnfeltiales ord. nov. // *J. Phycol.* 1989. V. 25. P. 333–351.
- Maggs C.A., Verbruggen H., de Clerck O. Molecular systematics of red algae: building future structures on firm foundations. In: Unravelling the algae: the past, present, and future of algal systematics (eds. Brodie, J. & Lewis, J.). Boca Raton, Florida: CRC Press, Taylor & Francis Group. 2007. P. 103–123.
- Masuda M., Abe T., Kawaguchi S., Phang S.M. Taxonomic notes on marine algae from Malaysia I. Six species of Rhodophyceae // *Bot. Mar.* 1999. V. 42. P. 449–458.

- Mikami H. A new species of Neodilsea: *Neodilsea tenuipes* Yamada et Mikami // Sci. Pap. Inst. Algol. Res., Fac. Sci., Hokkaido Imp. Univ. 1954. V. 4. P. 83–85
- Mitchell E.A. The southern Australian genera of the Dumontiaceae (Rhodophyta) // Nova Hedwigia. 1966. V. 11. P. 209–220.
- Pueschel C.M., Cole K.M. Rhodophycean pit plugs: an ultrastructural survey with taxonomic implications // Am. J. Bot. 1982. V. 69. P. 703–720.
- Rodríguez-Prieto C., Sartoni G., Lin S.-M., Hommersand M.H. Comparative morphology and systematics of *Chondrymenia lobata* from the Mediterranean Sea and a phylogeny of the Chondrymeniaceae fam. nov. (Rhodophyta) based on *rbcL* sequence analyses // Eur. J. Phycol. 2013. V. 48. P. 188–199.
- Rodríguez-Prieto C., Freshwater D.W., Hommersand M.H. Morphology and phylogenetic systematics of *Ptilocladopsis horrida* and proposal of the Ptilocladopsidaceae fam. nov. (Gigartinales, Rhodophyta) // Phycologia. 2014. V. 53. P. 383–395.
- Saunders G.W. A DNA barcode examination of the red algal family Dumontiaceae in Canadian waters reveals substantial cryptic diversity. 1. The foliose *Dilsea-Neodilsea* complex and *Weeksia* // Botany. 2008. V. 86. P. 773–789.
- Saunders G.W., Chiovitti A., Kraft G.T. Small-subunit rRNA gene sequences from representatives of selected families of the Gigartinales and Rhodymeniales (Rhodophyta). 3. Recognizing the Gigartinales *sensu stricto* // Can. J. Bot. 2004. V. 82. P. 43–74.
- Saunders G.W., Hommersand M.H. Assessing red algal supraordinal diversity and taxonomy in the context of contemporary systematic data // Am. J. Bot. 2004. V. 91. P. 1494–1507.
- Saunders G.W., Huisman J.M., Vergés A. et al. Phylogenetic analyses support recognition of ten new genera, ten new species and 16 new combinations in the family Kallymeniaceae (Gigartinales, Rhodophyta) // Cryptogam., Algol. 2017. V. 38. P. 79–132.
- Saunders G.W., Kraft G.T. Small-subunit rRNA gene sequences from representatives of selected families of the Gigartinales and Rhodymeniales (Rhodophyta). 1. Evidence for the Plocamiales ord. nov. // Can. J. Bot. 1994. V. 72. P. 1250–1263.
- Saunders G.W., Kraft G.T. Small-subunit rRNA gene sequences from representatives of selected families of the Gigartinales and Rhodymeniales (Rhodophyta). 2. Recognition of the Halymeniales ord. nov. // Can. J. Bot. 1996. V. 74. P. 694–707.
- Saunders G.W., Kraft G.T. Two new Australian species of *Predaea* (Nemastomataceae, Rhodophyta) with taxonomic recommendations for an emended Nemastomatales and expanded Halymeniales // J. Phycol. 2002. V. 38. P. 1245–1260.
- Saunders G.W., Lindstrom S.C. A multigene phylogenetic assessment of the *Dilsea/Neodilsea* species complex (Dumontiaceae, Gigartinales) supports transfer of *Neodilsea natashae* to the genus *Dilsea* // Bot. Mar. 2011. V. 54. P. 481–486.
- Selivanova O.N., Zhigadlova G.G., Saunders G.W. *Commanderella* gen. nov. and new insights into foliose Kallymeniaceae (Rhodophyta) from the Russian Pacific coast based on molecular studies // Phycologia. 2020. V. 59. P. 200–207.
- Shibneva S.Yu., Skriptsova A.V., Semenchenko A.A., Suzuki M. Morphological and molecular reassessment of three species of *Besa* (Phylloporaceae, Rhodophyta) from the Northwest Pacific // Eur. J. Phycol. 2021. V. 56(1). P. 72–84.
<https://doi.org/10.1080/09670262.2020.1765025>
- Silva P.C. Comments on the commentary by Kraft & Saunders [Phycologia 39: 258–261 (2000)] // Phycologia. 2002. V. 41. P. 99–100.
- Silva P.C., Johansen H.W. A reappraisal of the order Corallinales (Rhodophyceae) // Br. Phycol. J. 1986. V. 21. P. 245–254.
- Schneider C.W., Wynne M.J. A synoptic review of the classification of red algal genera a half a century after Kylin's "Die Gattungen der Rhodophyceen" // Bot. Mar. 2007. V. 50. P. 197–249.
- Schmitz F. Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen // Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Berlin. 1883. V. 1. P. 215–258.
- South G.R., Tittley I. A checklist and distributional index of the benthic marine algae of the North Atlantic Ocean. St. Andrews, N.B., Canada: Huntsman Marine Laboratory. 1986. 76 p.
- Tai V., Lindstrom S.C., Saunders G.W. Phylogeny of the Dumontiaceae (Gigartinales, Rhodophyta) and associated families based on SSU rDNA and internal transcribed spacer sequence data // J. Phycol. 2001. V. 37. P. 184–196.
- Withall R.D., Saunders G.W. Combining small and large subunit ribosomal DNA genes to resolve relationships among orders of the Rhodymeniophycidae (Rhodophyta): recognition of the Acrosymphytales ord. nov. and Sebdeniales ord. nov. // Eur. J. Phycol. 2006. V. 41. P. 379–394.

Systematics and Current Problems in the Taxonomy of Algae of the Order Gigartinales (Rhodophyta) from the Far Eastern Seas of Russia

A. V. Skriptsova

A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

A brief overview on the history of systematics of the order Gigartinales (Rhodophyta) is provided. The changes in the taxonomy of algae of this order from the Far Eastern seas of Russia based on the molecular phylogenetic data are analyzed. The taxonomic problems that can only be resolved by modern methods are discussed.

Keywords: Gigartinales, taxonomy, Far Eastern seas of Russia

УДК 594.3:574.3

ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ, РОСТ И ФОРМА РАКОВИНЫ У БРЮХОНОГОГО МОЛЛЮСКА *BOREOTROPHON CANDELABRUM* (REEVE, 1848) (MURICIDAE) ИЗ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2021 г. Н. И. Селин*

Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия

*e-mail: nikselin@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.05.2020 г.

После доработки 20.07.2020 г.

Принята к публикации 29.09.2020 г.

Исследованы особенности размножения, рост и изменчивость формы раковины у брюхоногого моллюска *Boreotrophon candelabrum* (Reeve, 1848) из зал. Петра Великого Японского моря. При содержании в аквариальных условиях моллюски начинали откладывать прозрачные полусферические яйцевые капсулы в конце апреля при температуре воды более 5.6°C. Особи с высотой раковины 38–51 мм откладывали по 13–46 яйцевых капсул, диаметр основания которых составлял от 6.0 до 10.1 мм. В каждой капсуле находилось от 411 до 1710 яиц диаметром 0.204 ± 0.024 мм. В природных условиях яйцевые капсулы появлялись в первой половине мая, были обычны в мае – в первой половине июня и единично встречались до конца лета. Выход личинок из яйцевых капсул в море наблюдали с середины мая. Установлено, что наиболее интенсивно моллюски росли в первые два года жизни; высота раковины у двухлетних особей составляла около 35 мм. Затем ежегодные приросты раковины снижались, и в возрасте шести лет моллюски почти достигали максимального размера, зарегистрированного в природе и полученного расчетным путем для уравнения Берталанфи, которое имеет вид: $L_t = 61.2 [1 - e^{-0.5572(t - 0.4672)}]$. Форма раковины моллюсков существенно варьировала в зависимости от условий обитания; габитус, приводимый при описании видовых характеристик *B. candelabrum* (см.: Голиков, Кусакин, 1978), был характерен лишь для 17% особей популяции залива.

Ключевые слова: *Boreotrophon candelabrum*, сроки размножения, плодовитость, форма раковины, рост, изменчивость, влияние среды, залив Петра Великого, Японское море

DOI: 10.31857/S0134347521020091

Брюхоногий моллюск *Boreotrophon candelabrum* (Reeve, 1848) является представителем семейства Muricidae, необыкновенно обильного вида в тропических морях и довольно скромно представленного в умеренной зоне (Egorov, 1992, 1993; Houart et al., 2019). Он распространен в Японском море у берегов Кореи, России, Японии (о-ва Хонсю и Хоккайдо, включая тихоокеанское побережье), на Южно-Курильском мелководье и у южного Сахалина (Голиков, Кусакин, 1978; Nigo et al., 1999; Гульбин, 2004; Min, 2004; Кантор, Сысоев, 2005; Gulbin, 2009). Биология бореотрофона почти не изучена; сведения по экологии вида ограничены краткой информацией, полученной более 50 лет назад для обитателей прибрежных вод Южных Курил и зал. Посыета (Голиков, Скарлато, 1967; Скарлато и др., 1967; Голиков, Кусакин, 1978), которую с большей или меньшей полнотой цитируют разные исследователи. Известно, что *B. candelabrum* является активным хищником, рацион которого составляют в основном сравнительно мелкие двустворчатые и брюхоногие моллюски (Голиков, Кусакин, 1978; Се-

лин и др., 1986). Недавно были оценены обилие и популяционная структура *B. candelabrum* в зал. Восток Японского моря (Селин, 2020) с целью изучения современного состояния популяции в этой части ареала. Настоящая работа является фрагментом данного исследования и посвящена описанию особенностей размножения, роста и изменчивости формы раковины у *B. candelabrum*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили в зал. Восток (зал. Петра Великого Японского моря); использовали возможности материально-технической базы Морской биологической станции “Восток” Национального научного центра морской биологии ДВО РАН. Изучали изменчивость формы раковины у *Boreotrophon candelabrum* в зависимости от условий обитания моллюсков, безвыборочно собранных в 2014 г. на трех участках побережья залива, которые различались удаленностью от открытой части моря, прибойностью, типом грунта и составом донного населения. Станция 1 распо-

лагалась в кутовой части залива; она характеризуется мелководностью (глубина 1–6 м), сильным заилением грунта и отсутствием прибоев. Станция 2 – это приглубый (8–10 м) слегка заиленный участок дна с обильным развитием друз мидии Грея *Crenomytilus grayanus* и модиолуса *Modiolus kurilensis* и отсутствием прибоев. Станция 3 – прибойный мелководный (глубина 1–2 м) гравийно-галечный с валунами участок дна (подробнее см.: Селин, 2020). В каждой выборке оценивали численность особей с целой раковиной (в соответствии с описанием: Голиков, Кусакин, 1978), с поврежденной раковиной (отсутствовала часть оборотов раковины, осевых ребер и др.), а также с раковинами с эрозией и/или эпибионтами. У целых раковин (не менее шести оборотов, при этом наличие зародышевой раковины не учитывали) штангенциркулем с точностью до 0.1 мм измеряли высоту (H) и диаметр последнего оборота (D) без учета осевых ребер. Данные использовали для расчета уравнений линейной зависимости D от H.

При экспериментальном изучении особенностей размножения *B. candelabrum* в декабре 2019 г. 100 экз. этого вида, отловленных в море, поместили в эмалированную ванну, где содержали при постоянном протоке морской воды вместе с двустворчатым моллюском *Ruditapes philippinarum*, который является одним из предпочитаемых объектов питания бореотрофона (Голиков, Кусакин, 1978). В марте–апреле при медленном повышении температуры воды моллюски приступили к оплодотворению, образуя скученные группы из двух–трех особей. Часть предположительно самок с высотой раковины 38–51 мм рассадили в 5 аквариумов (размер 40 × 25 × 20 см) из оргстекла по 3 экз. разного размера в каждый. За этими и оставшимися в ванной животными наблюдали до октября. Затем их выпустили в море. На дно аквариумов в качестве дополнительного субстрата были помещены по два–три небольших валуна, несколько створок раковин двустворчатых моллюсков и живые особи *R. philippinarum* в качестве пищи. Отмечали начало откладки капсул каждой особью и определяли количество капсул (N_{cap}). У моллюсков разного размера произвольно брали по 10 капсул и под биноклем измеряли их диаметр (*d*, мм). Подсчитывали количество яиц в каждой капсуле (N_{egg}) и определяли диаметр у 30 яиц; рассчитывали средний диаметр капсулы и яиц, а также среднее количество последних. Перед вылуплением личинок, находившихся на стадии велигера, подсчитали их численность в 22 капсулах диаметром 7.0–9.2 мм. Данные использовали для расчета уравнения линейной зависимости между этими показателями и высотой раковины *B. candelabrum*. Отмечали время опустошения капсул от личинок. В период частых погружений в районе исследований в легководолазном снаряжении визуально оценивали встречаемость яйцевых капсул бореотрофона в весенне–осеннее время.

Для оценки роста использовали моллюсков, собранных на станции 2. С марта 2017 г. по январь 2018 г. ежемесячно безвыборочно отбирали 5–7 особей *B. candelabrum* разного размера, у которых анализировали динамику формирования светлых и темных полос на крышечке раковины (оперкулюме). В мае 2018 г. взяли массовую выборку моллюсков. У всех особей измерили высоту раковины и подсчитали число темных полос на оперкулюме, принимая их за годовые метки, по аналогии с определением возраста у других брюхоногих моллюсков, имеющих крышечку раковины с ядром и концентрическими линиями нарастания (Голиков, Кусакин, 1978; Голиков, 1980; Kideys, 1996; Селин, 2003). Моллюски с наиболее отчетливыми метками служили основой для построения кривой группового линейного роста по конечным размерам. Возрастные изменения высоты раковины аппроксимировали уравнением Берталанфи, которое часто используется при изучении роста брюхоногих и двустворчатых моллюсков, а также других животных (Мина, Клевезаль, 1976; Селин, 1990а; Selin, 2008; Cob et al., 2009; Zotin, 2018, и др.). Оно имеет вид:

$L_t = L_\infty[1 - e^{-k(t-t_0)}]$, где L_t – высота раковины в возрасте t лет; L_∞ – физиологически возможная предельная высота раковины, мм; k – коэффициент затухания процесса роста; t_0 – возраст, при котором $L_t = 0$.

Статистическая обработка данных выполнена с использованием обычных приемов корреляционно-регрессионного и ковариационного (ANCOVA) анализов, представленных в пакете прикладных компьютерных программ SPSS17.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Особенности размножения

В аквариальных условиях в зимний период моллюски были довольно инертными, совершали кратковременные хаотичные перемещения, долго оставались неподвижными и не питались. Первые яйцевые капсулы самки откладывали в конце третьей декады апреля, когда температура воды в аквариумах составляла 5.6°C. Субстратом служили оргстекло стенок аквариумов и раковины двустворчатых моллюсков (рис. 1), на валунах капсул не отмечено. Массовую откладку капсул моллюсками наблюдали во второй половине мая, когда температура воды превысила 8°C. С июня и до конца лета образования новых капсул не отмечено. Пустые капсулы, свидетельствовавшие о выходе личинок в воду, наблюдали с середины мая, но наиболее активным этот процесс был в конце мая – в первых числах июня при температуре воды 12–17°C. К июлю, когда температура воды в море в дневное время достигала 18–19°C, в аквариальных условиях все капсулы были пустыми, однако в природе за много лет наблюдений они были отмечены как единичные несколько раз вплоть до сентября на створках и живых митили-

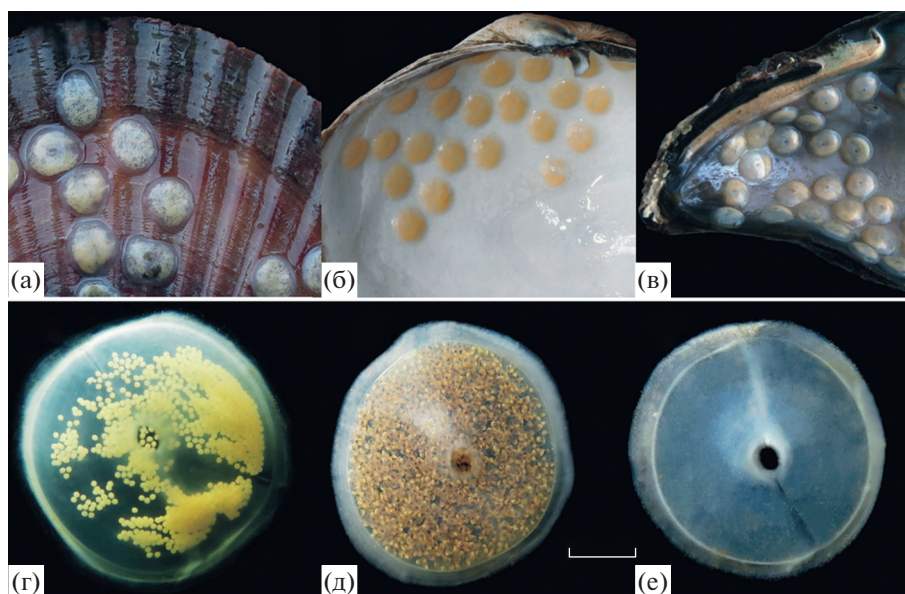


Рис. 1. Яйцевые капсулы *Boreotrophon candelabrum* на створке раковины двустворчатых моллюсков *Mizuhopecten yessoensis* (а), *Callista brevisiphonata* (б) и *Crenomytilus grayanus* (в); вид капсулы с яйцами (г), капсула перед выпуском личинок в море (д) и после их выпуска (е). Масштаб: г–е – 2 мм.

дах, на крупных баянусах и в других местах обычного обитания взрослых особей.

Самка размером 38–51 мм откладывала от 13 до 46 яйцевых капсул. Наблюдалась положительная корреляция (коэффициент детерминации $r^2 = 58.6\%$) между размером моллюска и количеством произведенных капсул (рис. 2, табл. 1). Отдельная капсула представляла собой прозрачное полусферическое образование с плотной и прочной оболочкой. Диаметр капсулы положительно коррелировал с высотой раковины моллюска ($r^2 = 67.4\%$). Например, моллюски размером 40 и 50 мм откладывали капсулы, диаметр которых в среднем составлял соответственно около 6.7 и 8.6 мм. В капсуле находились яйца желтого цвета с диаметром 0.204 ± 0.024 мм. Численность яиц колебалась от 411 до 1710 экз. и положительно коррелировала с высотой раковины моллюска ($r^2 = 85\%$). Значимых различий между численностью яиц в капсуле и личинок, выходящих из капсулы в воду на стадии велигера, не зарегистрировано (ANCOVA; $P > 0.069$).

Рост моллюсков

Размерно-частотное распределение *B. candelabrum* по массовой выборке с глубины 8–10 м свидетельствует о том, что с некоторой долей условности в скоплении можно выделить лишь три размерно-возрастные группы (рис. 3а). В первую группу входили самые мелкие особи с высотой раковины менее 20 мм. На довольно светлой зеленовато-желтой крышечке раковины данных моллюсков слегка выделялся лишь немного затемненный участок ядра. Это была молодь, пополнявшая донное население в прошедший летний сезон; ее абсолютный возраст составлял полгода (0+). Вторую группу составляли моллюски размером 25–40 мм, имевшие на крышечке раковины затемненный участок ядра и одну или (реже) две темные концентрические линии, свидетельствовавшие о задержке роста моллюска в зимнее время при низкой температуре воды. Возраст этих особей составлял соответственно полтора года (1+) и более двух лет (2+). Третья группа была представлена остальными моллюсками размером

Таблица 1. Параметры уравнений, описывающих взаимосвязь высоты раковины и показателей репродукции *Boreotrophon candelabrum*

Зависимость	Коэффициент		SEa	SEb	r^2	n
	a	b				
$N_{\text{сар.}} = a + bH$	-0.1605	1.7427	22.2625	0.4883	58.6	11
$d = a + bH$	-1.1200	0.1947	0.5618	0.0121	67.4	128
$N_{\text{егг}} = a + bH$	-2871.2	85.1307	7.2160	334.7720	82.3	31

Примечание. H – высота раковины, мм; $N_{\text{сар.}}$ – количество яйцевых капсул, приходящихся на одну самку; d – диаметр яйцевой капсулы, мм; $N_{\text{егг}}$ – количество яиц в капсуле. Здесь и в табл. 2: SEa – стандартная ошибка коэффициента a ; SEb – стандартная ошибка коэффициента b ; r^2 – коэффициент детерминации, %; n – объем выборки, экз.

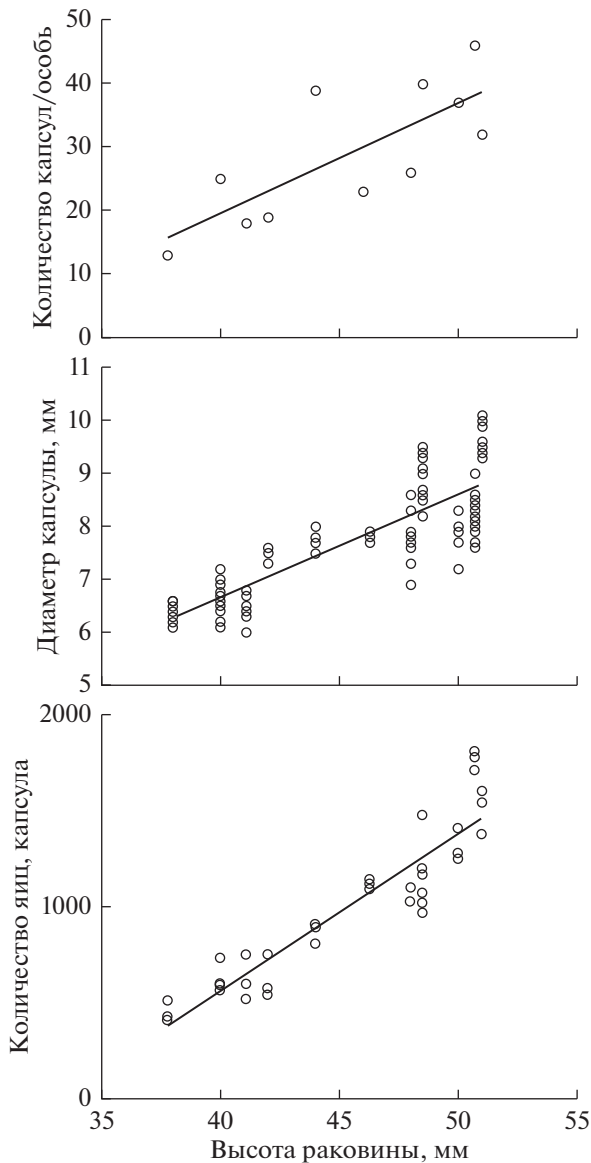


Рис. 2. Зависимость репродуктивных характеристик от размера тела самок у *Boreotrophon candelabrum*.

до 62 мм, имевшими на крышечке от двух до семи концентрических линий.

В первые два весенне-осенних сезона моллюски росли наиболее интенсивно. В это время их ежегодный прирост в среднем составлял 15.4 и 20.5 мм, а высота раковины к третьему сезону в среднем достигала 35 мм (рис. 3б). В дальнейшем рост моллюсков постепенно замедлялся и у моллюсков старше шести лет ежегодный прирост раковины не превышал 1 мм. В этом возрасте высота раковины у моллюсков в среднем составляла около 60 мм, что лишь немного меньше зарегистрированной в природе и расчетной предельной величины L_{∞} в уравнении Бергаланфи, имеющем для данных условий обитания следующий вид: $L_t = 61.2 [1 - e^{-0.5572(t - 0.4672)}]$ (стандартная ошибка

L_{∞} равна 1.5, стандартная ошибка коэффициента $e - 0.4446$, коэффициента $t_0 - 0.3712$; коэффициент детерминации r^2 равен 94.4%). Возрастные изменения массы тела моллюсков соответствовали S-образной кривой: до 4-летнего возраста ежегодный прирост массы тела увеличивался, а затем снижался и у животных старше шести лет не превышал 1 г.

Исследование пропорций тела у бореотрофона из зал. Восток показало, что у моллюсков из разных мест обитания в онтогенезе диаметр последнего оборота раковины изменялся относительно ее высоты с разной интенсивностью (рис. 4, табл. 2). При равной высоте раковины у моллюсков, обитавших в районе станции 3 у относительно открытого побережья, диаметр последнего оборота был значимо больше, чем у моллюсков из других районов (ANCOVA; $P < 0.001$; коэффициент частичной регрессии r^2 для размера составляет 95.9%, для станций – 68.3%). Чем ближе располагалось скопление моллюсков к кутовой части залива, тем меньше у особей был диаметр последнего оборота раковины.

Форма раковины

Для *B. candelabrum* из популяции зал. Восток характерна стройная веретеновидная раковина высотой до 62 мм. Она имеет семь оборотов; иногда на верхнем обороте видны остатки зародышевой раковинки, почти в сохранности отмеченной только у нескольких годовалых особей. Осевая скульптура раковины, придающая моллюскам необыкновенно экзотический вид, представлена едва видимыми тонкими линиями нарастания и широкими (до 12 мм) вогнутыми пластинками, в большей или меньшей степени угловатыми на плече оборотов. Осевые пластинки характерны для моллюсков разного размера (возраста) и наиболее хорошо выражены на последнем обороте раковины (рис. 5). У относительно молодых особей одна–три крайние пластинки, прилегающие к устью, обычно тонкие и ломкие, часто окрашены в молочно-белый с фиолетовыми вкраплениями цвет, контрастирующий с серо-зеленым или серо-бурым фоном раковины (рис. 5з–5к, wr). У старых особей приустьевая осевая пластинка, как правило, самая толстая, ее край образует ребро из нескольких приростов (слоев) (рис. 5а, gl). Количество пластинок на последнем завитке раковины колеблется от 6 до 12 и не зависит от ее размера.

Моллюски с такими “эталонными” характеристиками раковины в природе немногочисленны. В частности, в популяции *B. candelabrum* в зал. Восток доля особей с раковиной из семи оборотов составляла лишь около 1.5%. Чаще встречались моллюски с раковиной из шести оборотов (15.3%), а доля моллюсков с раковиной из пяти оборотов достигала 56.5%. Почти четвертую часть населения составляли моллюски с раковиной из четырех оборотов, и очень редко встречались осо-

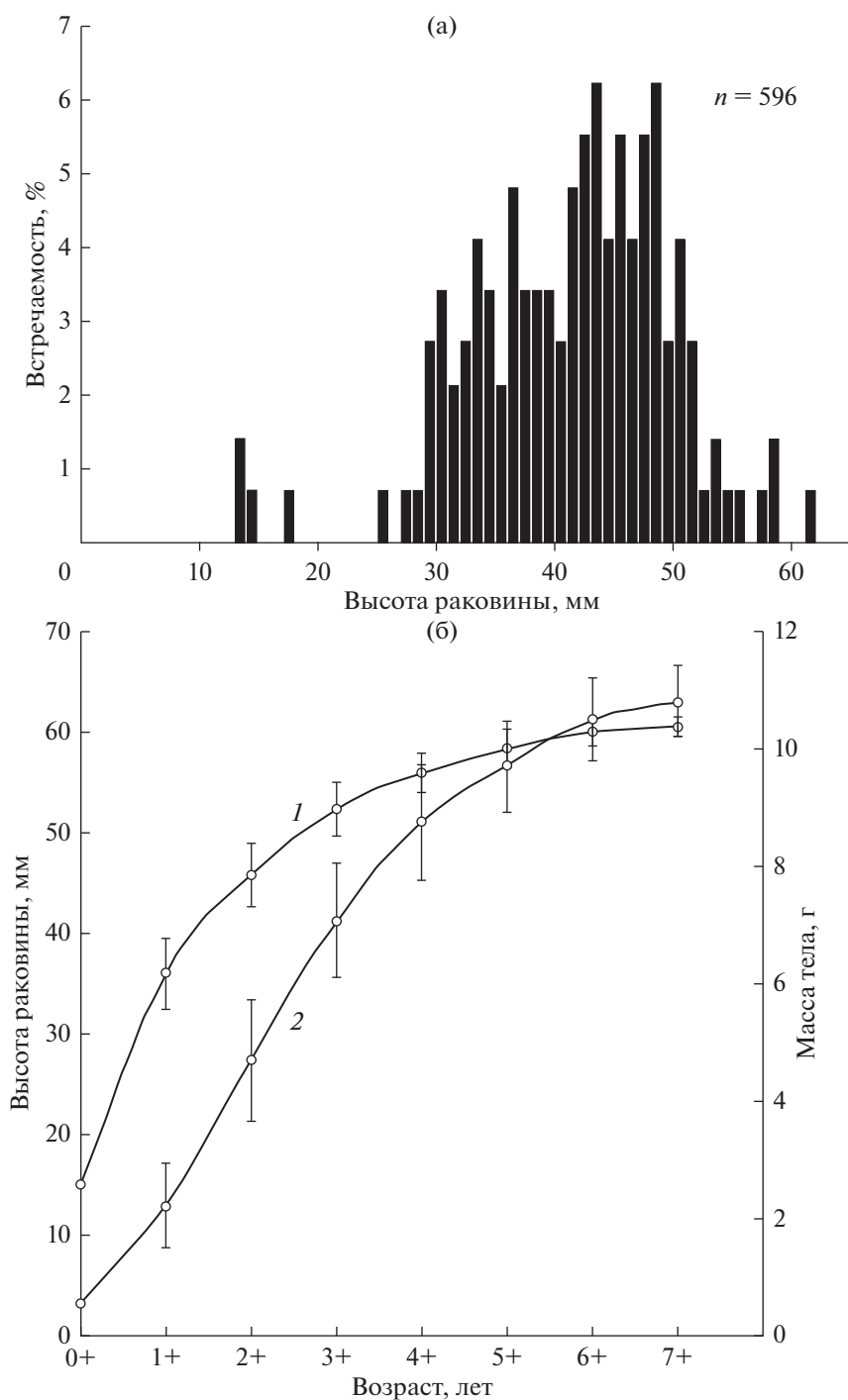


Рис. 3. Размерный состав скопления (а) и рост (б) *Boreotrophon candelabrum*. 1 – возрастные изменения высоты раковины, 2 – возрастные изменения прижизненной массы тела. Вертикальные линии – стандартная ошибка.

би с раковиной из трех оборотов (2%). Раковина моллюсков из пяти, четырех и трех оборотов обычно имела остатки утраченной верхней части. Еще значительнее были различия между моллюсками с разных станций. Достаточно отметить, что на станциях 1 и 3 не обнаружены моллюски с раковиной из семи оборотов, особи с раковиной из трех оборотов составляли соответственно 7.3 и

8.8%. На станции 2 раковина с семью оборотами отмечена почти у 5% моллюсков, с шестью – у 30%, а моллюски с раковиной с тремя оборотами не найдены.

На станциях 1 и 3 раковины моллюсков сохранились хуже, чем на станции 2 (рис. 5в–5ж). Осевые пластинки раковин были небольшими или отсутствовали, место положения пластинок мож-

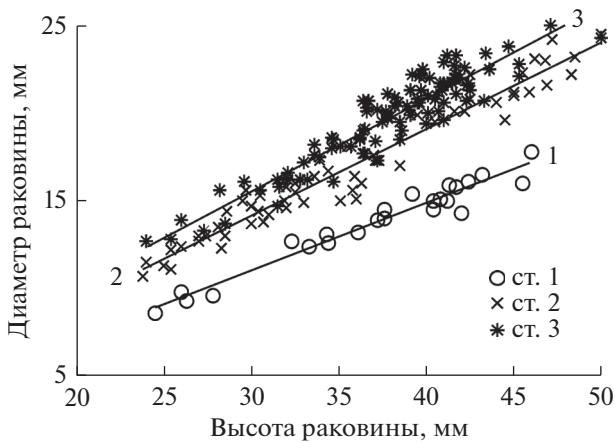


Рис. 4. Изменение в онтогенезе пропорций раковины у *Boreotrophon candelabrum* из разных мест обитания. 1–3 – станции.

но было определить лишь по характерной волнистости поверхности раковины. Большинство относительно крупных раковин в большей или меньшей степени были покрыты известковыми водорослями, домиками полихет и источены сверлильщиками.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сроки размножения гидробионтов обычно обусловлены зоогеографической принадлежностью и/или комплексом физиологических адаптаций вида, а также динамикой локальных условий среды. В умеренных широтах, для которых характерны значительные сезонные колебания температуры, благоприятные для размножения условия наступают с приходом теплого времени года и связаны с положительными значениями температуры воды. В Северном полушарии весной при незначительном прогреве воды начинают нереститься широко распространенные арктические и бореально-арктические по происхождению виды животных, затем по мере повышения температуры размножаются бореальные виды, а позднее и субтропические. Данную последовательность неоднократно отмечали для брюхоногих и двустворчатых моллюсков, иглокожих и других животных (Матвеева, 1974а, 1974б; Касьянов и др., 1976; Голиков, Кусакин, 1978, и др.). Для низкобореальных моллюсков, к которым относится и *Boreotrophon candelabrum*, характерно

размножение весной – в начале лета; благоприятной является температура воды 6–14°C (Голиков, 1980; Скарлато, 1981). Минимальная температура, при которой начинается размножение, у разных видов различается, нередко ниже указанных величин, но укладывается в диапазон 1.5–6.0°C (Селин, 1990б; Боруля, 2000; Колбин, Куликова, 2008; Куликова и др., 2009, и др.). В аквариальных условиях откладка капсул у бореотрофона началась при температуре 5.6°C. В зал. Петра Великого Японского моря такие температурные условия наблюдаются в конце апреля и осенью, но в последнем случае повторного размножения не отмечено.

Результаты проведенного исследования свидетельствуют о том, что *B. candelabrum* размножается один раз в год в весенне-летнее время, откладывая на субстрат характерные полусферические яйцевые капсулы с прочной оболочкой. Они обеспечивают защиту развивающихся яиц от неблагоприятного воздействия среды и являются ярким свидетельством заботы родителей о потомстве, как и необыкновенно разнообразие по размеру, форме и пространственной организации кладки многих других брюхоногих моллюсков (Thorson, 1946; Fretter, Graham, 1962; Кауфман, 1977; Голиков, Кусакин, 1978; Чухчин, 1984, и др.). В яйцевой капсуле *B. candelabrum* с высотой раковины 40–50 мм содержится от 400 до 1700 довольно мелких яиц диаметром 0.204 ± 0.024 мм. Каждая особь бореотрофона в зависимости от индивидуальных особенностей и размера тела откладывает по 13–46 яйцевых капсул, следовательно, плодовитость *B. candelabrum* колеблется в широком диапазоне – от 5.2 до 680 тыс. яиц (в среднем 26 598 яиц). Эти характеристики свидетельствуют о том, что данный вид обладает сравнительно высокой плодовитостью, хотя известно, что у брюхоногих моллюсков в целом в зависимости от типа развития индивидуальная плодовитость варьирует в еще большем диапазоне – от нескольких десятков до нескольких сотен тысяч яиц (Jablonski, Lutz, 1983).

Температура воды выше 6°C является благоприятной для размножения и оптимальной для обитания бореотрофона (Golikov, Scarlato, 1973; Голиков, 1980, и др.). В частности, это проявляется в интенсивном росте моллюсков в весенне-осеннее время, особенно в первые годы их жизни. Отметим, что летом встречаются молодые моллюски с высотой раковинки 1.8–10 мм, т.е. недавно пополнившие поселение взрослых особей (Голи-

Таблица 2. Параметры уравнений, описывающих взаимосвязь высоты (H) раковины с диаметром последнего оборота (D) у *Boreotrophon candelabrum* из разных мест обитания

Район	Коэффициент		SEa	SEb	r^2	n
	a	b				
Станция 1	-0.5319	0.3857	0.6993	0.0186	95.1	23
Станция 2	-0.6622	0.4938	0.5046	0.0136	95.5	64
Станция 3	-0.3301	0.5285	0.7608	0.0200	87.5	101

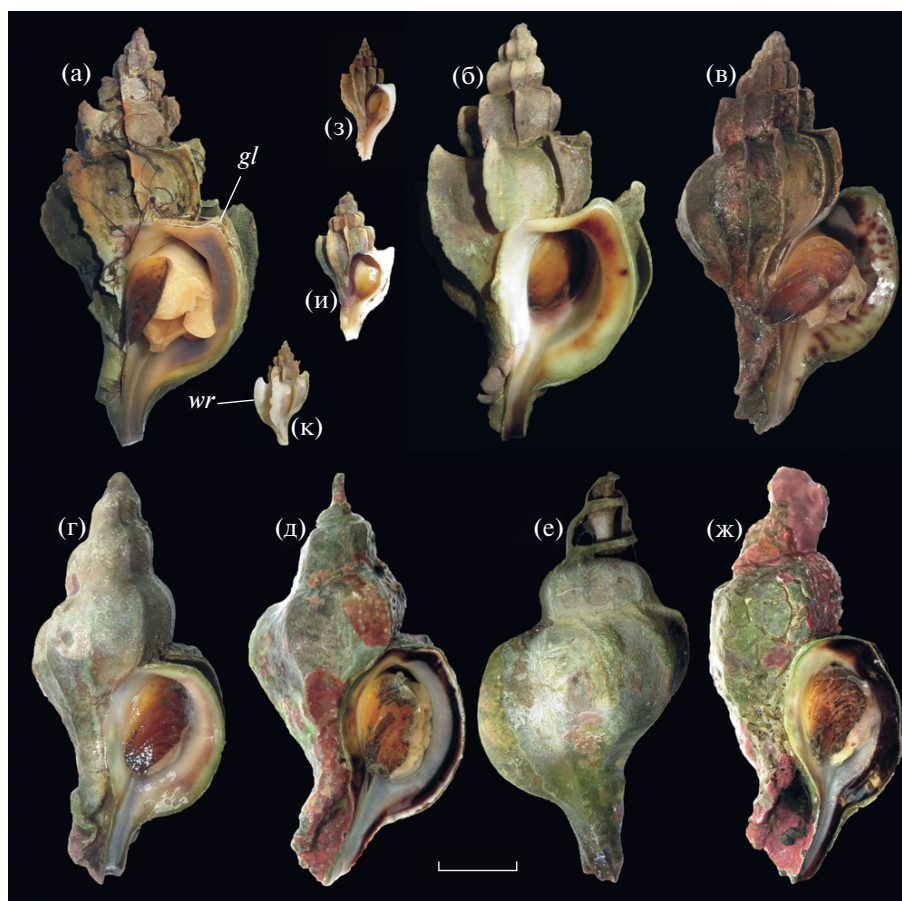


Рис. 5. Изменчивость формы раковины у *Boreotrophon candelabrum* из зал. Восток. Взрослые моллюски: а, б — отмечены только на другах митилид в местах, защищенных от волн (станция 2); в–е — встречаются в кутовой мелководной части залива и у открытых прибойных берегов (станции 1 и 3); ж — характерны для илесто-валунного мелководья (станция 1); з–к — молодь, встречается во всех биотопах. Условные обозначения: *gl* — линии нарастания на плече раковины; *wr* — белые тонкие осевые пластинки. Масштаб — 10 мм.

ков, Скарлато, 1967; Селин, 2020), а к зиме размер их раковины составляет 16–17 мм. Интенсивный рост этих особей весной следующего года приводит к тому, что ко времени появления в поселении нового спата в июне–июле высота раковины даже самых мелких особей в зависимости от условий обитания достигает 22–25 мм (Селин, 2020).

Условия обитания отражаются не только на темпах роста, но и на форме раковины бореотрофона. Анализ изменения в онтогенезе пропорций раковины у моллюсков из трех районов залива, различающихся по физико-химическим параметрам среды, показал значимые различия в соотношении высоты раковины — диаметр последнего оборота. В районе станции 2 на глубине 8–10 м моллюски локализованы преимущественно над поверхностью дна на другах мидии Грея и модиолуса, где омываются потоками слабого приливотливного течения. Как правило, они имеют элегантную раковину с четко выраженными морфологическими признаками, перечисляемыми при характеристике вида (Голиков, Кусакин, 1978). При равной высоте раковины у моллюсков этого поселения диаметр последнего оборота меньше,

чем у обитателей относительно открытого и прибойного участка в районе станции 3 на глубине 1–2 м. Обычно такую зависимость связывают с большим развитием ноги у моллюсков из прибойных мест обитания, полагая, что, чем больше нога, тем выше вероятность удержаться от смыва с грунта в периоды активной гидродинамики (Crothers, 1981, 1983; Cambridge, Kitching, 1982; Селин, 1994, и др.). Адаптивную природу такой морфологической изменчивости формы раковины у брюхоногих моллюсков подтверждает и тот факт, что особи *B. candelabrum* из кутовой части залива, где отсутствует какое-либо волновое воздействие, характеризуются наименьшим диаметром последнего оборота раковины.

Форма и внешний вид раковины моллюсков в значительной мере зависят от конкретных условий жизни и биотических взаимодействий в донном сообществе. Важным является механическое воздействие среды в периоды активной гидродинамики, проявляющееся в виде больших или небольших нарушений целостности раковины и истирания структурных элементов (осевых пластинок, стенок раковины отдельных оборотов,

сифонального участка и т.д.). Значительные изменения габитуса бореотрофона вызывают и эпибионты, в частности, известковые водоросли, особенно мощно и регулярно покрывающие скально-валунный субстрат и раковины моллюсков, обитающих в районе станции 3, но отсутствующие у особей на станции 2. В кутовой части залива изъяны раковин моллюсков обычно выражены в виде эрозии, распространяющейся от верхних оборотов раковины к нижним, особенно в области швов. Это связано с тем, что здесь моллюски обитают на заиленном дне в условиях интенсивного осадконакопления, обусловленного береговым стоком и отмиранием обильных макрофитов. Часто моллюски погружены в осадок (Селин, 2020), для которого характерно высокое содержание гуминовых соединений, обеспечивающих формирование слабокислой среды (Даувальтер, 2006), деструктивно воздействующей на кальцитовую раковину. Разрушению раковины способствует и активная деятельность организмов-сверлильщиков (микроводоросли, полихеты спиониды и т.д.). С возрастом все эти изменения раковины у моллюска проявляются ярче.

Таким образом, в зал. Петра Великого *V. can-delabrum*, как и многие другие низкореальные моллюски, размножается в апреле–мае, а в отдельные годы, по-видимому, и в начале июня при температуре воды 5.6°C и выше. Оплодотворение внутреннее; многочисленные яйца развиваются в полусферических прочных капсулах, которые самки откладывают в местах зимовки и обычного летнего пребывания на валунных и смешанных грунтах защищенных и умеренно прибойных мелководий заливов и бухт. С середины лета наблюдается пополнение донного населения молодью, которое, как показывают результаты наших более ранних исследований (Селин, 2020), происходит регулярно и обильно. Комплекс адаптаций, присущих виду, обеспечивает широкое расселение бореотрофона и быстрый рост, проявляется в значительной морфологической изменчивости раковины. Необыкновенная вариабельность габитуса моллюсков зависит также от степени сохранности раковины и обилия эпибионтов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарен анонимным рецензентам за конструктивные критические замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боруля Е.М. Некоторые особенности строения кладок и эмбрионального развития четырех видов промысловых гастропод сем. Buccinidae зал. Петра Великого // Изв. ТИНРО. 2000. Т. 127. С. 524–535.
- Голиков А.Н. Моллюски Buccininae Мирового океана. Л.: Наука. 1980. 508 с. (Фауна СССР. Моллюски; Т. 5. Вып. 2).
- Голиков А.Н., Кусакин О.Г. Раковинные брюхоногие моллюски литорали морей СССР. Л.: Наука. 1978. 292 с.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А. Моллюски залива Посыет (Японское море) и их экология // Тр. ЗИН АН СССР. 1967. Т. 42. С. 5–152.
- Гульбин В.В. Фауна брюхоногих переднежаберных моллюсков залива Петра Великого Японского моря и ее биогеографический состав // Биол. моря. 2004. Т. 30. № 1. С. 20–29.
- Даувальтер В.А. Исследование физического и химического состава донных отложений при оценке экологического состояния водоемов: учеб. пособ. по дисциплине “Геохимия окружающей среды” для направления 511100 “Экология и природопользование” и специальности 013600 “Геоэкология”. Мурманск: Изд-во МГТУ. 2006. 84 с.
- Кантор Ю.И., Сысоев А.В. Каталог моллюсков России и сопредельных стран. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2005. 627 с.
- Касьянов В.Л., Кукин А.Ф., Медведева Л.А., Яковлев Ю.М. Сроки размножения и состояние гонад в нерестовый период у массовых видов двустворчатых моллюсков и иглокожих залива Восток Японского моря // Биол. исслед. залива Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1976. С. 156–167.
- Кауфман З.С. Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных. Л.: Наука. 1977. 265 с.
- Колбин К.Г., Куликова В.А. Личиночное развитие брюхоногого моллюска *Epheria turrita* (Gastropoda: Littorinidae) // Биол. моря. 2008. Т. 34. № 5. С. 374–376.
- Куликова В.А., Колбин К.Г., Ярославцева Л.М. Размножение и развитие брюхоногих моллюсков рода *Littorina* (Gastropoda: Littorinidae) в заливе Петра Великого Японского моря // Бюл. Дальневост. малак. о-ва. 2009. Вып. 13. С. 5–16.
- Матвеева Т.А. Особенности цикла размножения у некоторых двустворчатых моллюсков залива Посыета (Японское море) // Гидробиол. и биогеог. шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л.: Наука. 1974а. С. 64–65.
- Матвеева Т.А. Экология и жизненные циклы массовых видов брюхоногих моллюсков Баренцева и Белого морей // Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. Л.: Наука. 1974б. С. 65–190.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука. 1976. 291 с.
- Селин Н.И. Распределение и рост двустворчатых моллюсков спикулы и мактры в заливе Петра Великого // Биол. моря. 1990а. № 3. С. 28–38.
- Селин Н.И. Биология брюхоногого моллюска *Cryptonatica janthostoma* из Японского моря // Биол. моря. 1990б. № 2. С. 28–34.
- Селин Н.И. Распределение, морфология и продукционные показатели брюхоногого моллюска *Littorina kurila* в районе вулканогенных проявлений (Курильские острова) // Биол. моря. 1994. Т. 20. № 2. С. 126–136.
- Селин Н.И. Рост и продолжительность жизни брюхоногого моллюска *Nucella heyseana* (Gastropoda) из

- залива Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 2003. Т. 29. № 2. С. 115–119.
- Селин Н.И. Влияние условий среды на распределение и размерный состав брюхоногого моллюска *Boreotrophon candelabrum* (Reeve, 1848) (Muricidae) в заливе Восток Японского моря // Биол. моря. 2020. Т. 46. № 3. С. 174–181.
- Селин Н.И., Понуровский С.К., Черняев М.Ж. Влияние хищной гастроподы *Cryptonatica janthostoma* на структуру популяции двустворчатого моллюска *Ruditapes philippinarum* // Биол. моря. 1986. № 5. С. 72–74.
- Скарлато О.А. Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука. 1981. 479 с.
- Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В. и др. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посъет (Японское море) // Исслед. фауны морей. 1967. Т. 5(13). С. 5–61.
- Чухчин В.Д. Экология брюхоногих моллюсков Черного моря. Киев: Наукова думка. 1984. 176 с.
- Cambridge P.G., Kitching J.A. Shell shape in living and fossil (Norwich Crag) *Nucella lapillus* (L.) in relation to habitat // J. Conchol. 1982. V. 31. P. 31–38.
- Cob Z.C., Arshad A., Bujang J.S., Ghaffar M.A. Age, growth, mortality and population structure of *Strombus canarium* (Gastropoda: Strombidae): variations in male and female sub-populations // J. Appl. Sci. 2009. V. 9. № 18. P. 3287–3297.
- Crothers J.H. Shell-shape variation in Faroese dog-whelks (*Nucella lapillus* (L.)) // Biol. J. Linn. Soc. 1981. V. 15. № 4. P. 327–337.
- Crothers J.H. Some observations on shell-shape variation in North American populations of *Nucella lapillus* (L.) // Biol. J. Linn. Soc. 1983. V. 19. № 3. P. 237–274.
- Egorov R.V. Guide to Recent molluscs of northern Eurasia. 1. Gastropods of the families Muricidae and Thaididae from the seas of Russia // Ruthenica. 1992. V. 2. № 1. P. 63–75.
- Egorov R.V. Trophoninae (Muricidae) of Russian and adjacent waters // Ruthenica. 1993. Suppl. 1. 48 p.
- Fretter V., Graham A. British Prosobranch Molluscs. Their functional anatomy and ecology. Ray Soc. Publ. № 114. London: Ray Soc. 1962. 755 p.
- Golikov A.N., Scarlato O.A. Method for indirectly defining optimum temperatures of inhabitancy for marine cold-blooded animals // Mar. Biol. 1973. V. 20. P. 1–5.
- Gulbin V.V. Review of the shell-bearing gastropods in the Russian waters of the East Sea (Sea of Japan). III. Caenogastropoda: Neogastropoda // Korean J. Malacol. 2009. V. 25. № 1. P. 51–70.
- Higo S., Callomon P., Goto Y. Catalogue and bibliography of the marine shell-bearing Mollusca of Japan: Gastropoda, Bivalvia, Polyplacophora. Scaphopoda. Elle Sci. Publ. 1999. 748 p.
- Houart R., Vermeij G., Wiedrick S. New taxa and new synonymy in Muricidae (Neogastropoda: Pagodulinae, Trophoninae, Ocenebrinae) from the Northeast Pacific // Zoosymposia. 2019. V. 13. P. 184–241.
- Jablonski D., Lutz R.A. Larval ecology of marine benthic invertebrates: paleobiological implications // Biol. Rev. 1983. V. 58. P. 21–89.
- Kideys A.E. Determination of age and growth of *Buccinum undatum* L. (Gastropoda) off Douglas, Isle of Man // Helgol. Meeresunters. 1996. V. 50. P. 353–368.
- Min D.-K. Mollusks in Korea. Seoul: Min Molluscan Research Institute. 2004. 566 p.
- Selin N.I. Distribution, population structure and growth of *Protothaca euglypta* (Sowerby, 1914) (Bivalvia: Veneridae) from the Northwestern Part of the East Sea of Russia // Korean J. Malacol. 2008. V. 24. № 2. P. 81–87.
- Thorson G. Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Øresund) // Medd. Komm. Dan. Fisk. Havunders. Ser. Plankton. 1946. V. 4. № 1. 529 p.
- Zotin A.A. Individual growth of *Planorbarius corneus* (Planorbidae, Gastropoda) in postlarval ontogenesis // Russ. J. Dev. Biol. 2018. V. 49. № 6. P. 371–378.

Peculiarities of Reproduction, Growth and Shell Shape in the Gastropod *Boreotrophon candelabrum* (Reeve, 1848) (Muricidae) from Peter the Great Bay, Sea of Japan

N. I. Selin

*A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences,
Vladivostok 690041, Russia*

The reproduction, growth, and variability of the shape of the shell in the gastropod *Boreotrophon candelabrum* from Peter the Great Bay (Sea of Japan) were investigated. In aquarium conditions, the mollusks started to lay transparent hemispherical egg capsules in late April at a water temperature of 5.6°C. The females with a shell height of 38–51 mm laid 13–46 egg capsules. The diameter of the base of the egg capsules ranged from 6.0 to 10.1 mm. Each capsule contained from 411 to 1710 eggs with a diameter of 0.204 ± 0.024 mm. In nature, egg capsules appeared in the first half of May and were commonly found in May–the first half of June; a few may be encountered until September. The release of the larvae from the egg capsules into the sea occurred from the second half of May. Mollusks grew most intensively in the first two years of life and reached a shell height of about 35 mm. Then, the annual shell growth decreased, and at the age of 6 years, mollusks almost attained the maximum size observed in nature. It was calculated for the von Bertalanffy equation, which looks like: $L_t = 61.2 [1 - e^{-0.5572(t - 0.4672)}]$. The shape of the shell of *B. candelabrum* significantly varied depending on habitat conditions. The habitus given in the species description (Golikov, Kusakin, 1978) was only observed for 17% of the population in the bay.

Keywords: *Boreotrophon candelabrum*, reproduction time, fecundity, shell shape, growth, variability, environmental effect, Peter the Great Bay, Sea of Japan

УДК 574.587+595.339.1+591.9+269

СОСТАВ, СТРУКТУРА И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФАУНЫ ДОННЫХ ОСТРАКОД (OSTRACODA: MYODOCORIDA) В СУБАНТАРКТИКЕ

© 2021 г. **В. Г. Чавтур**¹, **А. Г. Башманов**¹, *

¹Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

*e-mail: b0000@list.ru

Поступила в редакцию 05.03.2020 г.

После доработки 21.09.2020 г.

Принята к публикации 29.09.2020 г.

Проведен анализ литературных данных по фауне донных остракод Myodocorida Субантарктики, включающей 97 видов. Исследованная фауна характеризуется высокой степенью эндемизма, но его низким рангом. Основу фауны составляют виды широко распространенных родов. По числу видов и родов лидируют остракоды семейств Cyndroleberididae и Cypridinidae. С увеличением глубины видовое богатство остракод и количество их родов уменьшаются, наблюдается перестройка таксономической и батиметрической структур. Сходство субантарктической и антарктической фаун Myodocorida проявляется в небольшом разнообразии видов, в высокой степени и низком ранге эндемизма, в соотношении количества видов и родов в семействах. Различие фаун связано со значительной изоляцией, с характером вертикального распределения, а также с таксономической структурой миодокопид. Субантарктическая фауна Myodocorida изолирована от бореальной, превышает ее по числу видов и родов, а также сопоставима с ней по числу эндемичных видов. Обе фауны характеризуются высокой степенью, но низким уровнем эндемизма. Видовое богатство данных фаун определяют разные семейства. С увеличением глубины количество видов миодокопид в обеих фаунах уменьшается, и ниже 5500 м миодокопиды не проникают.

Ключевые слова: Myodocorida, Cypridinidae, Philomedidae, Cyndroleberididae, Sarsiellidae, Rutidermatidae, Субантарктика, структура фауны, широтное и вертикальное распределение

DOI: 10.31857/S0134347521020030

Первые сведения о донных остракодах отряда Myodocorida в водах Субантарктической структуры появились в XIX столетии (Baird, 1850; Thomson, 1879; Brady, 1898). В современной мировой литературе из 42 публикаций по миодокопидам Южного океана в 21 публикации содержатся сведения о донных остракодах его умеренно-холодных вод (табл. 1). Изученность Myodocorida в разных океанических секторах Субантарктики неравномерна. Так, для тихоокеанского сектора имеется 17 публикаций, для атлантического – 6, а для индоокеанского – всего 4 публикации.

Настоящая работа является продолжением исследования фауны донных Myodocorida Южного океана. Ранее Чавтур (2016) на основе литературных и оригинальных данных проанализировал их фауну в водах антарктической зоны (рис. 1). Изученность этих остракод в субантарктических водах (нотальной зоне) ограничена описанием отдельных видов и указанием районов их обнаружения (табл. 1). Особенное место занимает классиче-

ский двухтомный труд американского зоолога Корникара (Kornicker, 1975) “Antarctic Ostracoda (Myodocorina)”. В этой работе приведено описание большинства миодокопид Антарктики и Субантарктики, кратко обсуждается характер их широтного расселения вдоль шельфа Аргентины и Чили, дана общая для Южного океана схема вертикального распределения миодокопид, показана зависимость количества омматидиев в латеральных глазах остракод от глубины обитания и количества яиц у самок от размеров их раковины. Таким образом, представленные в литературе данные позволяют провести анализ структуры и распределения фауны Myodocorida для умеренно-холодных вод в Южном полушарии в целом, а также сопоставить субантарктическую фауну с антарктической в Южном полушарии и с бореальной фауной миодокопид в Северном полушарии.

Работа основана на литературных данных (табл. 1); материал по миодокопидам, собранный

Таблица 1. Использованный в работе материал

№	Публикации	Район (сектор) субантарктической зоны		
		тихоокеанский	индоокеанский	атлантический
1	Baird, 1850	+	—	—
2	Thomson, 1879	+	—	—
3	Brady, 1880	+	+	—
4	Brady, 1898	+	—	—
5	Stebbing, 1901	—	+	+
6	Brady, 1902	? +	—	—
7	Müller, 1906	+	—	—
8	Skogsberg, 1920	+	—	+
9	Poulsen, 1962	+	—	—
10	Poulsen, 1965	+	—	—
11	Hartmann-Shröder, Hartmann, 1965	+	—	+
12	Kornicker, 1969	—	+	+
13	Moguilevsky, Ramires, 1970	—	—	+
14	Kornicker, 1975	+	+	+
15	Kornicker, 1979	+	—	—
16	Kornicker, 1994	+	—	—
17	Kornicker, 1995	+	—	—
18	Kornicker, Poore, 1996	+	—	—
19	Kornicker, McKenzie, 1976	—	+	—
20	Karanovic, 2010	+	—	—
21	Karanovic, Lörz, 2012	+	—	—

российскими исследователями во время экспедиций в Южном океане, ограничен антарктической зоной (рис. 1). В статье приняты следующие границы Субантарктики: южная граница соответствует положению антарктической дивергенции (примерно до 65° ю.ш.) (Северный..., 1985), а положение северной границы заимствовано из опубликованных работ (Лаппо, Лебедев, 2005; Viegas et al., 2009). Следует отметить, что субантарктическая зона несколько выходит за границы Южного океана у южных берегов Австралии, Африки и Южной Америки (Физическая география, 1980). В зарубежной литературе (см., например: Kornicker, 1975) нижним пределом батинальной зоны (материкового свала) определена глубина 2000 м, тогда как в схеме вертикальной зональности бен-тали, разработанной российскими учеными (Беляев и др., 1973), она простирается до глубины 3000 м. Мы следуем этой схеме.

СРАВНЕНИЕ СУБАНТАРКТИЧЕСКОЙ И АНТАРКТИЧЕСКОЙ ФАУН ОСТРАКОД

Фауна донных остракод отряда *Myodocorida* Субантарктики представлена 97 видами в составе 34 родов и 5 семейств (табл. 2); это всего 10% от всей мировой фауны данного отряда. Наблюдается различие в количестве видов остракод по океаническим секторам: для тихоокеанского сектора известно 68 видов (30 родов), для атлантического — 29 видов (16 родов) и для индоокеанского — всего 7 видов (3 рода). Такое соотношение исключает возможность характеристики фаун отдельных секторов, поэтому мы анализируем фауну в целом для всей Субантарктики. Несмотря на относительно небольшое разнообразие фауны, ее специфичность здесь достаточно высокая. Степень эндемизма достигает 74%. По числу видов субантарктическая фауна несколько превышает антарктическую (70 видов), но уступает ей по ко-

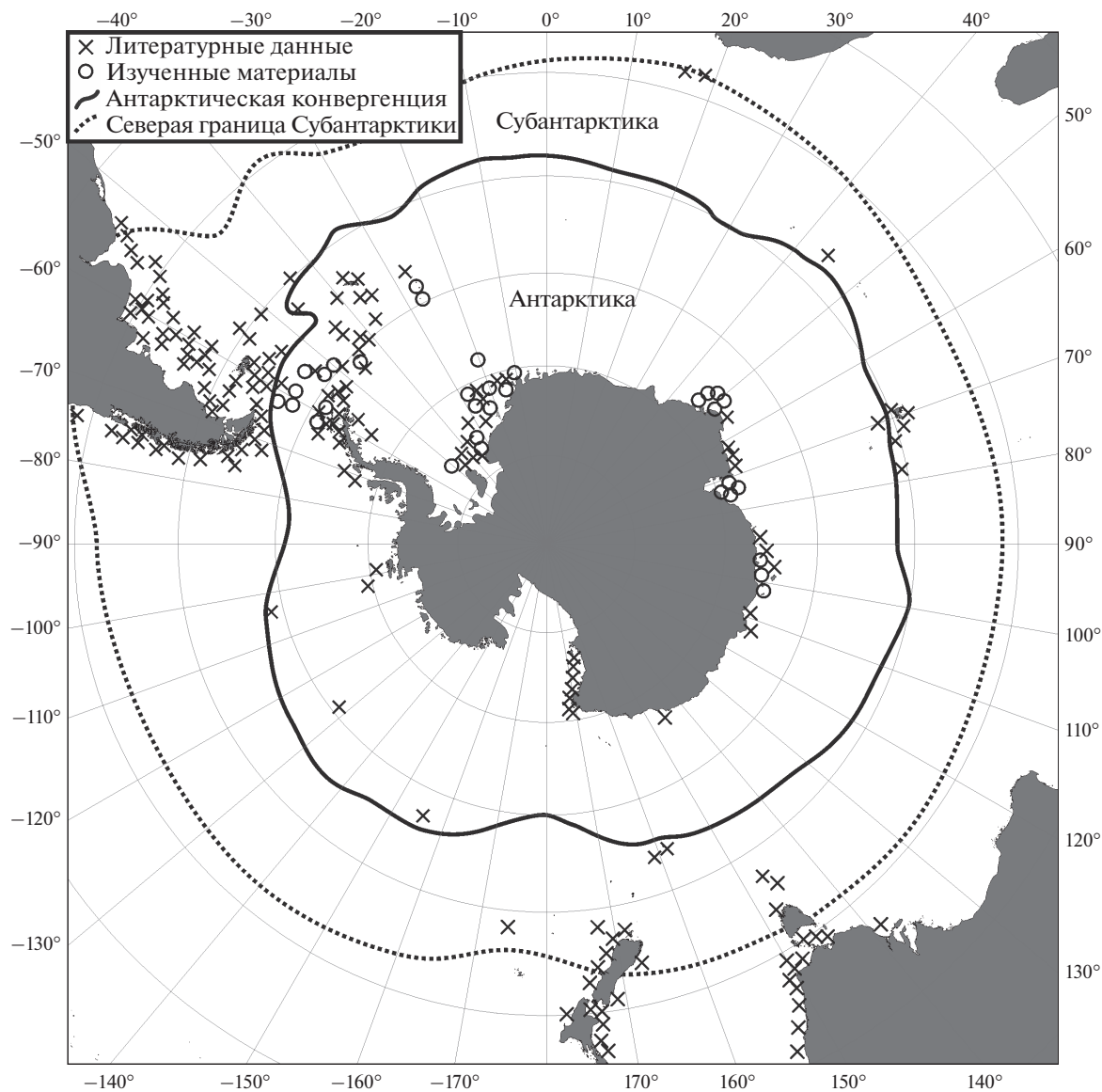


Рис. 1. Район исследований и положение станций сбора материала (по: Чавтур 2016, с дополнением).

личеству эндемиков (83%) (Чавтур, 2016). Данные фауны содержат всего 16 общих видов, что свидетельствует о значительной разобщенности фаун, хотя они занимают соседние пространства. Если степень эндемизма фаун высокая, то ранг низкий. Лишь один род *Dolasterope* Poulsen, 1965, описанный по единственному виду *D. johanseni* Poulsen, 1965 из прибрежных вод Новой Зеландии, по-видимому, является эндемичным для Субантарктики, а в целом для Южного океана в этом качестве зарегистрирован только род *Anarthron* Kornicker, 1975.

Говорить о биогеографической структуре субантарктической фауны *Myodocorida* можно лишь приближенно, поскольку некоторые виды из-

вестны по единичным сборам (в табл. 2 они указаны с вопросительным знаком). Чаше других в субантарктических водах встречаются *Doloria pectinata*, *Vargula hamata*, *Philomedes assimilis*, *Anarthron dithrix*, *Parasterope longiseta*, *Skogsbergiella macrothrix* и *Empoulsenia pentathrix*.

В пределах Субантарктики отмечено 34 рода донных остракод отряда *Myodocorida*, что составляет 37% от их мировой фауны (92 рода) и в 2 раза больше, чем известно для Антарктики (17 родов) (Чавтур, 2016). Основу в Субантарктике, как и в умеренно-холодных и холодных водах, составляют такие широко распространенные роды (65%), как *Philomedes* Lilljeborg, 1853; *Vargula* Skogsberg, 1920; *Scleroconcha* Skogsberg, 1920; *Doloria* Skogs-

Таблица 2. Видовой состав остракод отряда Muososorida и их встречаемость в водах Субантарктики

№	Таксон	Район (сектор)		*тихоокеанский	**Биогеографическая характеристика	***Батиметрическая характеристика	Глубина, м
		атлантический	индоокеанский				
Семейство Сурпидиidae							
1	<i>Bathuvargula walfordi</i> Poulsen, 1962			14	?Н	С-Б	10, 610
2	<i>Cypridinodes concentrica</i> Kornicker, 1979			15	?Н	Б	384
3	<i>Cypridinodes reticulata</i> Poulsen, 1962			9	?Н	С-Б	10, 610
4	<i>Doloria (Dolorietta) pectinata</i> Skogsberg, 1920	8, 14		14	Н	С-Б	21–439
5	<i>Doloria (Dolorietta) levinsoni</i> Kornicker, 1975	14			Н-АН	Б	424–857, 2453
6	<i>Doloria (Dolorietta) septenaria</i> Kornicker, 1975	14			Н	Б	384–494
7	<i>Doloria (Dolorietta) mawsoni</i> Kornicker, 1975		14		Н	С	69
8	<i>Hadacypridina bruuni</i> Poulsen, 1962			9, 14	юСбтр-Н	А	5340
9	<i>Metavargula adinothrix</i> Kornicker, 1975	14		14	Н-АН	Б-А	1709–1803
10	<i>Metavargula mazeri</i> Kornicker, 1979			15	?Н	Б	384
11	<i>Metavargula spadix</i> Kornicker, 1996			18	юСбтр-Н	Б	1264
12	<i>Metavargula currax</i> Kornicker, 1996			18	?Н	Б	720
13	<i>Rheina relax</i> Kornicker, 1996	18			юСбтр-Н	С-Б	124–478
14	<i>Paradoloria pugnax</i> Kornicker, 1996			18	юСбтр-Н	Б	720
15	<i>Paradoloria</i> species A (по Kornicker, 1996)			18	?Н	Б	720
16	<i>Pterocypridina tressleri</i> Kornicker, 1996			18	?Н	Б	800
17	<i>Vargula antarctica</i> (Müller, 1908)		14		АН	Б-А	300
18	<i>Vargula hamata</i> Kornicker, 1975	14			Н-АН	Б	429–1212
19	<i>Vargula subantarctica</i> Kornicker, 1975	14			Н	С-Б	119–572
20	<i>Vargula ? danae</i> (Brady, 1880)		3		Н	?Б	219
21	<i>Vargula dentata</i> Kornicker, 1975	14			Н	Б	429–1978
22	<i>Vargula lusca</i> Kornicker, 1975			14	Н	Б	910–915
23	<i>Vargula ascensus</i> Kornicker, 1979			15	?Н	Б	549
24	<i>Vargula straux</i> Kornicker, 1994			16	юСбтр-Н	Б	720
25	<i>Vargula rapax</i> Kornicker, 1994			16	Н	Б	400
26	<i>Rugosidoloria serrata</i> Kornicker, 1975	14			?Н	С	44
27	<i>Isocypridina quatuorsetae</i> Kornicker, 1975	14			Н-АН	Б-А	2818–3197
Семейство Philomedidae							
28	<i>Philomedes eugeniae</i> Skogsberg, 1920	8		8	Н	С-Б	7–270
29	<i>Philomedes tetrathrix</i> Kornicker, 1975			14	Н-АН	Б-А	516, 1276, 3219
30	<i>Philomedes subantarctica</i> Kornicker, 1975	14			Н	С-Б	129–572
31	<i>Philomedes minys</i> Kornicker, 1975	14			Н	С	31–108
32	<i>Philomedes ramus</i> Kornicker, 1975			14	Н	А	3219
33	<i>Philomedes lofthousae</i> Kornicker, 1975		14		Н-АН	С	25–130
34	<i>Philomedes cubitum</i> Kornicker, 1975	14, 19		14	Н	С	20–40
35	<i>Philomedes fortax</i> Kornicker, 1994			14	?Н	Б	720

Таблица 2. Продолжение

№	Таксон	Район (сектор)		***Биогеографическая характеристика	***Батиметрическая характеристика	Глубина, м
		атлантический	индоокеанский			
36	<i>Pleoshisma agilis</i> (Thomson, 1879)		2, 14	юСбтр-Н	С	Поверхность
37	<i>Sclerosoncha solox</i> Kornicker, 1995		17	юСбтр-Н	Б	920–1130
38	<i>Sclerosoncha arcuata</i> Poulsen, 1962		14	? Н	С	1.8–146
39	<i>Sclerosoncha flexilis</i> (Brady, 1898)		4	Н	С	1.8–9.1
40	<i>Sclerosoncha sculpta</i> (Brady, 1898)		4	Н	С	Поверхность
41	<i>Sclerosoncha frons</i> Kornicker, 1975		14	?Н	Б	957–1263
42	<i>Sclerosoncha wolffi</i> Kornicker, 1975		14	Н	С	11
43	<i>Anarthron reticulata</i> (Hartmann, 1965)		11, 14		С-Б	110–295
44	<i>Anarthron chilensis</i> (Hartmann, 1965)		11, 14	Н	С	100–112
45	<i>Anarthron ditrix</i> Kornicker, 1975	14	14		С-Б	71–119, 1146–1201
46	<i>Anarthron pholion</i> Kornicker, 1975		14	Н	С-Б	82–284
47	<i>Anarthron evexum</i> Kornicker, 1975		14	Н	С-Б	79–284
48	<i>Euphilomedes tasmanicus</i> Karanovic, 2010		20	?Н	С	13
49	<i>Igele walleni</i> Kornicker, 1975		14	Н-Ан	А	4303
Семейство Cyindrolaberitidae						
50	<i>Empoulsenia pentathrix</i> (Kornicker, 1971)		14	Н	Б-А	278–280, 1812–2145
51	<i>Archasterope bulla</i> Kornicker, 1975		14	Н-Ан	Б	429, 1212
52	<i>Archasterope efficas</i> Kornicker, 1996		17	юСбтр-Н	Б	400
53	<i>Archasterope apex</i> Kornicker, 1996		17	?Н	Б	500
54	<i>Archasterope verax</i> Kornicker, 1996		17	юСбтр-Н	Б	1264
55	<i>Diasterope grisea</i> (Brady, 1898)		4, 15	Н	С	14
56	<i>Dolasterope Johanseni</i> Poulsen, 1965		10	Н	С	26
57	<i>Parasterope longiseta</i> (Skogsberg, 1920)		14	Н-Ан	С	12–108
58	<i>Parasterope quadrata</i> (Brady, 1898)	8, 14	4	?Н	С	1.8–9.1
59	<i>Parasterope quadrata?</i> (Brady, 1898)		4	?Н	С	Поверхность
60	<i>Parasterope pseudoquadrata</i> (Hartmann, 1965)		4	?Н	С	12
61	<i>Parasterope crinita</i> Kornicker, 1975		11	?Н	С	51
62	<i>Parasterope anommata</i> Kornicker, 1975		14	Н	Б	424–578
63	<i>Parasterope styx</i> Kornicker, 1975		14	Н-Ан	А	4303
64	<i>Parasterope prolixa</i> Kornicker, 1975		14	Н	С	20–40
65	<i>Parasterope micrommata</i> Kornicker, 1975		14	Н	С	86–124
66	<i>Synasterope dimorpha</i> (Hartmann, 1965)		11, 14	Н	С-Б	70–210, 2470–2657
67	<i>Synasterope empoulseni</i> Kornicker, 1975		14	юСбтр-Н	С	10–15

Таблица 2. Продолжение

№	Таксон	Район (сектор)			***Биогеографическая характеристика	***Батиметрическая характеристика	Глубина, м
		атлантический	индоокеанский	*тихоокеанский			
68	<i>Synasterope armaldi</i> Kornicker, 1975	14	14		Н	С	50
69	<i>Synasterope mystax</i> Kornicker, 1975			14	Н-Ан	Б-А	4006
70	<i>Synasterope brachythrix</i> Kornicker, 1975			14	Н	Б	214–460
71	<i>Skogsbergiella spinifera</i> (Skogsberg, 1920)	14			Н-Ан	С-Б	70–119
72	<i>Skogsbergiella macrothrix</i> Kornicker, 1975	14		14	Н	С-Б	70–1201
73	<i>Skogsbergiella plocus</i> Kornicker, 1975			14	Н	С	112
74	<i>Skogsbergiella pax</i> Kornicker, 1975	14			?Н	Б	1475
75	<i>Homasterope mira</i> Kornicker, 1975			14	Н	С	112
76	<i>Bathyleberis grossmani</i> Kornicker, 1975			14	Н-Ан	А	4303
77	<i>Bathyleberis monothrix</i> Kornicker, 1975	14			Н	С	71–82
78	<i>Bathyleberis okulata</i> Kornicker, 1975			14	?Н	С	117
79	<i>Asteropella rotundicostata</i> (Hartmann, 1965)			11	Н	С	12
80	<i>Asteropella</i> species A (по: Kornicker, 1975)	14			Н	С	44–57
81	<i>Cycloleberis zealandica</i> (Baird, 1850)			1	?Н	С	14
82	<i>Cycloleberis ovulum</i> (Brady, 1898)			4	Н		
83	<i>Microasteropteron chathamensis</i> Karanovic, Lötž, 2012			21	Н	Б	1023–1103
Семейство Sarsiellidae							
84	<i>Eusarsiella bex</i> Kornicker, 1994			16	Н	Б	720
85	<i>Eusarsiella iaxh</i> Kornicker, 1994			16	Н	Б	400
86	<i>Spinacopia bisetula</i> Kornicker, 1969			12		Б	
87	<i>Spinacopia variabilis</i> Kornicker, 1969	12			Н	С-Б	185, 1475
88	<i>Cimbicopia zealandica</i> (Poulsen, 1965)			10	Н	С	10–15
89	<i>Cimbicopia hansenii</i> (Brady, 1898)			4	Н	С	1.8–12
90	<i>Cimbicopia hispida</i> (Brady, 1898)			4	Н	С	1.8–12
91	<i>Cimbicopia brevicosta</i> Kornicker, 1975			14	Н	С	1.8–11
Семейство Rutidermatidae							
92	<i>Rutiderma herdhartmanni</i> Kornicker, 1975			14	Н	С	12
93	<i>Rutiderma ovata</i> Kornicker, 1975			14	?Н	С	176–192
94	<i>Rutiderma</i> species A (по: Kornicker, 1975)			14	Н	С	12
95	<i>Rutiderma</i> species B (по: Kornicker, 1975)			14	Н	С	1–97
96	<i>Sceleraner chasacoi</i> (Hartmann, 1965)			11	Н	С	21.3–240
97	<i>Adelta theta</i> Kornicker, 1975	14			Н	С	15

Примечание. *Номер соответствует порядковому номеру публикации в табл. 1; **Н – нотальный, Н-Ан – нотально-антарктический, юСбтр-Н – южносубтропическо-нотальный, Ан – антарктический; ***С – сублиторальный, Б – батинальный, А – абиссальный, С-Б – сублиторально-батинальный, Б-А – батинально-абиссальный.

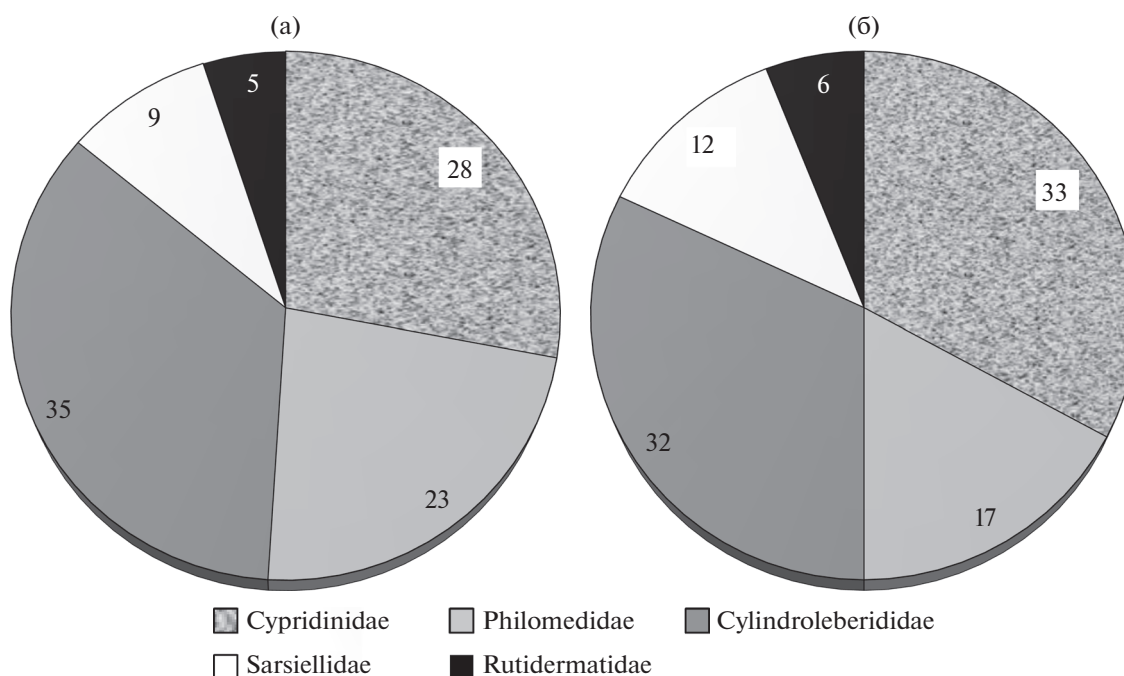


Рис. 2. Относительное содержание видов (а) и родов (б) в составе субантарктической фауны донных остракод отряда Myodocorida.

berg, 1920 и *Bathyleberis* Kornicker, 1975. По количеству видов доминирует семейство Cyldroleberididae (35%), затем следуют семейства Cypridinidae (28%), Philomedidae (23%), Sarsiellidae (9%) и Rutidermatidae (5%) (рис. 2а). Примерно такое же соотношение отмечено и для антарктической фауны, однако в полярных водах доля видов в семействах Cypridinidae и Philomedidae равная, а остракоды семейства Rutidermatidae отсутствуют (Чавтур, 2016). В Субантарктике по количеству родов, как и в Антарктике, лидируют семейства Cyldroleberididae (32%) и Cypridinidae (33%), а количество родов в остальных семействах не отличается от такового в Антарктике (рис. 2б).

При увеличении глубины (рис. 3) в субантарктической зоне изменяются количество видов, состав и структура фауны Myodocorida. Максимум видового богатства миодокопид отмечен в верхнем отделе шельфа (0–50 м), которое формируется видами *Bathylvargula walfordi*, *Cypridinodes reticulata*, *Philomedes eugeniae*, *P. minis*, *P. loftousae*, *P. cubitum*, *P. agilis*, *Scleroconcha arcuata*, *S. flexilis*, *S. sculpta*, *S. wolffi*, *Euphilomedes tasmanicus*, *Diasteroe grisea*, *Dolasterope johanseni*, *Parasterope longiseta*, *P. quadrata*, *P. pseudoquadrata*, *P. prolix*, *Synasterope empoulsenii*, *Asteropella rotundicostata*, *A. species A* (по: Kornicker, 1975), *Cycloleberis zealandica*, *Cymbicopia zealandica*, *C. hanseni*, *C. hispida*, *C. brevicosta*, *Rutiderma herdhartmanni*, *R. species A* (по: Kornic-

ker, 1975), *R. species B* (по: Kornicker, 1975), *Scleraner chacaoi* и *Adelta theta*.

С глубиной разнообразие миодокопид уменьшается, но в верхней части материкового свала (200–500 м) оно вновь незначительно возрастает за счет появления здесь глубоководных видов: *Cypridinodes concentric*, *Doloria (Dolorietta) levensoni*, *D. (D.) septenaria*, *Metavargula mazeri*, *Rheina relax*, *Vargula antarctica*, *V. hamata*, *V. subarcuata*, *V. danae*, *V. dentata*, *V. rapax*, *Anarthron reticulata*, *A. chilensis*, *Archasterope bulla*, *A. pentathrix*, *A. efficas*, *A. apex*, *Parasterope anommata*, *Synasterope dimorpha*, *S. brachythrix*, *Eusarsiella iaux* и *Spinacopia variabilis*. А глубже 1000 м и до абиссальных глубин наблюдается резкая убыль миодокопид. Ниже глубины 5500 м остракоды отряда Myodocorida не обнаружены. Такое распределение миодокопид заметно отличается от их распределения в антарктических водах, где с увеличением глубины число видов, напротив, возрастает, достигая максимума в верхней батии на глубинах 200–500 м (Чавтур, 2016).

Характер вертикального распределения остракод отдельных семейств различается (рис. 4). Так, количество видов семейств Philomedidae и Cyldroleberididae с увеличением глубины монотонно убывает от верхней сублиторали до абиссали (до 4500 м). Иначе распределены остракоды семейства Cypridinidae: в пределах шельфа отмечено

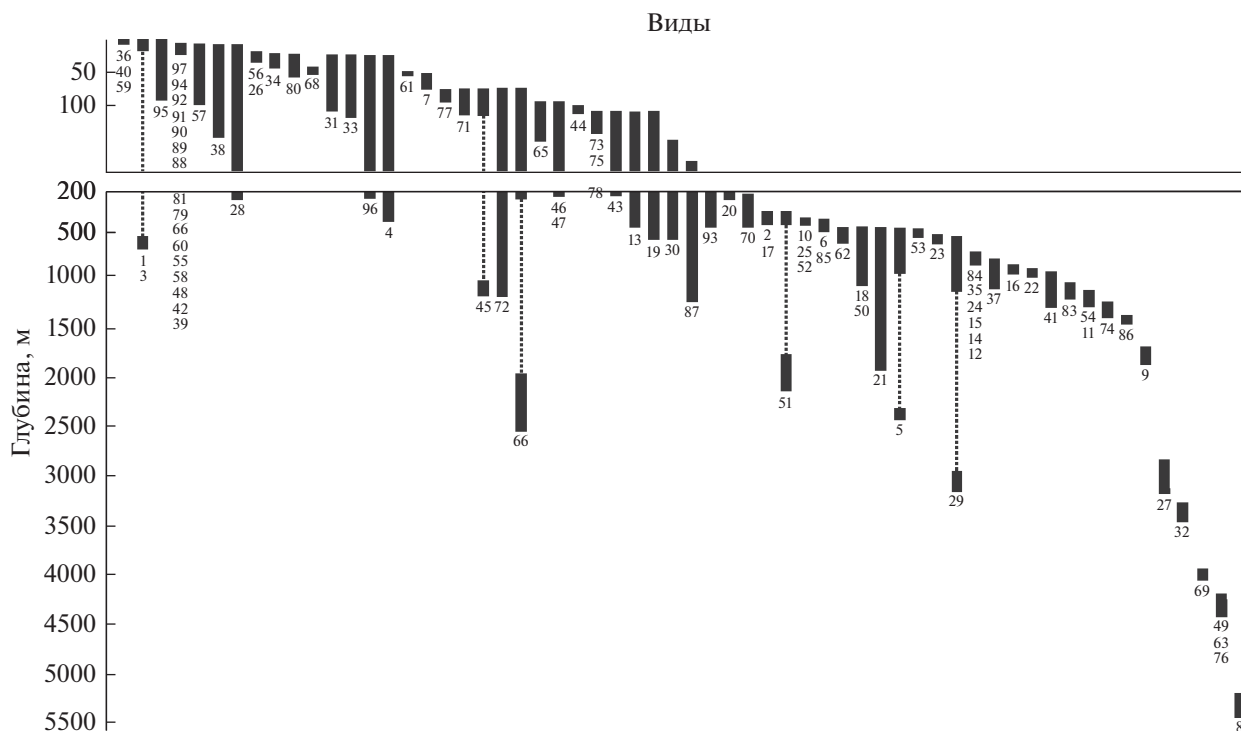


Рис. 3. Вертикальное распределение донных остракод отряда Myodocorida в водах Субантарктики (цифры под колонками соответствуют порядковым номерам видов в табл. 2).

всего 6 видов, тогда как в верхней части материкового свала на глубинах 200–500 и 500–1000 м их количество наибольшее – соответственно 14 и 13 видов (рис. 3). Глубже разнообразие остракод этого семейства резко уменьшается, и ниже 3500 м (на глубине 5340 м) обнаружен лишь один вид *Hadacypridina bruuni* Poulsen, 1962. Семейства Sarsiellidae и Rutidermatidae в фауне Субантарктики представлены небольшим количеством видов, распространение которых ограничено шельфовой зоной и верхней частью материкового свала до глубины 1500–2000 м. В антарктических водах распределение миодоконид характеризуется тем, что видовое богатство семейств Philomedidae и Cyllindroleberididae с увеличением глубины до 200–500 м возрастает, а глубже заметно снижается (Чавтур, 2016).

С увеличением глубины изменяется и батиметрическая структура фауны Myodocorida (табл. 3). В прибрежной зоне (до глубины 50 м) зарегистрирован максимум сублиторальных видов, количество которых с глубиной уменьшается, и за нижнюю границу шельфа они почти не проникают. Сублиторально-батиальных видов с увеличением глубины, напротив, становится больше, особенно у нижней границы шельфа и в верхней батиали на глубинах 200–500 м, ниже их число убывает. Максимум батиальных видов приходится на глу-

бины 500–1000 м. Батиально-абиссальная и абиссальная группы содержат небольшое число остракод. Примерно такие же изменения отмечены в структуре антарктической фауны Myodocorida (Чавтур, 2016).

С глубиной изменяется и число родов (рис. 5). В данном случае также наблюдается два количественных максимума – в верхней сублиторали (0–50 м) и в верхней батиали (200–500 и 500–1000 м), тогда как в антарктических водах максимум числа родов один и он приходится на глубины 200–500 м (Чавтур, 2016). В Субантарктике в шельфовой зоне зарегистрировано больше родов (24), чем в батиали (22) и абиссали (6), а в Антарктике их больше в батиали (16), но меньше на шельфе (11) и в абиссали (11), что обусловлено чрезвычайно суровыми температурными условиями в верхних слоях полярных вод (Чавтур, 2016). Наиболее обычными на шельфе являются представители родов *Philomedes*, *Scleroconcha*, *Parasterope* и *Synasterope*, в батиали – *Vargula*, *Doloria*, *Metavargula*, *Philomedes*, *Scleroconcha* и *Archasterope*, а в зоне абиссальных глубин зарегистрированы лишь единичные особи родов *Philomedes*, *Syphonostra*, *Bathyleberis*, *Isocypridina*, *Igene* и *Hadacypridina*, из них три последних рода отмечены только в пределах этой зоны (рис. 5). В субантарктических водах наиболее эврибатными среди миодоконид явля-

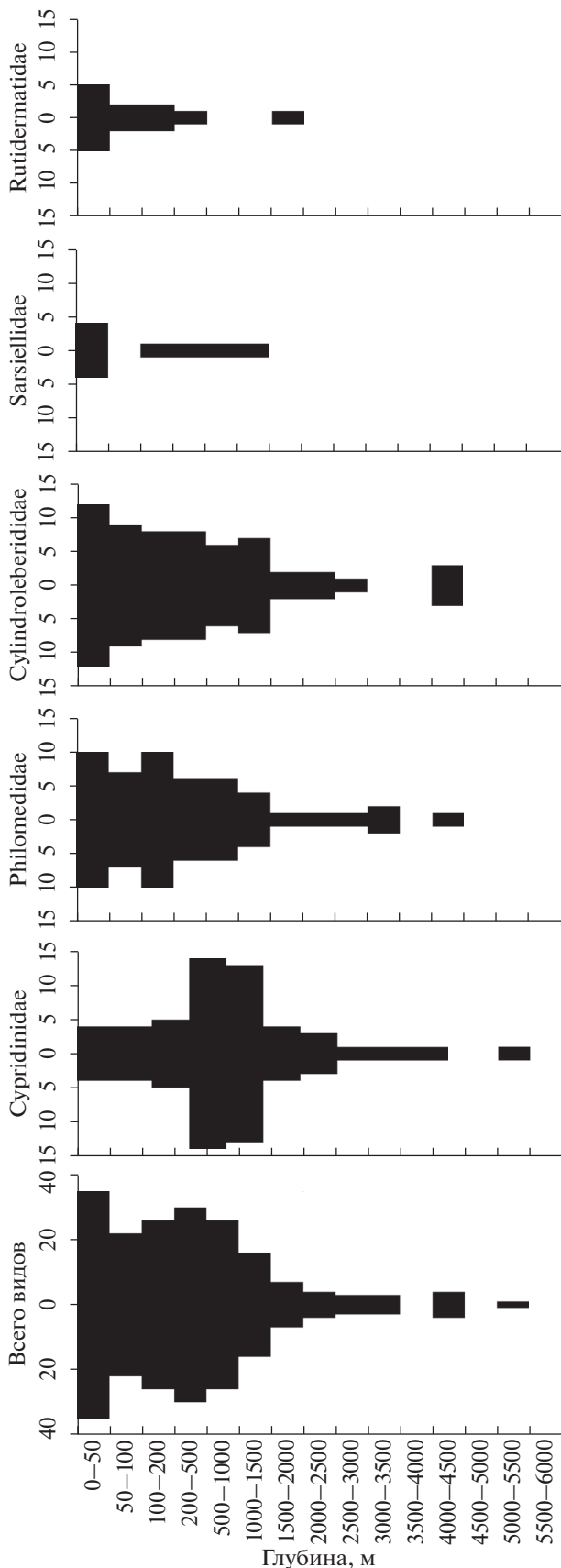


Рис. 4. Вертикальное распределение миодокопид отдельных семейств и в целом их фауны в водах Субантарктики.

ются роды *Philomedes*, *Syphonostra* и *Bathyleberis*, вертикальный диапазон обитания которых простирается от побережья до абиссальных глубин (рис. 5).

СРАВНЕНИЕ СУБАНТАРКТИЧЕСКОЙ И БОРЕАЛЬНОЙ ФАУНЫ ОСТРАКОД

При сравнении фаун *Myodocorida* в умеренно-холодных водах в Южном и Северном полушариях предварительно отметим, что широтный диапазон, площади шельфа и материкового свала бореальной зоны значительно больше, тогда как почти вся акватория нотальной зоны расположена над абиссальными глубинами. Кроме этого, континенты в Северном полушарии создают полную изоляцию соответствующих вод в Атлантике и Тихом океане, чего не наблюдается в Южном полушарии. Это безусловно определяет степень разнообразия и специфичности их фаун.

Субантарктическая и бореальная фауны миодокопид изолированы на видовом уровне (Чавтур, 1992). Они не содержат даже викариантных видов. Число видов и родов в субантарктической фауне немного больше, чем в бореальной: соответственно 97 и 90 видов, 34 и 28 родов, из них 17 родов общие (Чавтур, 1992). По количеству эндемичных видов данные фауны сопоставимы: в субантарктических водах их доля составляет 74%, а в бореальных – 75%. При этом в бореальной части Тихого океана эндемизм достигает 87%, а в Атлантике составляет всего 59% (Чавтур, 1992). Если в сравниваемых фаунах степень эндемизма высокая, то его ранг чрезвычайно низкий: в бореальных водах он не превышает видового, а в субантарктических водах известен лишь один эндемичный монотипический род *Dolasterope*, найденный вблизи субтропической зоны (Новая Зеландия, 44°34' ю.ш. – 167°18' в.д., глубина 136 м).

Наблюдаются различия в таксономической структуре сравниваемых фаун. По числу видов в субантарктической фауне лидируют остракоды семейств *Cylindroleberididae* и *Cypridinidae*, а в бореальной – семейств *Philomedidae* и *Cylindroleberididae*. Кроме этого, в составе бореальной фауны отсутствуют миодокопиды семейства *Rutidermatidae*. Характер вертикального распределения обеих фаун в основном сходный: с увеличением глубины число видов *Myodocorida* уменьшается и глубже 5500 м они не проникают (*Igene curtus* Chavtur, 1983–5240 м, район Курило-Камчатской впадины; *Hadacypridina bruuni* Poulsen, 1962–5340 м, Субантарктика). Наличие в верхней части шельфа субантарктической зоны большой доли сублитторальных видов свидетельствует о принадлеж-

Таблица 3. Изменение с глубиной числа видов остракод отряда *Myodocorida* в водах Субантарктики

Глубина, м	Виды					всего
	сублиторальные	сублиторально-батиальные	батиальные	батиально-абиссальные	абиссальные	
0–50	31	4	–	–	–	35
50–100	12	10	–	–	–	22
100–200	11	14	1	–	–	26
200–500	1	14	14	2	–	31
500–1000	–	8	17	2	–	27
1000–1500	–	4	10	2	–	16
1500–2000	–	1	3	3	–	7
2000–2500	–	1	1	2	–	4
2500–3000	–	1	–	2	–	3
3000–3500	–	–	–	2	1	3
3500–4000	–	–	–	0	0	0
4000–4500	–	–	–	1	3	4
4500–5000	–	–	–	0	0	0
5000–5500	–	–	–	0	1	1

ности этого района (южной оконечности Южной Америки, о-ва Тасмания и Южного острова Новой Зеландии) к низкосубантарктической подзоне субантарктической зоны. Это же отмечено и для низкобореальной подзоны бореальной зоны, где по числу видов лидируют сублиторальные остракоды, в отличие от высокобореальной подзоны, где они встречаются лишь в нижних отделах шельфа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, фауна миодоконид Субантарктики представлена 97 видами, что составляет 10% от их мировой фауны. Она характеризуется высокой степенью, но низким уровнем эндемизма. Ее основу составляют виды широко распространенных родов. По числу видов и родов лидируют остракоды семейств *Cylindroleberididae* и *Cypridinidae*. Максимумы видового богатства и количества родов зарегистрированы в прибрежной зоне (0–50 м). С увеличением глубины их показатели снижаются, однако в верхней части материкового свала (200–500 м) образуется второй, но меньший максимум. Ниже глубины 1000 м число видов и родов резко снижается, и глубже 5500 м миодокониды не проникают. С изменением глубины наблюдается перестройка таксономической структуры фауны миодоконид на уровне родов и се-

мейств, а батиметрической структуры на уровне видов.

При сравнении с антарктической фауной *Myodocorida* сходство наблюдается в относительно небольшом разнообразии видов, в высокой степени и низком ранге эндемизма, а также в соотношении количества видов и родов в семействах. Различия связаны со значительной изоляцией фаун миодоконид в Субантарктике и Антарктике, имеющих лишь 10 и 50% общих видов и родов соответственно. С увеличением глубины видовое богатство и количество родов в субантарктических водах уменьшаются, а в антарктических водах увеличиваются, достигая максимума в верхней части батиали. Различия в вертикальном распределении остракод проявляются также на примере отдельных семейств. Так, в Субантарктике число видов в семействах *Cylindroleberididae* и *Philomedidae* с увеличением глубины уменьшается, а в семействе *Cypridinidae* — увеличивается, достигая максимума в верхней батиали, тогда как в Антарктике видовое богатство всех семейств с глубиной увеличивается, достигая максимальных значений у нижней границы шельфа и в верхней части материкового свала.

При сравнении нотальной и бореальной фаун *Myodocorida* следует учитывать их широтную разобщенность, а также существенные различия в размерах площадей шельфа и верхней батиали в пределах умеренно-холодных вод Южного и Се-

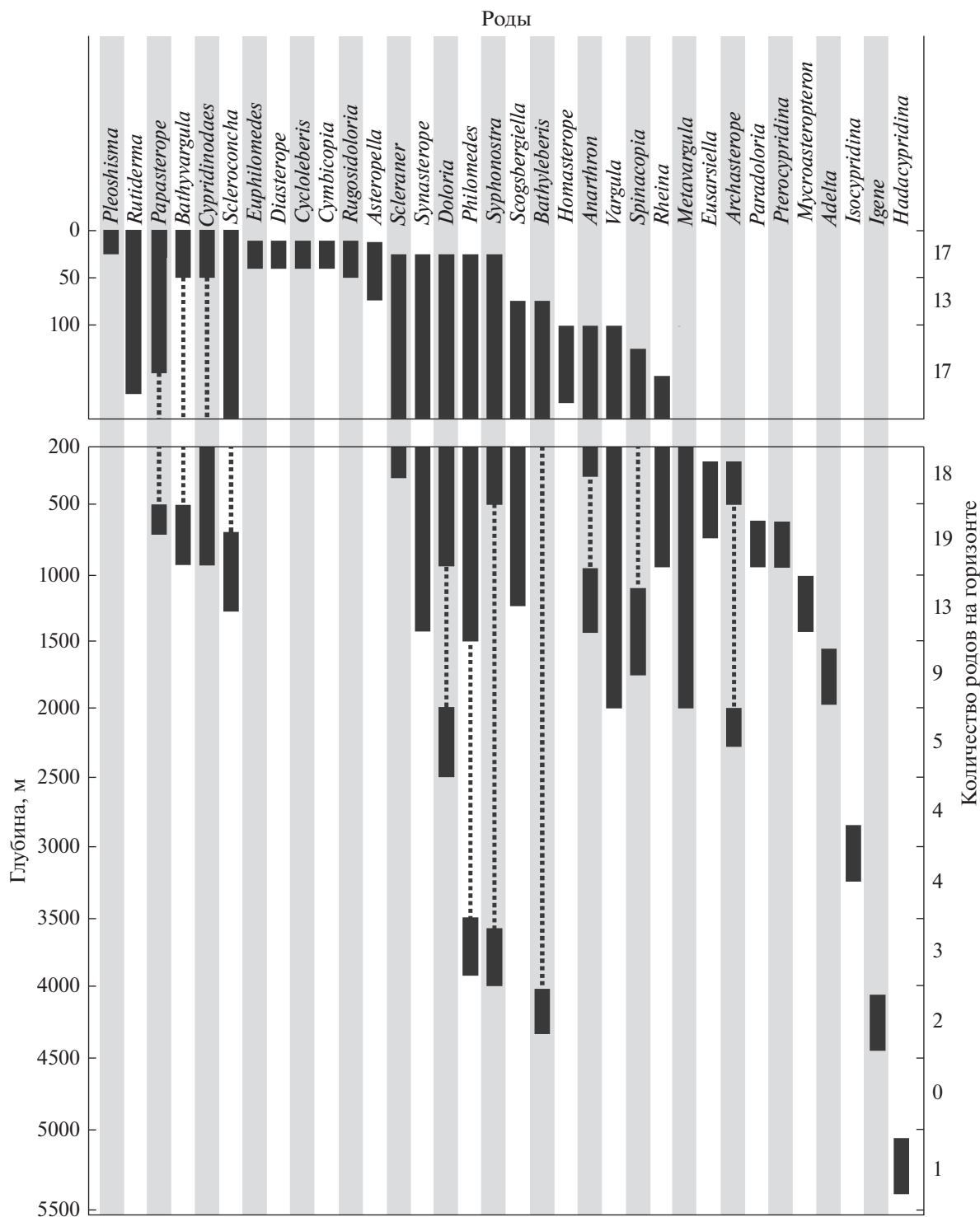


Рис. 5. Вертикальное распределение отдельных родов отряда Myodocorida в водах Субантарктики.

верного полушарий, что влияет на степень разнообразия и специфичности их фаун. Эти фауны абсолютно изолированы на видовом уровне и значительно на родовом. По числу видов и родов субантарктическая фауна немного превышает бо-

реальную и сопоставима с ней по числу эндемичных видов. Обе фауны характеризуются высокой степенью, но низким рангом эндемизма. По видовому богатству в сравниваемых фаунах преимущество имеют разные семейства. Характер верти-

кального распределения в основном сходный: с увеличением глубины число видов *Myodocopida* уменьшается, и ниже 5500 м они не проникают.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность рецензентам за критическое прочтение настоящей работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляев Г.М., Виноградова Н.Г., Левенштейн Р.Я. и др. Закономерности распределения глубоководной донной фауны в свете развития идеи о биологической структуре океана // *Океанология*. 1973. Т. 13, вып. 1. С. 149–157.
- Ланно С.С., Лебедев В.Л. Географическая зональность в водах Мирового океана // *Горизонты географии*. К 100-летию К.К. Маркова. М.: Географический факультет МГУ. 2005. С. 229–237.
- Северный Ледовитый и Южный океаны. Л.: Наука. 1985. С. 271–458. (Серия “География Мирового океана”).
- Физическая география Мирового океана. Л.: Наука. 1980. С. 313–316. (Серия “География Мирового океана”).
- Чавтур В.Г. Состав, структура и распределение донной и пелагической фауны остракод надотряда *Myodocopa* умеренных и холодных вод Северного полушария. Владивосток: ИБМ ДВО РАН. 1992. 155 с.
- Чавтур В.Г. Состав, структура и распределение фауны донных остракод (*Ostracoda Myodocopida*) в водах Антарктики // *Биол. моря*. 2016. Т. 42. № 6. С. 407–418.
- Baird W. Description of several new species of Entomostraca // *Proc. Zool. Soc. London*. 1850. V. 18. P. 254–257.
- Brady G.S. Report on the Ostracoda dredged by H.M.S. Challenger during the Years 1873–1876 // Report on the scientific results of the Voyage of the H.M.S. Challenger during the years 1873–76. Zoology. V. 1. 1880. London. P. 1–84.
- Brady G.S. On new or imperfectly-known species of Ostracoda, chiefly from New Zealand // *Trans. Zool. Soc. London*. 1898. V. 14. № 8. P. 429–452.
- Brady G.S. On new or imperfectly-known Ostracoda, chiefly from a Collection in the Zoological Museum, Copenhagen // *Trans. Zool. Soc. London*. 1902. V. 16. № 4. P. 179–210.
- Hartmann-Schröder G., Hartmann G. Ostracoden des Sublitorals, in Zur Kenntnis des sublitorals der chilenischen küste unter besonderer Berücksichtigung der Polychaeten und Ostracoden // *Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst.* 1965. V. 62. P. 307–380.
- Karanovic I. A new Euphilomedes Kornicker, 1967 (*Myodocopida: Philomedidae*) from Tasmania with a key to the species of the genus // *Mar. Biodiversity*. 2010. V. 40. № 3. P. 219–236.
- Karanovic I., Lörz A.-N. A new subfamily and species of Ostracoda (*Cylindroleberididae, Myodocopa*) from the Chatham Rise (New Zealand) // *N. Z. J. Zool.* 2012. V. 39. № 4. P. 265–290.
- Kornicker L.S. Morphology, ontogeny, and intraspecific variation of *Spinacopia*, a new genus of myodocopid ostracod (*Sarsiellidae*) // *Smithson. Contrib. Zool.* 1969. № 8. P. 1–50.
- Kornicker L.S. Antarctic Ostracoda (*Myodocopina*). Pt. 1, 2 // *Smithson. Contrib. Zool.* 1975. № 163. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.163>
- Kornicker L.S. The marine fauna of New Zealand benthic Ostracoda (Suborder *Myodocopina*) // *N. Z. Oceanogr. Inst. Memoir*. 1979. V. 82. P. 5–58.
- Kornicker L.S. Ostracoda (*Myodocopina*) of the SE Australian Continental Slope, Part 1 // *Smithson. Contrib. Zool.* 1994. V. 553. P. 1–200.
- Kornicker L.S. Ostracoda (*Myodocopina*) of the SE Australian Continental Slope, Part 2 // *Smithson. Contrib. Zool.* 1995. V. 562. P. 1–97.
- Kornicker L.S., McKenzie K.G. Redescription of *Euryptylus petrosus* Brady, 1869 and a key to the genera of *Sarsiellidae* (*Myodocopina: Ostracoda*) // *Proc. Biol. Soc. Washington*. 1976. V. 89. № 27. P. 347–352.
- Kornicker L.S., Poore C.B. Ostracoda (*Myodocopina*) of the SE Australian Continental Slope, Part 3 // *Smithson. Contrib. Zool.* 1996. V. 573. P. 1–186. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.573>
- Moguilevsky A., Ramires F.C. *Cycloleberis poulsenii* especie nueva (*Ostracoda, Asteropidae*) crustaceo bentonico del area de Mar del Plata, Argentina // *Physis*. 1970. V. 29. № 79. P. 461–471.
- Müller G.W. Ostracoda from the Siboga Expedition // *Siboga-Expedition: Uitkomsten op Zoologisch, Botanisch, Oceanographisch en Geologisch gebied verzameld in Nederlandsch Oost-Indië 1899–1900*. 1906. V. 30. P. 1–40.
- Poulsen E.M. Ostracoda–*Myodocopa*. Pt. I: Cypridini-formes – Cypridinidae, Dana Report Carlsberg Foundation. 1962. V. 57. 414 pp.
- Poulsen E.M. Ostracoda–*Myodocopa*. Pt. II: Cypridini-formes – Rutidermatidae, *Sarsiellidae* and *Asteropinae*. Dana-Report. Copenhagen: Andr. Fred. Host & Son. 1965. V. 65. 484 p.
- Thomson G.M. On the New Zealand Entomostraca // *Trans. Proc. N. Z. Inst.* 1879. V. 11. P. 251–263.
- Skogsberg T. Studies on marine ostracods. Pt. 1 (Cypridini-formes, halocyprids and polycopids) // *Zool. Bidr. Uppsala Suppl.* 1920. V. 1. № 1. 784 p.
- Stebbing T.R.R. Giant Ostracoda: old and new // *Knowledge*. 1901. V. 24. № 187. P. 100.
- Vierros M., Cresswell I., Escobar B. et al. Global open oceans and deep seabed (GOODS): biogeographic classification, Paris: UNESCO-IOC 77; IOC Tech. Ser. 2009. № 84. P. 26.

Composition, Structure and Distribution of Benthic Ostracod Fauna (Ostracoda: Myodocopida) in Subantarctic Waters

V. G. Chavtur^a and A. G. Bashmanov^a

^a*A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia*

The paper presents an analysis of the literature data on the Subantarctic fauna of the benthic Myodocopida, including 97 species. The studied fauna is characterized by a high degree but a low level of endemism. The fauna is based on the species of common genera. Ostracods of the families Cyndroleberididae and Cypridinidae lead in the number of species and genera. With depth increase, species richness and the number of their genera decrease; taxonomic and bathymetric characteristics markedly change. Similarities between the Antarctic and Subantarctic faunas of Myodocopida are evident in a low diversity of species, in a high degree and a low rank of endemism, and in the proportion of the number of species and genera in families. Differences between the faunas are defined by significant isolation, by the pattern of vertical distribution, and by the taxonomic structure of myodocopids. The Subantarctic fauna of Myodocopida is completely isolated from the boreal fauna, exceeds it in the number of species and genera but is comparable to the boreal fauna by the number of endemic species. Both faunas are characterized by a high degree but a low level of endemism. Species richness of these faunas depends on different families. With depth increase, the number of myodocopid species decreases in both faunas, myodocopids do not penetrate deeper than 5500 m.

Keywords: Myodocopida, Cypridinidae, Philomedidae, Cyndroleberididae, Sarsiellidae, Rutidermatidae, Subantarctic, structure of fauna, latitudinal distribution, vertical distribution

УДК 595.34:591.13:582.26/.27

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ СОЛОНАТОВОДНЫХ КОПЕПОД ПРИ КОРМЛЕНИИ МИКРОВОДОРОСЛЯМИ РАЗНЫХ ВИДОВ

© 2021 г. Л. О. Аганесова*

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь 299011, Россия

*e-mail: la7risa@gmail.com

Поступила в редакцию 30.07.2019 г.

После доработки 28.01.2020 г.

Принята к публикации 27.04.2020 г.

В экспериментальных условиях определены продолжительность развития, выживаемость и репродуктивные характеристики копепод *Calanipeda aquaedulcis* (Krichagin, 1873) и *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) в зависимости от диеты из монокультур микроводорослей трех разных систематических групп. Наилучшие показатели выживаемости отмечены у копеподы *C. aquaedulcis*, питавшейся микроводорослью *Prorocentrum cordatum* (Ostenfeld) J.D. Dodge, 1975. У *A. salinus* выживаемость была максимальной при кормлении микроводорослью *Isochrysis galbana* Parke, 1949. Длительность онтогенеза *C. aquaedulcis* при любой из трех диет составила 14 сут. У *A. salinus* наименьшая продолжительность развития (18 сут) выявлена при кормлении *Rhodomonas salina* (Wislouch) Hill & Wetherbee, 1989. У самок *C. aquaedulcis*, питавшихся *P. cordatum* и *I. galbana*, отмечен 100% выклев науплиев, однако при питании *Rh. salina* выклев снижался до 86%. Установлено, что у самок *C. aquaedulcis* среднесуточная плодовитость за жизненный цикл в 2 раза выше, чем у *A. salinus*. Для самок *A. salinus*, получавших разное питание, установлены достоверные различия средней длины просомы и диаметра выметанных яиц; у *C. aquaedulcis* эти показатели не зависели от вида пищи.

Ключевые слова: копеподы, *Arctodiaptomus salinus*, *Calanipeda aquaedulcis*, культивирование, выживаемость, развитие, *Prorocentrum cordatum*, *Rhodomonas salina*, *Isochrysis galbana*

DOI: 10.31857/S0134347521020029

Копеподы — основные кормовые организмы для личинок и планктоноядных взрослых рыб в естественных условиях (Poulet, Williams, 1991), а также перспективные объекты культивирования в качестве живого корма для личинок ценных морских рыб, выращиваемых в хозяйствах марикультуры (Støttrup et al., 1986; Семик, 1988; Marcus, 2005; Новоселова, Туркулова, 2008).

Распространенная в Европе, Азии и Северной Африке копепода *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) — галобионт, обитающий в солоноватоводных и соленых континентальных водоемах, населяющий в основном стоячие воды как малых горных бассейнов, так и больших соленых озер (Tolomeyev, 2002). Единственный вид рода *Calanipeda aquaedulcis* (Krichagin, 1873) относится к солоноватоводному комплексу, имеет морское происхождение и является промежуточной формой адаптации к пресным водам (Grindley, 1984). В минерализованных водах, например, Средиземноморского бассейна, он конкурирует с *A. salinus* (см.: Samchyshyna, 2008).

Широкий диапазон соленостной толерантности каляноидных копепод *A. salinus* и *C. aquaedulcis* (Губарева, Светличный, 2011) позволяет использовать их в качестве ценных живых кормов для личинок рыб, обитающих при разных оптимумах солености — от эстуарных до океанических. Еще

одно преимущество этих видов копепод состоит в том, что в отличие от морских Calanoida у них отсутствует каннибализм: взрослые особи не выедают собственные яйца и ранние науплиальные стадии, поэтому науплиальные, копепоидные и взрослые стадии можно выращивать совместно. Для кормления личинок разных видов кефалей и калкана оба вида копепод отлавливали в естественных водоемах (Семик, 1988) или культивировали экстенсивно в неконтролируемых условиях мезокосмов в смешанной с другими видами зоопланктона поликультуре (Khanaichenko et al., 1994; Новоселова, Туркулова, 2008). Однако методики массового интенсивного культивирования копепод в строго контролируемых температурных и трофических условиях еще дорабатываются. Поэтому цель настоящей работы заключалась в определении продукционных и репродуктивных характеристик *A. salinus* и *C. aquaedulcis* при оптимальных температурных условиях в зависимости от питания микроводорослями разных видов для разработки методики искусственного выращивания этих видов копепод.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты проводили на лабораторных культурах копепод *Arctodiaptomus salinus* и *Calanipe-*

da aquaedulcis при оптимальной для выживаемости и развития обоих видов температуре $21 \pm 1.5^\circ\text{C}$ (Аганесова, 2013).

В качестве корма использовали широко распространенные в природе и легко культивируемые в искусственных условиях микроводоросли *Isochrysis galbana* Parke, 1949 (Prymnesiophyceae), *Rhodomonas salina* (Wislouch) Hill & Wetherbee, 1989 (Cryptophyceae) и *Prorocentrum cordatum* (Ostenfeld) J.D. Dodge, 1975 (Dinophyceae). По размерам эти микроводоросли подходят для питания копепод на разных стадиях развития. Источником моновидовых накопительных культур микроводорослей служили линии, полученные из музея-коллекции живых культур морских микроводорослей Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН (Стельмах, Галатова, 2003). Микроводоросли выращивали в накопительном режиме на основе стерилизованной черноморской воды, обогащенной средой Уолна (Coutteau, 1996), при температуре $24 \pm 1.5^\circ\text{C}$ и круглосуточном освещении 5 тыс. лк люминесцентными лампами LD-40. Для кормления копепод использовали микроводоросли из культур, находившихся в стадии экспоненциального роста, которые считаются наиболее качественным кормом и могут избирательно потребляться зоопланктоном (Петипа, Тен, 1971).

При создании культуральной среды для выращивания копепод (суспензия микроводорослей в стерилизованной морской воде) использовали черноморскую воду ($17.8 \pm 0.2\text{‰}$), прошедшую грубую очистку, а затем отстоянную, механически очищенную последовательной фильтрацией через картриджные фильтры (размер пор 10, 5 и 1 мкм) и стерилизованную с помощью ультрафиолета с последующей двукратной пастеризацией. В лабораторных экспериментах использовали цилиндрические стеклянные сосуды объемом 50 мл, которые находились в условиях круглосуточного освещения 2000 лк. Культуральную среду в экспериментальных сосудах меняли каждые 2–3 сут.

Адаптацию копепод к питанию микроводорослями определенного вида проводили в течение 2–3 нед. Концентрация пищи составляла 0.02–0.08 мг сухой массы/мл. Таким образом были получены 6 лабораторных культур копепод *A. salinus* и *C. aquaedulcis*, адаптированных к питанию микроводорослями известного вида, которые использовали в экспериментах.

При изучении репродуктивных характеристик копепод *A. salinus* и *C. aquaedulcis* из лабораторных культур в экспериментальные сосуды отсаживали по одной самке с яйцами (по 25 повторов для каждой культуры). Определяли длину просомы самок и диаметр яиц, подсчитывали количество яиц в кладке (абсолютная плодовитость, яиц/самку) и выклюнувших жизнеспособных науплиев (% выклева).

Для определения плодовитости копепод *A. salinus* и *C. aquaedulcis* за жизненный цикл из лабо-

раторных культур копепод в экспериментальные сосуды отсаживали по две половозрелых самки и одному самцу (по 25 повторов для каждой культуры). Определяли интервал вымета яиц самками, длительность эмбрионального развития яиц, продолжительность репродуктивного периода и среднесуточную продукцию яиц (EP) – среднее количество яиц, откладываемых самкой в сутки за репродуктивный период и за жизненный цикл. Все наблюдения за копеподами проводили прижизненно с периодичностью 1–3 сут под микроскопом МБС-12 при увеличении 2×8 и 4×8 .

С целью определения продолжительности развития и выживаемости копепод *A. salinus* и *C. aquaedulcis* от первой науплиальной (N1) до шестой копеподитной (С6) стадии из лабораторных культур копепод в экспериментальные сосуды отсаживали по 15 науплиусов N1 (плотность 0.3 экз/мл). Эксперименты проводили в шести повторностях для каждого вида культуры.

Стадии развития копепод определяли прижизненно в камере Богорова под бинокляром при увеличении 2×8 и 4×8 . Выживаемость оценивали как процент особей, выживших при прохождении всех стадий от стадии N1 до С6. Продолжительность развития устанавливали как средний временной интервал развития особей от N1 до достижения половозрелости на стадии С6.

Для всех полученных данных рассчитаны средние арифметические величины (M), доверительный интервал (CI, 95%), стандартные отклонения и достоверность ($p < 0.05$) различий выборочных средних с помощью *t*-критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Выживаемость копеподы *Calanipeda aquaedulcis* на протяжении линек от стадии N1 до С6 зависела от вида микроводоросли и при кормлении *Prorocentrum cordatum* составила $92.5 \pm 8.9\%$, *Isochrysis galbana* – $83 \pm 5.9\%$ и *Rhodomonas salina* – $65 \pm 16.3\%$ (рис. 1). Выживаемость копеподы *Arc-todiaptomus salinus* также варьировала в зависимости от вида микроводоросли, которой она питалась. Минимальная ($68.6 \pm 11.5\%$) выживаемость *A. salinus* на протяжении всех линек от стадии N1 до стадии С6 отмечена при питании *P. cordatum*, максимальная ($94.5 \pm 6.1\%$) – при питании *I. galbana*.

Длительность онтогенеза *C. aquaedulcis* при питании микроводорослями *Rh. salina*, *I. galbana* и *P. cordatum* составила 14 ± 0.1 сут (рис. 2), при этом продолжительность науплиального периода развития была наименьшей (6 ± 0.1 сут) у особей, питавшихся *I. galbana* и *Rh. salina*, а копеподитного (7 ± 0.2 сут) – у особей, потреблявших *P. cordatum*. Продолжительность развития от первого науплиуса до взрослой стадии у копеподы *A. salinus* оказалась значительно больше, чем у *C. aquaedulcis*. Наименьшая (18 ± 0.3 сут) продолжительность развития копеподы *A. salinus* выявлена при кормлении микроводорослью *Rh. salina*; продолжитель-

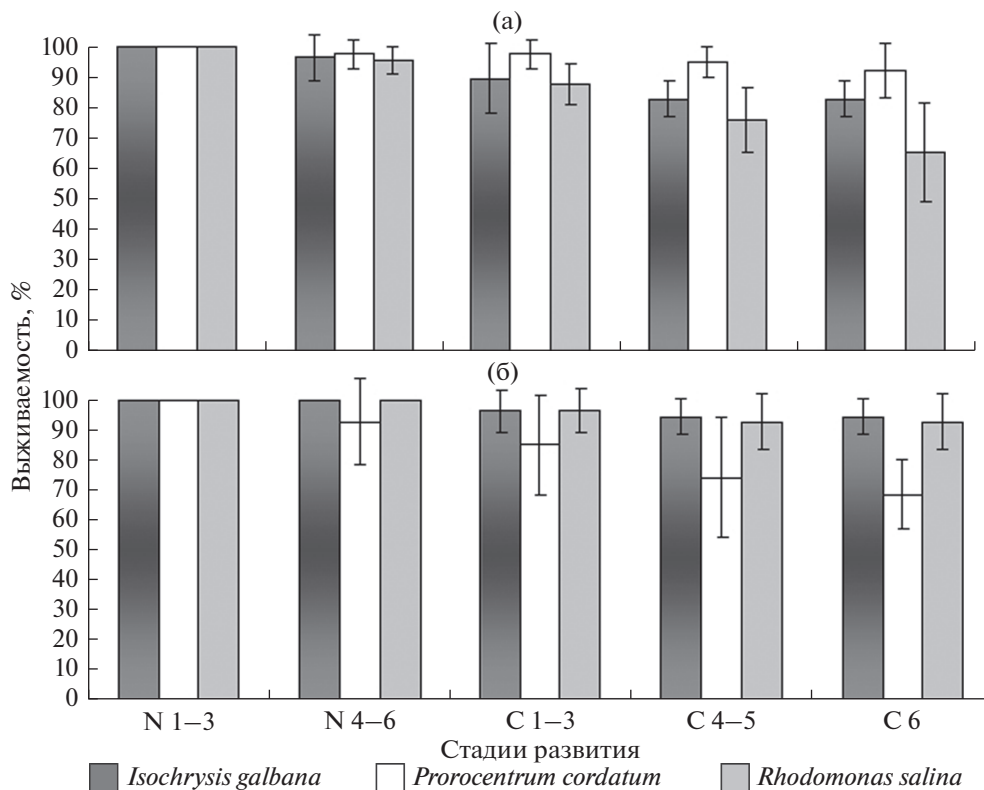


Рис. 1. Выживаемость копепоид *Calanipeda aquaedulcis* (а) и *Arctodiaptomus salinus* (б) в эксперименте в зависимости от питания микроводорослями разных видов (М, С1, 95%; $n = 15$). Различия выживаемости значимы ($p < 0.05$) для стадий С4–5 и С6 (для *C. aquaedulcis* – диеты *Prorocentrum cordatum* и *Rhodomonas salina*) и С6 (для *A. salinus* – диеты *Prorocentrum cordatum* и *Isochrysis galbana*); для остальных стадий $p > 0.05$.

ность науплиального периода в этом случае составила 7 ± 0.1 сут, а копепоидного – 11 ± 0.3 сут.

Соотношение полов у достигших взрослой стадии копепоид обоих видов также варьировало в зависимости от питания (табл. 1), но различия не были достоверными ($p > 0.05$). У копепоиды *C. aquaedulcis* доля самцов была наименьшей ($20.8 \pm 8.3\%$) в культуре, питавшейся *I. galbana*, и возросла до $42.7 \pm 6.3\%$ при использовании в качестве корма *P. cordatum*. У особей *C. aquaedulcis*, питавшихся микроводорослью *Rh. salina*, соотношение полов было практически равным. Для копепоиды *A. salinus* наиболее заметное преобладание самцов ($56.1 \pm 12.7\%$) отмечено при питании *I. galbana*; среди особей, питавшихся *Rh. salina*, доля самцов была наименьшей ($19.7 \pm 20.1\%$).

Морфологические характеристики генераций копепоид, питавшихся монокультурами микроводорослей, могут варьировать. Определены достоверные различия размеров яиц и средней длины просомы у самок копепоиды *A. salinus* в зависимости от питания. У копепоид, получавших в качестве корма *Rh. salina*, длина просомы составляла 0.99 ± 0.02 мм, а у копепоид, питавшихся *I. galbana*, – 1.126 ± 0.013 мм. В зависимости от предложенного корма средний диаметр яиц составлял 92 ± 4 (*P. cordatum*), 103 ± 5 (*Rh. salina*) и 134 ± 5 мкм

(*I. galbana*). Достоверных различий по влиянию вида микроводорослей на абсолютную плодовитость *A. salinus*, как и на процент выклева науплиев, не выявлено (табл. 2).

У копепоиды *C. aquaedulcis* средняя длина просомы самок и диаметр яиц не зависели от вида пищи, а абсолютная плодовитость значительно варьировала: от 9.12 ± 1.35 яиц при кормлении *Rh. salina* до 24.2 ± 1.8 яиц при кормлении *I. galbana*. Процент выклева изменялся от 100 (*P. cordatum*, *I. galbana*) до $86.3 \pm 8\%$ (*Rh. salina*) (табл. 2).

Длительность репродуктивного периода. При питании *I. galbana* самки *C. aquaedulcis* продуцировали яйца со времени достижения половозрелости (возраст 15 сут) до возраста 34 сут, самки *A. salinus* – с возраста 21 сут до 78 сут. Пик репродуктивного периода *C. aquaedulcis* приходился на 22–28-е сут, а *A. salinus* – на 28–46-е сут; после этого репродуктивная активность копепоид постепенно снижалась. Интервал вымета яиц самками *C. aquaedulcis* составлял 3.2 ± 0.6 сут, *A. salinus* – 3.7 ± 0.5 . Эмбриональное развитие яиц *C. aquaedulcis* при температуре 21°C длилось меньше 1 сут, *A. salinus* – около 3 сут.

Среднесуточная продукция яиц (EP) за репродуктивный цикл у *C. aquaedulcis* была наибольшей при питании *I. galbana* (10.97 ± 0.18 яиц) и

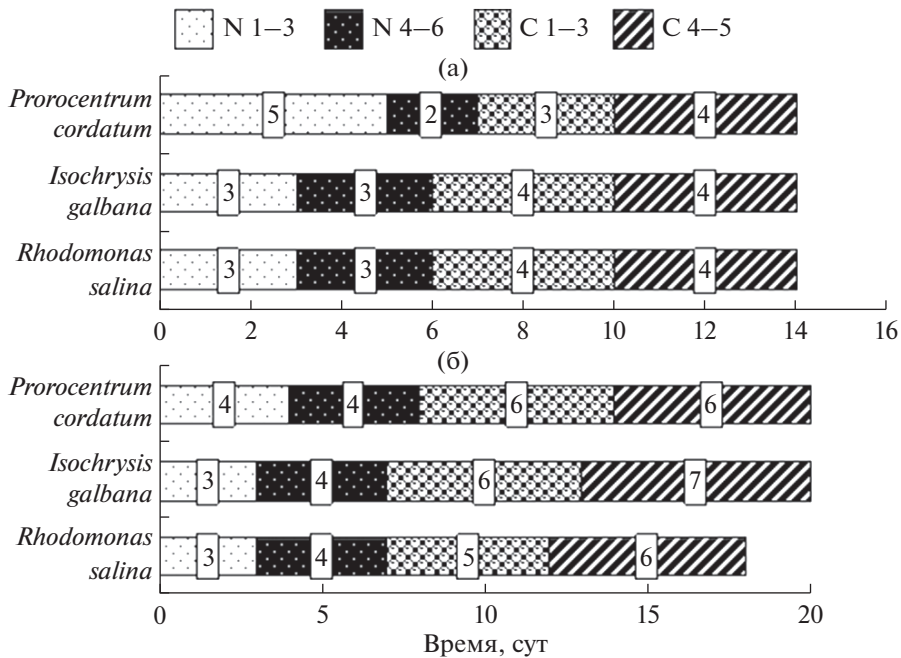


Рис. 2. Длительность развития копепод *Calanipeda aquaedulcis* (а) и *Arctodiaptomus salinus* (б) в эксперименте в зависимости от питания микроводорослями разных видов (М; n = 15); в прямоугольниках указана суммарная длительность стадий N1–3, N4–6, C1–3 и C4–5 (сут).

P. cordatum (10.69 ± 1.19 яиц). У самок *A. salinus* наиболее высокие показатели ЕР также отмечены при питании *I. galbana* (4.4 ± 0.59 яиц) и *P. cordatum* (3.31 ± 0.18 яиц). Таким образом, при индивидуальном культивировании у самки *C. aquaedulcis* ЕР за весь жизненный цикл (4.10 ± 0.64 яйца) был более чем в 2 раза выше, чем у *A. salinus* (1.76 ± 0.10 яйца), хотя период размножения *A. salinus* в 2 раза длиннее за счет более продолжительного жизненного цикла.

ОБСУЖДЕНИЕ

Отмеченное у копепод *Arctodiaptomus salinus* и *Calanipeda aquaedulcis* постепенное увеличение продолжительности стадий постэмбрионального развития от младших науплиальных стадий к старшим копеподитным стадиям закономерно для каляноидных копепод. На протяжении всего периода развития исследованных видов копепод наиболее высокие значения выживаемости полу-

чены при кормлении их микроводорослью *Isochrysis galbana*, имеющей небольшие размеры. При этой диете, как и при питании мелко размерной *Rhodomonas salina*, продолжительность науплиального периода развития была минимальной у обоих видов копепод. Абсолютная выживаемость на ранних науплиальных стадиях и небольшая длительность этих стадий, вероятно, связаны с тем, что до перехода на экзогенное питание запасы желтка служат единственным источником энергии как на стадиях N1 и N2, так и на стадиях N2 и N3 (Jiménez-Melero et al., 2007). Стадии C4 и C5 – самые продолжительные. Показано, что самцы обоих видов копепод развивались быстрее самок; это можно объяснить половой дифференциацией и ростом гонад на 5-й критической стадии развития (Peterson, 2001). Известно, что соотношение полов у достигших половозрелости копепод может изменяться как под влиянием температуры, так и при воздействии трофических условий (Lang, 1948; Voordouw et al., 2005).

Таблица 1. Соотношение полов (%) копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* при питании микроводорослями разных видов (М ± CI, 95%; n = 15)

Диета из микроводорослей	<i>C. aquaedulcis</i>		<i>A. salinus</i>	
	самцы	самки	самцы	самки
<i>Isochrysis galbana</i>	20.8 ± 8.3	79.2 ± 8.3	56.1 ± 12.7	43.9 ± 12.7
<i>Prorocentrum cordatum</i>	42.7 ± 6.3	57.3 ± 6.3	47.7 ± 10.0	52.3 ± 10.0
<i>Rhodomonas salina</i>	53.0 ± 21.1	47.0 ± 21.1	19.7 ± 20.1	80.3 ± 20.1

Таблица 2. Репродуктивные характеристики копепоид *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* при питании микроводорослями разных видов ($M \pm CI$, 95%; $n = 25$)

Репродуктивные характеристики копепоид	Диета из микроводорослей		
	<i>Isochrysis galbana</i>	<i>Prorocentrum cordatum</i>	<i>Rhodomonas salina</i>
<i>Calanipeda aquaedulcis</i>			
Средняя длина просомы самок, мм	0.75 ± 0.01	0.76 ± 0.02	0.74 ± 0.01
Средний диаметр яиц, мкм	88 ± 8	84 ± 8	88 ± 10
Абсолютная плодовитость	24.2 ± 1.8	19.8 ± 3.6	9.12 ± 1.35
Выклев, %	100	100	86.3 ± 8
ЕР за репродуктивный период	10.97 ± 0.18	10.69 ± 1.19	—
ЕР за жизненный цикл	4.1 ± 0.64	—	—
<i>Arctodiaptomus salinus</i>			
Средняя длина просомы самок, мм	1.126 ± 0.013	1.026 ± 0.026	0.99 ± 0.02
Средний диаметр яиц, мкм	134 ± 5	92 ± 4	103 ± 5
Абсолютная плодовитость	10.3 ± 1.3	16.4 ± 2.4	9.67 ± 2.14
Выклев, %	84.9 ± 7.3	62.6 ± 10.1	85.7 ± 19.8
ЕР за репродуктивный период	4.4 ± 0.59	3.31 ± 0.18	—
ЕР за жизненный цикл	1.76 ± 0.1	—	—

Примечание. ЕР — среднесуточная продукция яиц (см.: Материал и методика); “—” — нет данных.

Установленная нами длительность науплиального периода *C. aquaedulcis* сопоставима с данными, полученными ранее (Гарбер, 1951). Однако длительность копепоидного периода *C. aquaedulcis* в предложенных нами оптимальных трофических условиях в 2 раза меньше приведенной в работе Б.И. Гарбера. Вероятно, это связано с субоптимальным питанием, которое не отвечало потребностям развития копепоидных стадий вида. Как и в наших экспериментах, максимальная выживаемость *Bestiolina similis* (Sewell, 1914) на копепоидных стадиях наблюдалась при питании *I. galbana*, минимальная — при питании диатомовыми и зелеными микроводорослями (Camus, Zeng, 2010).

Для *A. salinus* высокие показатели выживаемости получены при всех трех видах диеты: от 94.5% при питании *I. galbana* до 68.6% при употреблении *P. cordatum*; наименьшая средняя продолжительность развития этой копепоиды отмечена при питании микроводорослью *Rh. salina*. Согласно литературным данным, выживаемость *A. salinus* (от N1 до C6) в условиях эксперимента (температура воды около 20°C) при питании фитопланктоном из естественной среды обитания с добавлением микроводорослей из культуры *Chlamydomonas reinhardtii* (P.A. Dangeard, 1888) составила 70%; первые половозрелые особи отмечены только на 24-е сут развития (Jiménez-Melero et al., 2007). В отсутствие пищевого лимитирования, но при кормлении суспензией хлореллы (концентрация 8×10^5 кл/мл) развитие *A. salinus* от яйца до взрослых особей длилось 26 сут при температуре 20°C (Толомеев, 2002). Полученные нами экспериментальные данные показали, что выживаемость этого вида может быть значительно выше (94%), а продолжительность развития меньше (18 сут). Различия выживаемости и длительности разви-

тия копепоид при использовании в качестве корма *Ch. reinhardtii* (см.: Jiménez-Melero et al., 2007) и *Chlorella* sp. (см.: Толомеев, 2002), вероятно, обусловлены неадекватностью этих диет, связанной с дефицитом эссенциальных компонентов, необходимых для нормального развития разных стадий *A. salinus*.

По мнению исследователей (Herzig, 1983; Толомеев, 2002), продолжительность развития копепоид от науплиальной до взрослой стадии в большей степени определяется температурными, чем трофическими, условиями. Наши данные показали, что при одинаковой температуре и обеспеченности кормом длительность развития и выживаемость копепоид могут варьировать в зависимости от вида и класса микроводорослей, следовательно, от хемотаксономических характеристик микроводорослей, которыми питаются копепоиды. Сведения о средней абсолютной плодовитости копепоиды *C. aquaedulcis* (18–20 яиц) (Гиляров, 1987) в целом соответствуют нашим данным. Однако нами выявлена высокая вариабельность абсолютной плодовитости самок *C. aquaedulcis* в зависимости от вида микроводорослей, которыми они питались.

Значения абсолютной плодовитости *A. salinus*, полученные нами (16.4 ± 2.4 яйца), заметно выше литературных данных (от 3.97 ± 2.05 до 7.88 ± 4.88 яиц при низком и высоком уровне обеспеченности пищей соответственно) (Jiménez-Melero et al., 2012), что также может быть связано с хемотаксономическими характеристиками микроводорослей, которыми питались самки *A. salinus*.

Репродуктивные характеристики самок копепоид при питании монокультурой микроводорослей могут служить показателями биохимического

соответствия кормового объекта пищевым потребностям копепод (Lacoste et al., 2001). У каляноидных копепод синтез незаменимых жирных кислот ограничен, поэтому копеподы получают их из микроводорослей. Известно, что жирнокислотный состав у микроводорослей разных классов значительно варьирует (Zhukova, Aizdaicher, 1995). Микроводоросли *I. galbana* и *P. cordatum* характеризуются высоким содержанием полиненасыщенной жирной 22:6n-3-докозагексаеновой кислоты (ДГК) и низким содержанием 20:5n-3-эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК) (Fidalgo et al., 1998; Makri et al., 2011), а для *Rh. salina* отмечено низкое содержание как ЭПК, так и ДГК (Guevara et al., 2011). Содержание и соотношение именно этих двух ненасыщенных жирных кислот в составе микроводорослей, предположительно, является одним из основных факторов, оказывающих влияние на репродукционные характеристики каляноидных копепод (Ханайченко, 1999). Наши данные по среднесуточной плодовитости *A. salinus* сходны с результатами, полученными в условиях оптимального проточного культивирования этого вида при температуре 20°C (в среднем 2.71 яйца) (Tolomeyev, 2002).

Солонатоводные копеподы *C. aquaedulcis* и *A. salinus* вынашивают яйца в яйцевых мешках, в которых эмбрионы (в случае субитанных яиц) остаются до выклева науплиев (N1), в отличие, например, от представителей морских родов *Calanus* и *Acartia*, которые выметывают яйца в воду. Среднесуточная плодовитость у двух исследованных нами видов копепод, соответственно почти в 2 и 5 раз ниже, чем у близких по размерным характеристикам морских копепод, например, у копеподы *Acartia tonsa* (Dana, 1849), которая откладывает в сутки около 20 яиц (Ханайченко, 1999). У исследованных видов солонатоводных копепод благодаря заботе о потомстве низкая плодовитость компенсируется высокой выживаемостью науплиусов, а отсутствие каннибализма увеличивает продолжительность жизненного цикла, в течение которого эти ракообразные могут размножаться.

Результаты наших исследований показали, что при выращивании копеподы *C. aquaedulcis* для улучшения выживаемости особей и быстрого развития в период онтогенеза, а также для достижения максимальной плодовитости самок оптимальными кормовыми объектами служат монокультуры микроводорослей *P. cordatum* и *I. galbana*. Монокультура микроводоросли *Rh. salina* на определенных стадиях развития копеподы *C. aquaedulcis*, по-видимому, не полностью удовлетворяет ее потребности в незаменимых компонентах пищи, необходимых для роста и развития. Следствием этого являются уменьшение процента выклева и низкая выживаемость *C. aquaedulcis* на всех стадиях онтогенеза, а также малая абсолютная плодовитость. Очевидно, микроводоросль *Rh. salina* — это менее подходящий пищевой объект при культивировании данного вида копепод.

Напротив, у копеподы *A. salinus* при питании монокультурой *Rh. salina* отмечены высокий процент выживаемости на всех стадиях развития от N1 до S6 (93%), короткая продолжительность развития (18 сут) и высокий процент выклева (86%). Следовательно, для этого вида копепод *Rh. salina* наряду с микроводорослями *I. galbana* и *P. cordatum* является оптимальным кормовым объектом.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания ФИЦ ИМБЮМ по теме “Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса”; номер гос. регистрации АААА-А18-118021350003-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аганесова Л.О. Длительность развития копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* при разном температурном режиме культивирования // Мор. экол. журн. 2013. Т. 12. № 1. С. 19–25.
- Гарбер Б.И. Наблюдения за развитием и размножением *Calanipeda aquaedulcis* Kritsch (Copepoda: Calanoida) // Тр. Карадаг. биол. ст. 1951. Т. 2. С. 3–55.
- Гиляров А.М. Динамика численности планктонных ракообразных. М.: Наука. 1987. 192 с.
- Губарева Е.С., Светличный Л.С. Солёностная толерантность копепод *Calanipeda aquaedulcis* и *Arctodiaptomus salinus* (Calanoida, Copepoda) // Мор. экол. журн. 2011. Т. 10. № 4. С. 32–39.
- Новоселова Н.В., Туркулова В.Н. К методике массового культивирования живых кормов в условиях низкой температуры для молоди ценных морских видов рыб // Тр. ЮгНИРО. 2008. Т. 46. С. 41–47.
- Петина Т.С., Тен В.С. Исследование культур водорослей для изучения питания животных и выяснения взаимосвязи между процессами элиминации и продуцирования // Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культур). Киев: Наукова думка. 1971. С. 168–177.
- Семик А.М. Веслоногий рачок-диаптомус (*Diaptomus salinus* E. Daday) — возможный объект массового культивирования // Живые корма для объектов марикультуры. М.: Изд-во ВНИРО. 1988. С. 98–102.
- Стельмах Л.В., Галатанова О.А. Коллекция морских планктонных водорослей ФИЦ ИМБЮМ. Севастополь, 2003. 14 с.
- Толомеев А.П. Экспериментальное определение кинетики роста и спектров питания некоторых видов

- зоопланктона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск. 2002. 20 с.
- Ханайченко А.Н. Влияние микроводорослевой диеты на характеристики воспроизводства копепод // Экол. моря. 1999. Т. 49. С. 56–61.
- Camus T., Zeng C. Roles of microalgae on total egg production over female lifespan and egg incubation time, naupliar and copepodite survival, sex ratio and female life expectancy of the copepod *Bestiolina similis* // Aquacult. Res. 2010. V. 41. № 11. P. 1717–1726.
- Coutteau P. Micro-algae // Manual on the production and use of live food for aquaculture. FAO Fisheries Technical Paper. No. 361. Rome: FAO. 1996. P. 7–48.
- Fidalgo J.P., Cid A., Torres E. et al. Effects of nitrogen source and growth phase on proximate biochemical composition, lipid classes and fatty acid profile of the marine microalga *Isochrysis galbana* // Aquaculture. 1998. V. 166. P. 105–116.
- Grindley J.R. The zoogeography of the Pseudodiaptomidae // Crustaceana. 1984. Suppl. 7. P. 217–228.
- Guevara M., Bastardo L., Cortez R. et al. Pastas de *Rhodomonas salina* (Cryptophyta) como alimento para *Brachionus plicatilis* (Rotifera) // Rev. Biol. Trop. 2011. V. 59. № 4. P. 1503–1515.
- Herzig A. The ecological significance of the relationship between temperature and duration of embryonic development in planktonic freshwater copepods // Hydrobiologia. 1983. V. 100. P. 65–91.
- Jiménez-Melero R., Parra G., Guerrero F. Effect of temperature, food and individual variability on the embryonic development time and fecundity of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda: Calanoida) from a shallow saline pond // Hydrobiologia. 2012. V. 686. P. 241–256.
- Jiménez-Melero R., Parra G., Souissi S., Guerrero F. Post-embryonic developmental plasticity of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda: Calanoida) at different temperatures // J. Plankton Res. 2007. V. 29. № 6. P. 553–567.
- Khanaichenko A.N., Bitukova Y.E., Tkachenko N.K. Experiences in rearing endemic Black Sea turbot larvae // P. Lavens, and R.A.M. Remmerswaal (Eds). Turbot Culture: Problems and Prospects. European Aquaculture Society, Special Pub. № 22, Gent, Belgium. 1994. P. 349–358.
- Lacoste A., Poulet S.A., Cueff A. et al. New evidence of the copepod maternal food effects on reproduction // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2001. V. 259. № 1. P. 85–107.
- Lang K. Monographie der Harpacticiden I, II. Lund, Sweden: Hakan Ohlssons Boktryckeri. 1948. 1683 p.
- Makri A., Bellou S., Birkou M. et al. Lipid synthesized by micro-algae grown in laboratory- and industrial-scale bioreactors // Eng. Life Sci. 2011. V. 11. № 1. P. 52–58.
- Marcus N.H. Calanoid copepods, resting eggs, and aquaculture // Copepods in aquaculture. Oxford: Blackwell. 2005. Ch. 1. P. 3–10.
- Peterson W.T. Patterns in stage duration and development among marine and freshwater calanoid and cyclopoid copepods: a review of rules, physiological constraints, and evolutionary significance // Hydrobiologia. 2001. V. 453. P. 91–105.
- Poulet S.A., Williams R. Characteristics and properties of copepods affecting the recruitment of fish larvae // Bull. Plankton Soc. Jpn. 1991. Special vol. P. 271–290.
- Samchys'hyna L.V. Ecological characteristic of Calanoids (Copepoda, Calanoida) of the Inland Waters of Ukraine // Vestn. Zool. 2008. V. 42. N. 2. P. 32–37.
- Stottrup J.G., Richardson K., Kirkegaard E., Pihl N.J. The cultivation of *Acartia tonsa* Dana for use as a live food source for marine fish larvae // Aquaculture. 1986. V. 52. № 2. P. 87–96.
- Tolomeyev A.P. Phytoplankton diet of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda, Calanoida) in Lake Shira (Khakasia) // Aquat. Ecol. 2002. V. 36. № 2. P. 229–234.
- Voordouw M.J., Robinson H.E., Anholt B.R. Paternal inheritance of the primary sex ratio in a copepod // J. Evol. Biol. 2005. V. 18. № 5. P. 1304–1314.
- Zhukova N.V., Aizdaicher N.A. Fatty acid composition of 15 species of marine microalgae // Phytochemistry. 1995. V. 39. № 2. P. 351–356.

Reproduction and Development of Brackish-Water Copepods Fed Microalgae of Different Species

L. O. Aganesova

A.O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, Russian Academy of Sciences, Sevastopol 299011, Russia

The duration of development, survival rate, and reproductive characteristics of *Calanipeda aquaedulcis* (Krichagin, 1873) and *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) depending on the diet consisting of monospecific cultures of microalgae from three different taxonomic groups were studied in experimental conditions. The highest survival rates were recorded for the copepod *C. aquaedulcis* fed the microalga *Prorocentrum cordatum* (Ostenfeld) J.D. Dodge, 1975. *A. salinus* showed the maximum survival rate when fed the microalga *Isochrysis galbana* Parke, 1949. The duration of ontogenesis in *C. aquaedulcis* was 14 days with each of the three diets. The shortest duration of development in *A. salinus* (18 days) was recorded in the case of feeding on *Rhodomonas salina* (Wislouch) Hill & Wetherbee, 1989. The percentage of hatching nauplii in female *C. aquaedulcis* fed *P. cordatum* and *I. galbana* amounted to 100%; however, when females were fed *Rh. salina*, it decreased to 86%. The average daily fecundity per life cycle in female *C. aquaedulcis* was found to be twice as high as that in *A. salinus*. The female *A. salinus* that received different diets showed significant differences in the average prosoma length and the diameter of spawn eggs; in *C. aquaedulcis*, these parameters did not depend on the species of food.

Keywords: copepods, *Arctodiaptomus salinus*, *Calanipeda aquaedulcis*, cultivation, survival rate, development, *Prorocentrum cordatum*, *Rhodomonas salina*, *Isochrysis galbana*

УДК 612.396.11: 615.322

СТРОНЦИЙ- И ИТРИЙСВЯЗЫВАЮЩАЯ АКТИВНОСТЬ ПЕКТИНА ИЗ МОРСКОЙ ТРАВЫ *PHYLLOSPADIX IWATENSIS* MAKINO, 1931 И ЕГО МОДИФИЦИРОВАННОГО ПРОИЗВОДНОГО

© 2021 г. В. В. Ковалев¹, Е. В. Хожаенко², Е. А. Подкорытова^{1,2, *}

¹Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

²Дальневосточный федеральный университет, Владивосток 690091, Россия

*e-mail: eapodkorytova@mail.ru

Поступила в редакцию 22.01.2020 г.

После доработки 22.04.2020 г.

Принята к публикации 28.09.2020 г.

Из морской травы *Phyllospadix iwatensis* Makino, 1931 был выделен низкоэтерифицированный пектин, который был модифицирован путем кислотного гидролиза в 0.5 М HCl. В исходном и гидролизованном пектинах определены содержание ангидрогалактуроновой кислоты, степень метоксилирования и молекулярно-массовое распределение. Оценена сорбционная способность данных пектинов в отношении ионов стронция и иттрия при pH 6.0. Установлено, что в ходе гидролиза молекулярная масса пектина уменьшилась в 2.9 раза, относительное содержание ангидрогалактуроновой кислоты увеличилось на 14%, а степень метоксилирования с 5.22% снизилась до нуля. Сорбционная способность гидролизованного пектина в отношении ионов стронция увеличилась на 40%, в отношении ионов иттрия – на 48%. При этом гидролизованный пектин в полной мере сохранил способность сорбировать ионы металлов из их растворов с низкой концентрацией.

Ключевые слова: пектин, морская трава, *Phyllospadix iwatensis*, молекулярно-массовое распределение, сорбционная емкость, иттрий, стронций

DOI: 10.31857/S0134347521020066

Пектины – это широко распространенный в природе класс биополимеров, которые присутствуют во всех высших растениях, обнаружены в составе первичных клеточных стенок и межклеточного пространства. Пектины относятся к гетерополисахаридам, т.е. в их состав входят различные сахара. Структурной основой молекулы пектина является D-галактуроновая кислота, которая образует достаточно протяженные полимерные блоки, имеющие линейное строение. В этих галактуроновых блоках часть остатков D-галактуроновой кислоты находится в форме метиловых эфиров (Оводова и др., 2010; Mraevs et al., 2017; Gawkowska et al., 2018).

Основной областью использования пектинов традиционно является пищевая промышленность. Однако в настоящее время внимание исследователей направлено на физиологическое действие пектинов. В ряде работ показано присутствие у пектинов таких фармакологических эффектов, как иммунорегуляторный, гипохолестеремический, антибактериальный, противоопухолевый, гастропротекторный и др. (Correa-Ferreira

et al., 2018; Lara-Espinoza et al., 2018; Minzanova et al., 2018; de Godoi et al., 2019). Одно из перспективных направлений использования пектинов в медицине обусловлено способностью некоторых пектинов прочно связывать в комплекс и выводить из организма тяжелые металлы и радионуклиды. Этой способностью обладают пектины с достаточным количеством остатков D-галактуроновой кислоты, имеющих свободные карбоксильные группы, благодаря которым образуется связь между пектином и металлом. Большинство природных пектинов, в том числе все коммерческие, относятся к высокоэтерифицированным пектинам, в которых основная часть карбоксильных групп в остатках D-галактуроновой кислоты этерифицирована метиловым спиртом, поэтому не может образовывать комплекс с ионами металлов (Зелепукин и др., 2016; Lara-Espinoza et al., 2018).

Перспективным источником низкоэтерифицированных пектинов являются морские травы семейства Zosteraceae, большие промысловые запасы которых обнаружены у берегов Дальнего

Востока России (Боковня, Давидович, 2015). Ранее было показано, что пектины, полученные из морских трав зостеры и филлоспадикса, имеют степень этерификации менее 10% и способны образовывать прочные химические комплексы с некоторыми металлами, в том числе со стронцием (Коленченко и др., 2012; Khozhaenko et al., 2015, 2016). Это представляет большой практический интерес, так как радиоактивный изотоп стронция (^{90}Sr) является одним из основных факторов радиационного загрязнения окружающей среды при ядерных взрывах и выбросах с АЭС. ^{90}Sr обладает относительно длительным периодом существования и, будучи химическим аналогом кальция, способен откладываться в костной ткани, вызывая радиационное поражение организма. Дополнительную опасность представляет то, что при радиоактивном распаде ^{90}Sr образуется его дочерний продукт иттрий (^{90}Y), который является еще более мощным β -излучателем (Велешко и др., 2011; Koarai et al., 2016). Таким образом, возникает необходимость одновременного связывания и выведения из организма обоих указанных изотопов.

Цель настоящей работы – сравнительная количественная оценка сорбционной активности выделенного из филлоспадикса пектина и его модифицированного производного в отношении ионов стронция и иттрия.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Морскую траву *Phyllospadix iwatensis* собирали в районе о-ва Русский в б. Аякс в конце сентября 2018 г. Для выделения пектина использовали свежесобраные растения, у которых удаляли корневища и отмершие части листьев. Затем морскую траву тщательно промывали в холодной водопроводной воде и измельчали до частиц размером не более 2 см. Выделение пектина из сырья проводили в соответствии с ранее описанной методикой, включающей кислотный гидролиз травы, экстракцию пектина оксалатом аммония и осаждение пектина этанолом (Khozhaenko et al., 2016). Полученный пектин дополнительно очищали переосаждением из 0.25% раствора трехкратным количеством этанола и сушили при температуре 80°C.

Модификацию пектина проводили путем его кислотного гидролиза по следующей методике. Сначала 5 г пектина на стеклянном фильтре промывали 50 мл 0.5 М соляной кислоты для перевода его в кислотную форму. Промытый пектин помещали в стеклянную колбу, добавляли 0.5 М соляной кислоты до объема 150 мл, затем проводили гидролиз пектина при температуре 90°C и непрерывном перемешивании в течение 2 ч. По окончании гидролиза оставшийся твердый остаток пек-

тина отделяли центрифугированием при 2.500 g в течение 30 мин, затем трижды промывали суспендированием в 100 мл 0.05 М соляной кислоты, каждый раз отделяя жидкую фазу центрифугированием. Отмытый осадок пектина растворяли в воде при добавлении 1 М натрия гидроксида до pH 6.0. Объем полученного раствора доводили до 400 мл и осаждали пектин добавлением трехкратного объема 95% этанола. Осадок пектина отделяли от жидкости с помощью фильтровальной ткани, промывали 10-кратным объемом 70% этанола, затем трехкратным объемом 95% этанола и сушили при температуре 80°C.

В качестве образца сравнения использовали коммерческий высокоэтерифицированный цитрусовый пектин марки Classic CS 401 (Herbstreith & Fox KG Pektin-Fabriken, Германия).

Содержание галактуроновой кислоты в образцах пектинов определяли колориметрическим методом по реакции с м-гидроксифенилом (Blumenkrantz, Asboe-Hansen, 1973; Василенко, Седакова, 2005).

Степень метоксилирования определяли с помощью титриметрического метода (Позднякова, Бубенчиков, 2014).

Молекулярно-массовое распределение в образцах пектинов определяли методом эксклюзионной хроматографии на жидкостном хроматографе LC-20 Prominence с рефрактометрическим детектором (Shimadzu, Япония). Сбор и расчет данных производили с помощью стандартного сертифицированного программного обеспечения, предусматривающего статистическую обработку данных LC Solution Version 1.25 с функцией расчета молекулярно-массовых характеристик (GPC). Образцы анализировали на колонке OHPak SB-804HQ (8 × 300 мм, лимит эксклюзии 1×10^6 г/моль, размер частиц 10 мкм). Элюирование образцов проводили 37 мМ фосфатным буфером при pH 6.0, температуре 35°C и скорости 0.5 мл/мин. Определяемые образцы и стандарты готовили в концентрации 1–2 мг/мл. В качестве стандартов для калибровки колонки использовали набор пуллуланов с молекулярной массой от 11.8 до 788.0 кДа.

Сорбционную активность образцов пектинов оценивали в соответствии с ранее разработанной методикой (Коленченко и др., 2012). В емкость, снабженную магнитной мешалкой, вносили рассчитанное количество 0.1 М раствора солей иттрия или стронция, соответствующее концентрации металла в растворе от 40 до 1400 мг/л (в пересчете на 20 мл конечного объема), 1 мл 0.1 М ацетатного буфера с pH 6.0 и 10 мл 0.5% раствора пектинов. По показаниям pH-метра корректировали значение pH среды добавлением 0.1 М растворов гидроксида натрия или азотной кислоты. Затем объем реакционной смеси доводили до 20 мл,

Таблица 1. Физико-химические характеристики использованных пектинов

Показатель	Пектин из <i>Phyllospadix iwatensis</i>		Цитрусовый пектин
	нативный	гидролизованный	
Степень метоксилирования, %	5.22 ± 0.14	0	60.2 ± 0.45
Содержание ангидрогалактуроновой кислоты, %	70.5 ± 0.65	80.2 ± 0.97	79.4 ± 0.84
Содержание свободных карбоксильных групп, %	17.1 ± 0.16	20.5 ± 0.25	8.1 ± 0.09
Средневесовая молекулярная масса, кДа	325.45	119.93	319.36
Среднечисловая молекулярная масса, кДа	101.81	59.29	100.26
Полидисперсность	3.1969	2.023	3.1854

добавляя дистиллированную воду; смесь инкубировали при постоянном перемешивании в течение 60 мин при температуре 36–37°C. Раствор, содержащий свободные ионы иттрия или стронция, отделяли фильтрованием через гидрофильный фильтр Omnipore с размером пор 5 мкм. Остаточное содержание металла в жидкой фазе определяли на атомно-абсорбционном спектрофотометре AA-6800 (Shimadzu, Япония).

Количество связанного пектином металла вычисляли по формуле:

$$q = V(C_i - C_e)/M,$$

где q – количество связанного металла, мг/г; V – объем раствора в инкубационной емкости, л; C_i – начальная концентрация иттрия или стронция в растворе, мг/л; C_e – конечная равновесная концентрация иттрия или стронция в растворе, мг/л; M – масса образца пектина, г.

Количественные параметры сорбции оценивали с помощью математической модели Лэнгмюра. По результатам пяти экспериментов были рассчитаны константы Лэнгмюра. Для оценки релевантности использования модели был рассчитан коэффициент аппроксимации (R^2).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Физико-химические характеристики образцов пектинов, использованных в работе, приведены в табл. 1. По молекулярной массе пектин из филлоспадикса можно отнести к высокомолекулярным пектинам. Следует отметить, что характеристики молекулярно-массового распределения низкоэтерифицированного пектина из филлоспадикса и высокоэтерифицированного цитрусового пектина практически совпадают. В результате кислотного гидролиза молекулярная масса пектина из филлоспадикса значительно уменьшилась: средневесовая – в 2.9 раза, а среднечисловая – в 1.96 раза (табл. 1). При этом полидисперсность пектина снизилась в 1.5 раза, что свидетельствует о соответствующем повышении гомогенности образца. В ходе гидролиза пектина содержание в нем галактуроновой кислоты увеличилось в

1.14 раза. Это свидетельствует о том, что блоки галактуронана более устойчивы к воздействию кислоты, чем нейтральные сахара, которые в ходе кислотного гидролиза отщепляются от молекулы пектина в первую очередь. В результате гидролиза также произошло практически полное деметоксилирование пектина – степень метоксилирования снизилась до нуля. Это привело к дополнительному увеличению приблизительно на 4% содержания свободных карбоксильных групп в молекуле пектина.

При сравнении сорбционных характеристик высокоэтерифицированного цитрусового пектина и низкоэтерифицированного пектина из филлоспадикса установлено, что по максимальной сорбционной емкости данные пектины в отношении ионов стронция различаются в 1.82 раза, а ионов иттрия – в 1.53 раза (табл. 2). Это подтверждает более высокую сорбционную способность низкоэтерифицированных пектинов по сравнению с таковой высокоэтерифицированных.

Сравнение изотерм сорбции ионов стронция и иттрия данными пектинами (рис. 1, 2) показало, что пектин из филлоспадикса активно сорбировал ионы металлов уже при их начальных низких концентрациях, в то время как цитрусовый пектин проявлял сорбционные свойства лишь при достаточно высоких концентрациях ионов металлов. Различие в действии этих пектинов имеет большое практическое значение, так как количество изотопов стронция и иттрия (и других токсических металлов), попадающих в организм человека, очень мало, но их необходимо максимально полно связать и вывести из организма. В связи с этим именно низкоэтерифицированные пектины могут считаться перспективными сорбентами.

При сравнении сорбционных характеристик нативного и гидролизованного пектинов из филлоспадикса установлено, что по максимальной сорбционной емкости гидролизированный пектин превосходит нативный пектин в отношении ионов стронция в 1.4 раза, а ионов иттрия – в 1.48 раза. Эти результаты согласуются с данными, приведенными в табл. 1, которые свидетельствуют

Таблица 2. Экспериментальные константы Лэнгмюра для связывания ионов иттрия и стронция образцами пектина при pH 6.0

Показатель	Нативный пектин из <i>Phyllospadix iwatensis</i>	Гидролизированный пектин из <i>Phyllospadix iwatensis</i>	Цитрусовый пектин
Стронций			
Максимальная сорбционная емкость (q_{\max} , мг/г)	123.46 ± 0.35	172.41 ± 0.43	68.16 ± 0.49
Коэффициент аффинитета (b , л/мг)	0.0552 ± 0.0014	0.0897 ± 0.0021	0.0090 ± 0.0005
Коэффициент аппроксимации (R^2)	0.990	0.991	0.990
Иттрий			
Максимальная сорбционная емкость (q_{\max} , мг/г)	108.7 ± 0.71	161.29 ± 0.13	71.42 ± 0.08
Коэффициент аффинитета (b , л/мг)	0.0393 ± 0.0013	0.0569 ± 0.0018	0.0156 ± 0.0011
Коэффициент аппроксимации (R^2)	0.999	0.998	0.987

ют об увеличении содержания в гидролизованном пектине свободных карбоксильных групп, отвечающих за его сорбционную активность. Сравнение изотерм сорбции ионов иттрия нативным и гидролизированным пектинами из филлоспадикса (рис. 2) показало, что начальные участки изотерм, соответствующие области низких концентраций металла, практически совпадают. Это позволяет говорить о том, что в области низких концентраций иттрия данные пектины обладают одинаковой металлсвязывающей активностью. Изотермы сорбции стронция нативным и гидролизированным пектинами из филлоспадикса (рис. 1) заметно различаются на начальных участках: изотерма сорбции для гидролизованного пектина демонстрирует более крутой подъем. Таким образом, при одинаковой равновесной концентрации стронция в растворе гидролизированный пектин сорбировал больше металла, чем нативный пектин. Следовательно, несмотря на

существенное уменьшение молекулярной массы, гидролизированный пектин в полной мере сохранял способность сорбировать ионы металлов из их растворов с низкой концентрацией.

ОБСУЖДЕНИЕ

По данным эксперимента из трех исследованных образцов пектинов наиболее эффективным сорбентом ионов стронция и иттрия оказался гидролизированный пектин из *Phyllospadix iwatensis*. В результате проведенного гидролиза сорбционная способность пектина из филлоспадикса в отношении ионов стронция и иттрия увеличилась на 40 и 48% соответственно. При этом заметно повысилась способность данного пектина сорбировать ионы стронция из растворов с низкой концентрацией металлов. Повышение сорбционных свойств пектина в результате гидролиза может быть связано со следующими причинами. В ходе

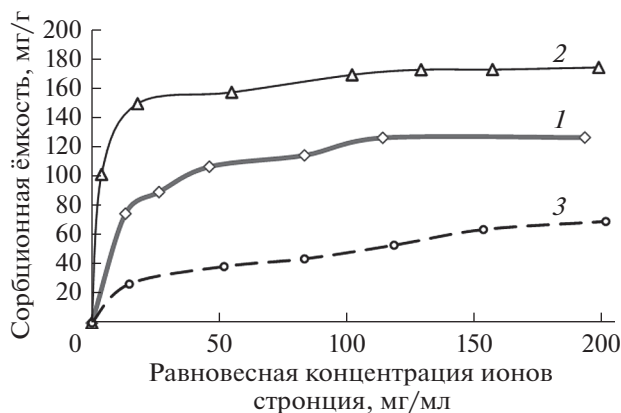


Рис. 1. Изотерма сорбции ионов стронция. 1 – пектин из *Phyllospadix iwatensis*, 2 – гидролизированный пектин, 3 – цитрусовый пектин.

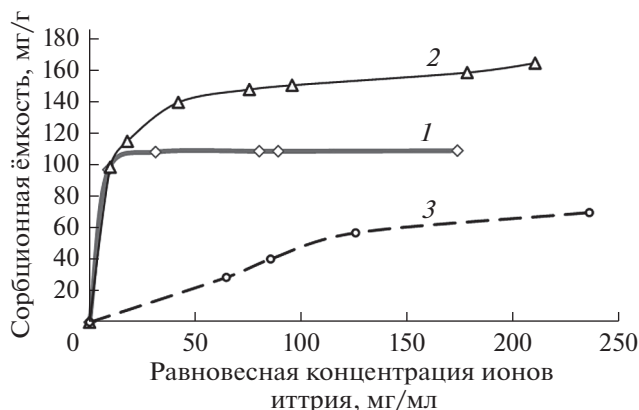


Рис. 2. Изотерма сорбции ионов иттрия. Обозначения, как на рис. 1.

гидролиза за счет отщепления нейтральных сахаров содержание ангидрогалактуроновой кислоты в пектине увеличилось на 14%. В то же время степень этерификации снизилась на 5.22%. В результате данных процессов относительное содержание свободных карбоксильных групп в пектине увеличилось на 20% (табл. 1). При этом соответствующим образом увеличилась и сорбционная способность пектина, которая, как отмечено ранее, зависит от содержания в нем свободных карбоксильных групп.

Механизм связывания ионов металлов пектинами предполагает, что отдельные участки галактуронана, входящие в состав разных молекул пектина, образуют межмолекулярную связь через ионы поливалентных металлов. Эта связь носит кооперативный характер, и для ее стабилизации необходимо плотное взаимодействие между достаточно протяженными участками галактуронана (Оводова и др., 2010; Gawkowska et al., 2018). Исходя из этого, повышение сорбционной способности пектина можно объяснить также тем, что в ходе кислотного гидролиза могло произойти разрушение участков молекулы пектина, тем или иным образом препятствовавших сближению блоков галактуронана, которое необходимо для образования прочной кооперативной связи. В результате гидролиза средняя молекулярная масса пектина снизилась в 2.9 раза. В образовавшихся фрагментах пектиновой молекулы содержание ангидрогалактуроновой кислоты достигло 80.2%, что в пересчете на ее натриевую соль (ангидрогалактуронозная кислота в пектине находится в форме натриевой соли) составляло около 90% массы молекулы. Таким образом, гидролизованный пектин фактически представляет собой блоки галактуронана разной величины, ранее входившие в состав молекулы пектина и высвободившиеся из нее в результате гидролиза. Эти блоки более подвижны и имеют больше возможностей для образования межмолекулярной связи, чем в случае их нахождения в исходной молекуле пектина.

Необходимо отметить, что помимо высокой сорбционной способности гидролизованный пектин имеет достаточно высокую степень однородности (полидисперсность составляет 2.15). Как известно, диапазон молекулярно-массового распределения лекарственного вещества является важным показателем качества в соответствии с требованиями большинства международных Государственных Фармакопей. Чем уже диапазон молекулярно-массового распределения, тем легче субстанция поддается контролю качества и стандартизации. Таким образом, гидролизованный пектин из филлоспадикса может быть рекомендован в качестве основы при создании лекарственных препаратов для профилактики и терапии интоксикации радионуклидами.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боковня И.Е., Давидович В.В. Оценка содержания биологически активных веществ в морской траве семейства *Zosteraceae* при различных способах ее заготовки // *Международ. науч.-исслед. журн.* 2015. № 8(39). Ч. 2. С. 6–7.
- Василенко З.В., Седакова В.А. Методики количественного определения пектина // *Вестн. фармации.* 2005. № 3. С. 83–91.
- Велешко И.Е., Розанов К.В., Велешко А.Н. и др. Сорбция радионуклидов ^{90}Sr и ^{90}Y биополимером микитон для радиологического мониторинга и пострадиационной реабилитации природных и техногенных сред // *Изв. Самар. науч. центра РАН.* 2011. Т. 13. № 5. С. 151–154.
- Зеленукин Ю.И., Зеленукин С.Ю., Федорук В.А., Бушмин И.С. К вопросу производства пектина из свекловичного жома // *Вестн. Воронеж. гос. ун-та инженер. технол.* 2016. № 2. С. 238–242.
- Коленченко Е.А., Хотимченко М.Ю., Хожжаенко Е.В., Хотимченко Ю.С. Сорбция стронция пектинами, выделенными из морских трав *Zostera marina* и *Phyllospadix iwatensis* // *Биол. моря.* 2012. Т. 38. № 4. С. 325–329.
- Оводова Р.Г., Головченко В.В., Попов С.В., Оводов Ю.С. Новейшие сведения о пектиновых полисахаридах // *Изв. Коми науч. центра УрО РАН.* 2010. № 3. С. 37–45.
- Позднякова Т.А., Бубенчиков Р.А. Количественное определение функциональных групп пектиновых веществ травы герани сибирской (*Geranium sibiricum* L.) // *Фундамент. исслед.* 2014. № 11. Ч. 1. С. 110–113.
- Blumenkrantz N., Asboe-Hansen G. New method for quantitative determination of uronic acids // *Anal. Biochem.* 1973. V. 54. P. 484–489.
- Correa-Ferreira M.L., Ferreira D.M., Dallazen J.L. et al. Gastroprotective effects and structural characterization of a pectic fraction isolated from *Artemisia campestris* subsp. *maritima* // *Int. J. Biol. Macromol.* 2018. V. 107. P. 2395–2403.
- De Godoi A.M., Faccin-Galhardi L.C., Rechenchoski D.Z. et al. Structural characterization and antiviral activity of pectin isolated from *Inga* spp // *Int. J. Biol. Macromol.* 2019. V. 139. P. 925–931.
- Gawkowska D., Cybulska J., Zdunek A. Structure-related gelling of pectins and linking with other natural compounds: a review // *Polymers.* 2018. V. 10. № 7. P. 762. <https://doi.org/10.3390/polym10070762>

- Khozhaenko E.V., Khotimchenko R.Y., Kovalev V.V. et al.* Metal binding activity of pectin isolated from seagrass *Zostera marina* and its derivatives // *Russ. J. Mar. Biol.* 2015. V. 41. № 6. P. 485–489.
- Khozhaenko E., Kovalev V., Podkorytova E., Khotimchenko M.* Removal of the metal ions from aqueous solutions by nanoscaled low molecular pectin isolated from seagrass *Phyllospadix iwatensis* // *Sci. Total Environ.* 2016. V. 565. P. 913–921.
- Koarai K., Kino Y., Takahashi A. et al.* ⁹⁰Sr in teeth of cattle abandoned in evacuation zone: Record of pollution from the Fukushima-Daiichi Nuclear Power Plant accident // *Sci. Rep.* 2016. V. 6. P. 24077. <https://doi.org/10.1038/srep24077>
- Lara-Espinoza C., Carvajal-Millán E., Baladrán-Quintana R. et al.* Pectin and pectin-based composite materials: beyond food texture // *Molecules.* 2018. V. 23. P. 942. <https://doi.org/10.3390/molecules23040942>
- Minzanova S.T., Mironov V.F., Arkhipova D.M. et al.* Biological activity and pharmacological application of pectic polysaccharides: a review // *Polymers (Basel).* 2018. V. 10. № 12. P. 1407. <https://doi.org/10.3390/polym10121407>
- Mravec J., Kracun S.K., Rydahl M.G. et al.* An oligogalacturonide-derived molecular probe demonstrates the dynamics of calcium-mediated pectin complexation in cell walls of tip-growing structures // *Plant J.* 2017. V. 91. P. 534–546.

Strontium- and Yttrium-Binding Activity of Pectin from the Seagrass *Phyllospadix iwatensis* Makino, 1931 and Its Modified Derivative

V. V. Kovalev^a, E. V. Khozhaenko^b, and E. A. Podkorytova^{a, b}

^a*A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia*

^b*Far Eastern Federal University, Vladivostok 690091, Russia*

Low-esterified pectin was isolated from the seagrass *Phyllospadix iwatensis* and modified using acidic hydrolysis in 0.5 M HCl. The concentration of anhydrogalacturonic acid, the degree of esterification, and the molecular mass distribution were determined in the native and hydrolyzed pectins. The sorption capacity of these pectins with regard to strontium and yttrium ions was evaluated at pH 6.0. It was found that the molecular weight of the native pectin decreased 2.9-fold during hydrolysis; the relative content of anhydrogalacturonic acid in the native pectin increased by 14%, while the degree of esterification decreased from 5.22 to 0%. The sorption capacity of the hydrolyzed pectin increased regarding strontium and yttrium ions by 40 and 48%, respectively. In our study, hydrolyzed pectin fully retained the ability to bind metal ions from their solutions with a low concentration.

Keywords: pectin, seagrass, *Phyllospadix iwatensis*, molecular mass distribution, sorption capacity, yttrium, strontium

УДК 582.26–119:615.322

ИССЛЕДОВАНИЕ ПОЛИФЕНОЛЬНЫХ ФРАКЦИЙ ЭКСТРАКТА БУРОЙ ВОДОРОСЛИ *THALASSIOPHYLLUM CLATHRUS* (POSTELS & RUPRECHT, 1840) И ИХ АНТИОКСИДАНТНАЯ АКТИВНОСТЬ

© 2021 г. Е. П. Караулова^{1,*}, Н. М. Аминина¹, Т. И. Вишневская¹, Е. В. Якуш¹

¹Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»), Владивосток 690091, Россия

*e-mail: karaulova2002@yandex.ru

Поступила в редакцию 31.01.2020 г.

После доработки 21.10.2020 г.

Принята к публикации 23.10.2020 г.

Методом жидкость-жидкостной экстракции с использованием растворителей возрастающей полярности из бурой водоросли *Thalassiophyllum clathrus* (Postels & Ruprecht, 1840) выделены отдельные фракции полифенолов и исследована их антиоксидантная активность. Экстракт, полученный с использованием этилацетата, характеризовался максимальным содержанием полифенолов 581.2 ± 8.4 мг/г в эквиваленте галловой кислоты и максимальной антиоксидантной активностью [22.0 ± 0.1 мкг/мл в единицах ЕС₅₀ (DPPH) и 5.84 ± 1.64 мкмоль/г в эквиваленте Тролокса]. Шесть очищенных фракций полифенолов были получены из этилацетатного экстракта методом эксклюзионной препаративной хроматографии с сохранением антиоксидантной активности. Подобраны условия разделения очищенных фракций полифенолов с использованием обращенно-фазовой хроматографии: рН элюирующего буфера 2.0–3.0, градиент вода-ацетонитрил с добавлением муравьиной кислоты, температура 25°C, скорость потока 1 мл/мин. Показано, что в экстракте *T. clathrus* присутствуют полифенольные соединения трех групп: фенолоксикислоты (галловая кислота), гидроксикоричные кислоты (кофейная кислота и ее производное хлорогеновая кислота) и флавонолы (кемпферол, кверцетин).

Ключевые слова: *Thalassiophyllum clathrus*, полифенолы, антиоксидантная активность, высокоэффективная жидкостная хроматография

DOI: 10.31857/S0134347521020042

Бурые водоросли дальневосточных морей проявляют антиоксидантную, гепатопротекторную, противовирусную, противоопухолевую и другие типы биологической активности, наличие которой связано с полифенольными соединениями (Спрыгин и др., 2012; Аминина и др., 2017; Облучинская, 2018). Установлена положительная корреляция между содержанием полифенолов в кусковых водорослях и их антиоксидантной активностью (Imbs et al., 2015). Показана взаимосвязь антиоксидантной активности и молекулярной массы полифенольных компонентов арктических бурых водорослей (Bogolitsyn et al., 2019). Однако корреляция антиоксидантной активности со структурой полифенольных соединений бурых водорослей исследована недостаточно.

Затруднения, возникающие при анализе полифенолов водорослей, вызваны существованием большого количества природных производных этих соединений и многообразием их окисленных форм. Фенольные и полифенольные соединения морских водорослей могут быть разделены на три основные группы: простые производные бензола (фенолы, фенолоксикислоты), ацилированные фенолы (гидроксикоричные кислоты) и

гетероциклические ароматические соединения (стильбены, катехины, антоцианидины, флавононолы, флавоны, флавонолы). Состав полифенолов бурых водорослей отличается наличием флоротаннинов – производных флороглюцинола (1,3,5-гидроксибензола) (Аминина и др., 2017, 2020; Имбс, Звягинцева, 2018). Поскольку полифенолы бурых водорослей состоят из олиго- и полимеров, простая количественная оценка общего содержания полифенолов в их экстрактах недостаточна для описания свойств этих метаболитов (Koivikko et al., 2008). Разделение и фракционирование полифенолов с использованием хроматографических методов представляет собой эффективный способ обнаружения и количественного определения фенольных соединений (Koivikko et al., 2007; Rajauria, 2018).

Различия в спектральных характеристиках позволяют проводить предварительную идентификацию флавоноидных структур, а также идентифицировать отдельные компоненты полифенольной природы. Кроме этого, высокоэффективная жидкостная хроматография (ВЭЖХ) может быть использована для разделения, идентификации и количественного определения наи-

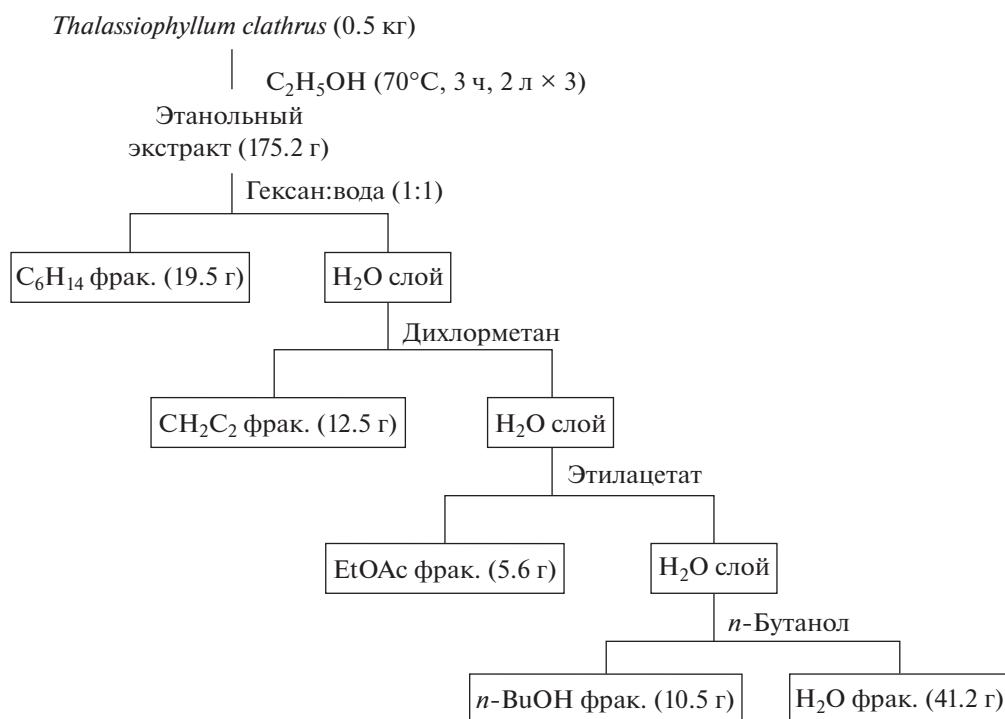


Рис. 1. Схема последовательной экстракции полифенолов из *Thalassiophyllum clathrus*.

более характерных фенольных соединений, присутствующих в бурых водорослях.

Ранее было установлено, что в водно-этанольном экстракте *Thalassiophyllum clathrus* (Postels & Ruprecht, 1840) концентрация полифенолов значительно выше, чем в экстрактах других видов бурых водорослей (Аминина и др., 2020). Цели данной работы – выделить отдельные фракции полифенолов бурой водоросли *T. clathrus* из первоначального этанольного экстракта, а также исследовать их состав и антиоксидантную активность хроматографически и спектрофотометрическими методами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Образцы бурой водоросли *Thalassiophyllum clathrus* были собраны в третьей декаде августа в Авачинском заливе на выходе из Авачинской бухты в районе мыса Маячный на глубине 6 м (восточное побережье п-ва Камчатка). Для исследований брали пластины целиком; образцы сушили на воздухе, измельчали, запаковывали и хранили при температуре -18°C . Для экстракции полифенолов образцы воздушно-сухой водоросли измельчали на программируемой шаровой мельнице WiseStir (модель BML-2, Республика Корея) со скоростью вращения до 600 об/мин. Остаточная влага в водоросли составляла 5.1%.

Экстракцию и фракционирование полифенолов проводили в соответствии с ранее предложенным методом (Kim et al., 2009) с учетом рекомендаций других авторов (Lee et al., 2012; Lim et al., 2019). В работе использовали аналитически чистые рас-

творители (HPLC, $\geq 97.0\%$). Образец массой 500 г помещали в термостойкую колбу, в которую добавляли 2 л этанола, нагретого до 70°C . Колбу выдерживали при периодическом встряхивании и комнатной температуре в течение 3 ч. Экстракцию повторяли трижды. Объединенный спиртовый экстракт концентрировали упариванием на роторном вакуумном испарителе при температуре 40°C до постоянной массы. Этанольный экстракт последовательно экстрагировали смесью гексан : вода (1 : 1), дихлорметаном, этилацетатом и бутанолом в соотношении 1 : 1 (w : w). Схема фракционирования и масса каждой фракции приведены на рис. 1.

Для выделения отдельных фракций полифенолов использовали ступенчатую экстракцию растворителями разной полярности (рис. 1). Из 500 г высушенного образца *T. clathrus* было получено 175.2 г спиртового экстракта, который подвергали дальнейшему фракционному разделению с использованием гексана, дихлорметана, этилацетата и бутанола. Во всех полученных экстрактах определяли общее содержание полифенолов и антиоксидантную активность.

Этилацетатный экстракт растворяли в метаноле и фракционировали на колонке Sephadex LH-20 (Merck, 50×2.5 см) метанолом, последовательно собирая фракции. Качественный состав фракций оценивали с помощью метода тонкослойной хроматографии (ТСХ) и объединяли фракции сходного состава (всего было получено 11 фракций). Фракции Ф5, Ф6 и Ф7, имевшие характерную для полифенолов абсорбцию в УФ свете, подвергали

повторному разделению на колонке Sephadex LH-20 (Merck, 50 × 1 см) с метанолом в качестве подвижной фазы. Для анализа качественного состава полифенолов было отобрано шесть фракций: Ф5.1, Ф5.2, Ф6.1, Ф6.2, Ф7.1 и Ф7.2.

ТСХ проводили на стеклянных пластинах (LuxPlate Silica gel 60 F 254, Merck). В качестве подвижной фазы использовали смесь хлороформ : этанол : уксусная кислота : вода в соотношении 50 : 25 : 3 : 4. Пятна на хроматограммах визуализировали в УФ свете при 254 и 365 нм.

Общее содержание полифенолов определяли в соответствии с модифицированным методом Фолина—Чекольте (Koivikko et al., 2005), используя галловую кислоту (Sigma—Aldrich) в качестве стандарта, и выражали в миллиграммах галловой кислоты на 1 г экстракта.

Антиоксидантную активность (АОА) растворов определяли с использованием 2,2-дифенил-1-пикригидразила (DPPH) (Molynеux, 2004). АОА выражали в единицах эффективной концентрации (EC_{50}), равных количеству исследуемого экстракта, снижающего интенсивность окраски DPPH на 50%. Чем ниже EC_{50} , тем выше антиоксидантные свойства экстракта. Антиоксидантную активность EC_{50} образцов сопоставляли с EC_{50} аскорбиновой кислоты, которую определяли по реакции с DPPH в одинаковых условиях.

Антиоксидантную активность в единицах Тролокса определяли с помощью метода Ре с соавторами (Re et al., 1999) с использованием диаммониевой соли 2,2-азино-бис-3-этилбензтиазолин-6-сульфоновой кислоты (ABTS). АОА выражали в микромолях Тролокса на 1 г исследуемого экстракта.

Спектры полифенольных фракций *T. clathrus* в видимой области УФ-излучения снимали на планшетном спектрофотометре Polarstar Omega (BMG Labtech GmbH, Германия).

Качественный состав полифенолов исследовали на высокоэффективном жидкостном хроматографе Shimadzu Liquid Chromatograph (Japan), оснащенный двумя насосами LC-10AD, автосемплером SIL-10AS и диодноматричным детектором SPD-M20A. В качестве неподвижной фазы использовали колонку Discovery C18, 5 мкм, 25 см × 4.6 мм (Supelco Analytical, Sigma). Для разделения использовали градиент растворителей А (вода, 0.1% муравьиная кислота) и В (ацетонитрил, 0.1% муравьиная кислота). Профиль элюирования подвижной фазы: 0–5 мин, 100% А; 5–60 мин, 70% А; 60–70 мин, 70–40% А; 70–80 мин, 40% А; 80–90 мин, 40–100% А. Полифенольные компоненты детектировали при 254, 280 и 365 нм (поток 1 мл/мин, температура 25°C, объем пробы 25 мкл). В качестве стандартных растворов использовали галловую, хлорогеновую и кофейную кислоты, а также рутин, кверцетин, апигенин и кемпферол (Sigma Chemical Co, St. Louis, USA).

Измерения проводили трижды, данные анализировали с помощью программного обеспечения

Statistica 7. Коэффициент корреляции рассчитывали по методу Пирсона. Результаты выражали в виде среднего значения со стандартным отклонением. Значения с 95% доверительным интервалом ($P < 0.05$) считали статистически значимыми.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общее количество полифенолов бурой водоросли *Thalassiophyllum clathrus* изменялось от 56.1 мг/г в гексановом экстракте до 581.2 мг/г в экстракте, полученном с использованием этилацетата (табл. 1). АОА экстракта, полученного с использованием этилацетата, составляла 22.0 ± 0.1 мкг/мл в единицах EC_{50} DPPH и 5.84 ± 1.64 мкмоль/г в эквиваленте Тролокса, что соответствует максимальной АОА среди исследованных фракций. Экстракт, полученный с использованием дихлорметана, содержал 324.2 ± 2.6 мг/г полифенолов, но показывал низкую АОА (39.5 ± 0.4 мкг/мл в единицах EC_{50} и 0.82 ± 0.11 мкмоль/г в эквиваленте Тролокса).

Экстракт, полученный с помощью этилацетата, использовали для дальнейшей очистки с применением препаративной колоночной хроматографии. Состав каждой фракции оценивали методом ТСХ, объединяя фракции сходного состава. Были получены шесть фракций полифенолов (Ф5.1, Ф5.2, Ф6.1, Ф6.2, Ф7.1, Ф7.2), поглощающих при 254 и 365 нм.

Все очищенные фракции полифенолов, выделенные из этилацетатного экстракта, проявляли антиоксидантную активность (рис. 2). Максимальной АОА 3.02 ± 0.5 мкг/мл (DPPH) характеризовалась фракция Ф7.1, что выше АОА аскорбиновой кислоты ($EC_{50} = 4.50 \pm 0.02$ мкг/мл). В эквивалентах Тролокса активность также была максимальной и составляла 6.3 ± 0.5 мкмоль/г. Антиоксидантная активность, сопоставимая с таковой аскорбиновой кислоты, была обнаружена для фракций Ф5.2 ($EC_{50} = 5.9 \pm 0.6$ мкг/мл), Ф6.1 ($EC_{50} = 5.6 \pm 0.4$ мкг/мл) и Ф6.2 ($EC_{50} = 5.2 \pm 0.5$ мкг/мл).

При анализе фракций методом ТСХ было отмечено шесть зон с бурой, коричневой и желто-коричневой окраской, времена удерживания (Rt) которых составляли 2.4 см (Ф7.1), 3.0 см (Ф7.2), 3.3 см (Ф6.2, Ф7.1), 3.7 см (Ф7.2), 4.0 см (Ф5.2, Ф6.1, Ф6.2, Ф7.1) и 4.4 см (Ф5.1, Ф5.2, Ф6.1, Ф6.2) при визуализации в УФ свете при 254 нм. При визуализации в УФ свете при 365 нм было отмечено три зоны с ярко-синим окрашиванием и временем удерживания 3.0 см (Ф7.1), 3.3 см (Ф5.1, Ф6.1) и 5.8 см (Ф5.1, Ф5.2); одна зона с ярким сине-зеленым окрашиванием и временем удерживания 6.5 см (Ф5.1), а также пять зон с темно-синим окрашиванием и временем удерживания 2.4 см (Ф7.1), 3.3 см (Ф6.2), 4.0 см (Ф5.2, Ф6.1, Ф6.2, Ф7.1), 4.4 см (Ф5.1, Ф5.2), 6.2 см (Ф5.2, Ф6.2, Ф7.1).

УФ спектры исследованных фракций Ф5.1, Ф6.2, Ф7.1 и Ф7.2 (рис. 3) имели четко выраженные максимумы УФ поглощения. Для фракции

Таблица 1. Антиоксидантная активность (DPPH, ABTS) и содержание полифенолов в экстрактах бурой водоросли *Thalassiophyllum clathrus*

Экстрагент	DPPH, EC ₅₀ , мкг/мл	ABTS, мкмоль/г; в эквивалентах Тролокса	Общее содержание полифенолов в экстракте (мг/г) в эквиваленте галловой кислоты
Гексан	46.3 ± 0.5	0.95 ± 0.05	56.1 ± 5.1
Дихлорметан	39.5 ± 0.4	0.82 ± 0.11	324.2 ± 2.6
Этилацетат	22.0 ± 0.1	5.84 ± 1.64	581.2 ± 8.4
<i>n</i> -Бутанол	26.5 ± 0.8	2.81 ± 0.34	247.7 ± 5.1
Дист. вода	>500	Н/о	52.9 ± 6.1
Аскорбиновая кислота	4.5 ± 0.02	—	—

Примечание. Н/о – активность не обнаружена.

Ф5.1 отмечены два максимума при 266 и 372 нм и небольшое плечо в диапазоне 300 нм. Фракция Ф6.2 имела два максимума при 270 и 370 нм и плечо при 295 нм. Фракция Ф7.1 характеризовалась тремя максимумами при 254, 295 и 375 нм, а фракция Ф7.2 – одним четким максимумом при 274 нм и небольшим плечом при 328 нм. Спектры фракций Ф5.2 и Ф6.1 (на рис. 3 не приведены) имели два максимума УФ поглощения в диапазоне 250–280 и 350–370 нм с величиной оптической плотности 0.3–0.4 единицы.

Для анализа состава полифенольных фракций *T. clathrus* использовали метод ВЭЖХ в градиен-

том режиме элюирования. Соединения идентифицировали путем сравнения времен удерживания с таковыми стандартных полифенолов (табл. 2).

Исследуемые полифенольные фракции *T. clathrus* с применением ВЭЖХ анализировали при трех длинах волн: 254, 280 и 365 нм. Хроматограммы компонентов, полученные при 254 и 280 нм, были практически идентичны, различия наблюдались лишь в интенсивности отдельных пиков. Для фракций Ф5.1, Ф5.2, Ф6.1 и Ф6.2 (рис. 4а, 4б, 4в, 4г) наиболее информативными были хроматограммы, полученные при 254 нм, на которых можно выделить от одного до четырех основных

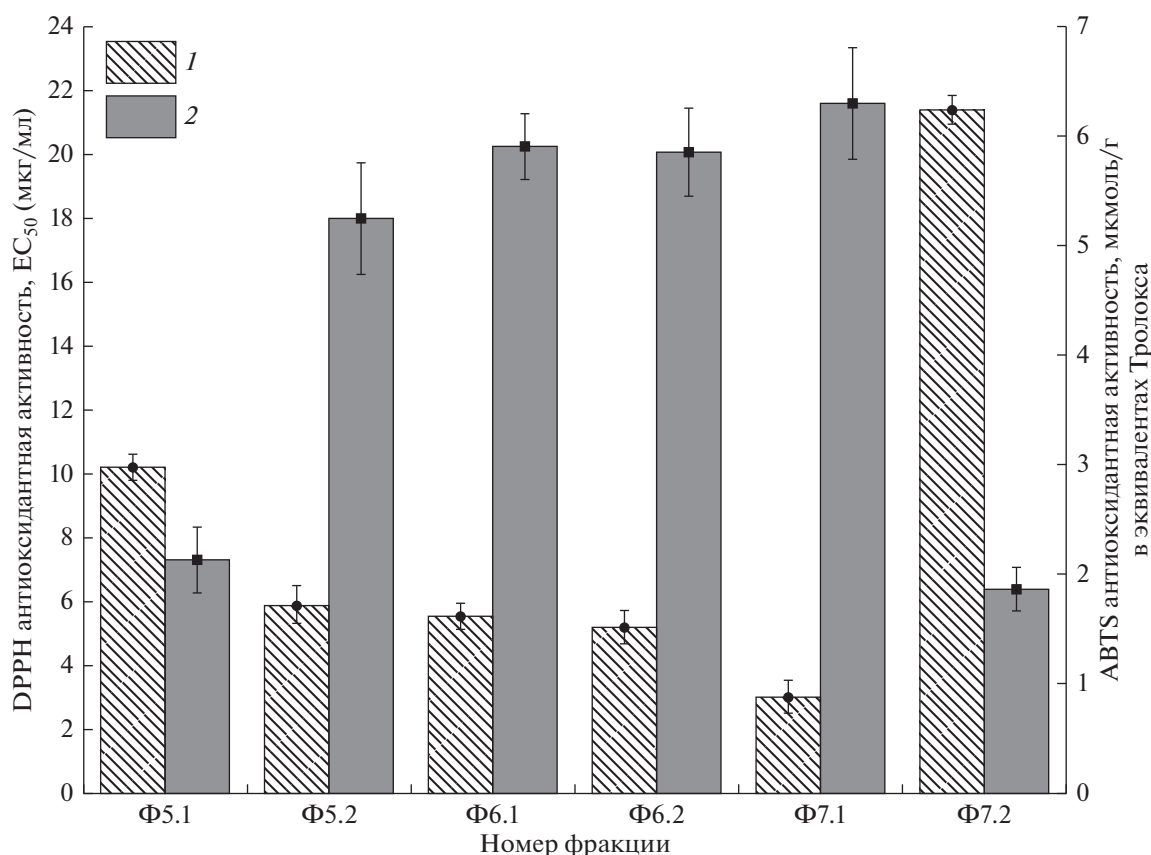


Рис. 2. Антиоксидантная активность отдельных фракций экстракта *Thalassiophyllum clathrus*. 1 – DPPH антиоксидантная активность, 2 – ABTS антиоксидантная активность.

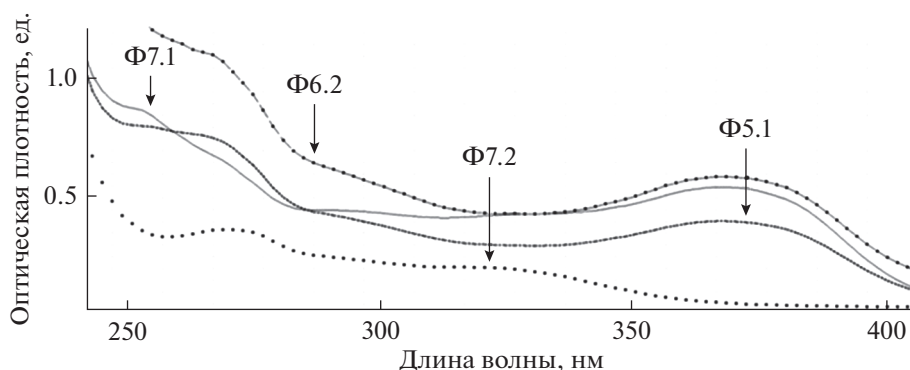


Рис. 3. УФ спектры отдельных фракций экстракта *Thalassiophyllum clathrus*.

пиков с временами удерживания 9.2 ± 0.2 мин (Ф5.1, Ф5.2), 18.9 ± 0.5 мин (Ф5.2, Ф6.1, Ф6.2) и 24.5 ± 0.1 мин (Ф6.2). Анализ хроматограмм при $\lambda = 365$ нм для этих фракций показал наличие только минорных компонентов с низкой интенсивностью светопоглощения. Для фракции Ф7.1 при длине волны 254 нм (рис. 5а) идентифицировались 5 пиков, время удерживания которых составляло 17.1 ± 0.2 , 23.5 ± 0.4 , 27.9 ± 0.4 , 30.7 ± 0.4 и 35.2 ± 0.8 мин. Для фракции Ф7.1 при 365 нм (рис. 5б) определялись один основной пик со временем удерживания 35.2 ± 0.5 мин и один минорный пик со временем удерживания 27.9 ± 0.1 мин.

ОБСУЖДЕНИЕ

При анализе состава полифенолов первичной является предварительная очистка экстракта от сопутствующих веществ (белки, пигменты и др.), которые могут переходить в полифенольную фракцию при экстракции (Боголицын и др., 2019). Использование растворителей возрастающей полярности дает возможность выделить отдельные соединения или группу веществ из спиртового экстракта исследуемого образца (Palomino et al., 1996). Среди полученных нами экстрактов (гексан, дихлорметан, этилацетат, бутанол и вода) самый высокий выход экстрагируемых веществ (8.2%) отмечен у водной фракции *Thalassiophyllum clathrus*. Это обусловлено тем, что в водном экстракте концентрируются соли, полисахариды и другие водорастворимые компоненты. Высокий процент выхода при экстракции гексаном и дихлорметаном (соответственно 3.9 и 2.5%) связан с выделением пигментов, жирных кислот и стеролов. Количественный выход компонентов, экстрагируемых этилацетатом и бутанолом, был достаточно низким – 1.1% для этилацетата и 2.1% для бутанола. Максимальное количество полифенолов экстрагировалось этилацетатом (581.2 ± 8.4 мг/г), что согласуется с данными других исследователей (Liu, Gu, 2012; Wei et al., 2016).

Между содержанием полифенолов и антиоксидантной активностью была установлена корреляционная связь с коэффициентами корреляции

0.79 (DPPH) и 0.83 (ABTS). В экстракте, полученном с применением этилацетата, была определена максимальная антиоксидантная активность, соответствующая максимальному содержанию полифенолов (табл. 1). Активность фракции, полученной с использованием дихлорметана, была в 1.5 раза ниже, чем АОА бутанольного экстракта в единицах EC_{50} DPPH, и в 3.5 раза ниже в единицах Тролокса. При этом содержание полифенолов в экстракте, полученном с использованием дихлорметана, было в 1.3 раза выше, чем в экстракте, полученном с использованием бутанола. Можно предположить, что фракция полифенолов, выделенная при экстракции бутанолом, характеризуется более высокой антиоксидантной активностью в пересчете на 1 мг полифенолов; вероятно, это связано с составом и структурой отдельных полифенольных компонентов. Возможно, именно структурные особенности данных полифенолов являются наиболее важными в формировании их окислительно-восстановительной способности. К такому выводу пришли и другие авторы, исследовавшие корреляцию между флавоноидами, продуктами окисления флавоноидов и окислительным стрессом (Williams et al., 2004; Öztürk et al., 2007). Некоторые авторы сообщают о корреляции АОА с общим содержанием полифенолов (Oomah et al., 2011; Xia et al., 2014), при этом отмечают, что активность зависела как от состава использованного экстрагента, так и от типа фенольного соединения (Vasco et al., 2008). Показа-

Таблица 2. Времена удерживания (Rt) некоторых стандартных полифенолов при ВЭЖХ анализе с использованием диодно-матричного детектора

Стандартное вещество	Rt, мин
Галловая кислота	9.752
Хлорогеновая кислота	18.953
Кофейная кислота	28.458
Рутин	45.821
Кверцетин	56.302
Апигенин	76.458
Кемпферол	77.851

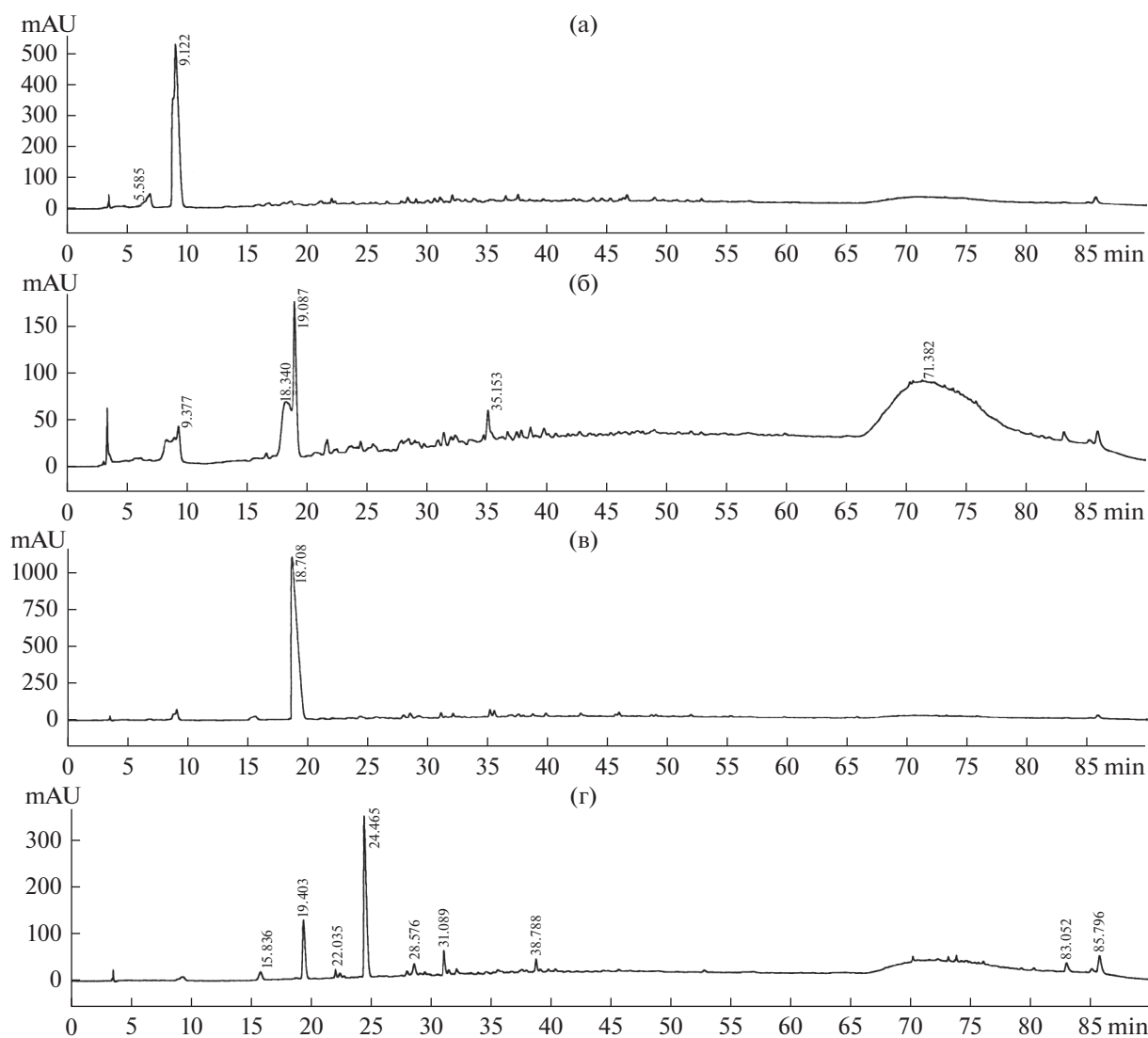


Рис. 4. Распределение отдельных фракций экстракта *Thalassiphyllum clathrus* по результатам ВЭЖХ при длине волны 254 нм. Фракции: а – Ф5.1; б – Ф5.2; в – Ф6.1; г – Ф6.2.

на связь между молекулярной массой и антиоксидантной активностью полифенольных компонентов бурых водорослей (Bogolitsyn et al., 2019). Отсутствие полной корреляции между АОА и содержанием полифенолов можно объяснить также тем, что фенольные соединения не являются единственным источником антиоксидантных веществ в образцах (Облучинская, 2018). Подтверждением того, что антиоксидантная активность зависит от структуры и состава полифенолов, служат и различия в АОА отдельных фракций полифенолов (рис. 2).

Предварительные выводы о составе полифенолов *T. clathrus* можно сделать из анализа результатов ТСХ. Пятна флавоноидов на хроматограммах, как правило, не окрашены или очень слабо окрашены, поэтому недостаточно хорошо просматриваются в видимой области спектра, но хорошо визуализируются в УФ свете. Флавоны,

флаваноны и гликозиды демонстрируют зоны желто-коричневого окрашивания в УФ свете при 254 нм. Фенольные кислоты характеризуются ярко-синим окрашиванием в УФ свете при 365 нм (Wagner, Bladt, 1996). Сравнение времени удерживания компонентов и стандартных полифенолов на ТСХ пластинах (табл. 3) показало, что в полученных фракциях Ф5.1, Ф5.2, Ф6.1 и Ф6.2 содержались фенольные кислоты, в частности, галловая кислота ($R_t = 4.4$) и кофейная кислота ($R_t = 5.8$). Наличие кофейной кислоты или ее производных, характеризующихся ярко-синей окраской при визуализации при 365 нм, отмечено в образцах Ф5.1, Ф5.2, Ф6.1 и Ф7.1. Зоны адсорбции с темно-синей окраской и временем удерживания, сходным с таковым кверцетина и кемпферола ($R_t = 6.2-6.4$), отмечены для фракций Ф5.1, Ф5.2, Ф6.2 и Ф7.1.

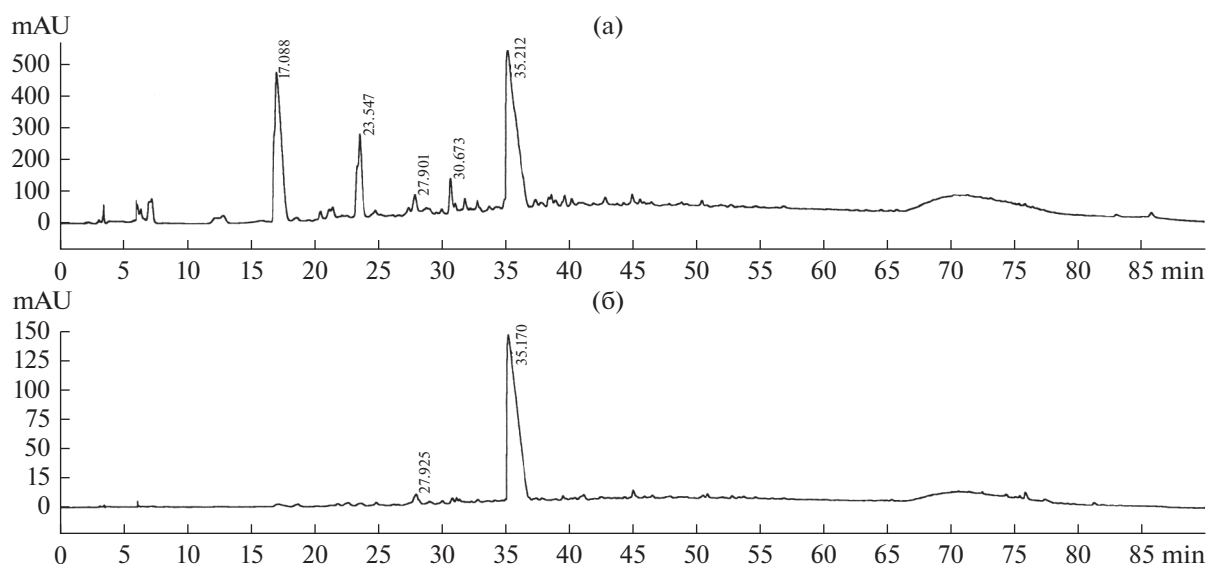


Рис. 5. Распределение фракции экстракта *Thalassiphyllum clathrus* (Ф7.1) по результатам ВЭЖХ при длинах волн 245 (а) и 365 нм (б).

Используя УФ-спектрофотометрию растворов исследованных полифенолов, можно выявить их определенные структурные особенности. Как правило, УФ спектр полифенолов характеризуется двумя максимумами поглощения, положение и интенсивность которых зависят от структурных различий. Приведенные на рис. 3 УФ спектры отдельных фракций экстракта *T. clathrus* имеют две основные зоны интенсивного поглощения: 250–270 и 370 нм. Для фракций Ф5.1, Ф6.2 и Ф7.1 интенсивность в области 370 нм ниже интенсивности при 250–270 нм, что характерно для флавоноловых агликонов (кверцетин, кемпферол) (Escarpa, González, 2000). Увеличение интенсивности поглощения в области 270 нм может быть связано с присутствием галловой кислоты (Ф5.1, Ф7.1). УФ спектр фракции Ф7.2 содержит две главные полосы при 240–270 и 310 нм, что характерно для веществ кумариновой природы (Гужва, 2012).

При изучении сложных природных объектов с использованием хроматографического метода разделения важной стадией является идентификация разделяемых компонентов. Поскольку ис-

следуемые полифенолы имеют широкий диапазон полярности, для их анализа используют градиентный режим элюирования с уменьшением полярности (Rajauria, 2018; Боголицын и др., 2019). Еще одним определяющим фактором, влияющим на разделение веществ фенольной природы, является величина рН подвижной фазы. Нестабильность сорбента колонки при рН ниже 2.0, с одной стороны, и диссоциация фенолкарбоновых и коричных кислот при рН выше 3.0, с другой стороны, ограничивают выбор рН элюирующего буфера диапазоном от 2.0 до 3.0. Для хроматографического разделения стандартных полифенолов и идентификации исследуемых фракций экстракта *T. clathrus* использовали элюенты: А – вода, В – ацетонитрил, с добавлением муравьиной кислоты до рН 3.0. Данные условия были оптимальными для хроматографического разделения и детектирования как стандартных смесей полифенолов, так и исследованных экстрактов. Выбор длин волн 254, 280 и 365 нм обусловлен тем, что они являются характерными для определения производных бензола, фе-

Таблица 3. Времена удерживания (Rt) некоторых стандартных полифенолов по результатам ТСХ

Стандартное вещество	Тип полифенольного соединения	Rt, см
Рутин	Гетероциклические ароматические соединения, флавонолы	0.40 ± 0.02
Хлорогеновая кислота	Ацилированные фенолы, гидроксикоричные кислоты	1.38 ± 0.02
Эллаговая кислота	Ароматические соединения, содержащие два и более неконденсированных ароматических кольца; бифенилы	1.73 ± 0.06
Апигенин	Гетероциклические ароматические соединения, флавоны	2.12 ± 0.02
Галловая кислота	Простые производные бензола, фенолосикислоты	4.40 ± 0.04
Кофейная кислота	Ацилированные фенолы, гидроксикоричные кислоты	5.80 ± 0.04
Кверцетин	Гетероциклические ароматические соединения, флавонолы	6.21 ± 0.05
Кемпферол	Гетероциклические ароматические соединения, флавонолы	6.42 ± 0.02

нольных кислот и альдегидов (Andlauer et al., 1999; Rodríguez-Delgado et al., 2001).

Как видно на рис. 4а, фракция Ф5.1 содержит один компонент, время удерживания которого совпадает со временем удерживания стандарта галловой кислоты при 254 и 280 нм. Наличие галловой кислоты в этой фракции подтверждено данными УФ спектра и ТСХ анализа. Хроматограмма фракции Ф5.2 характеризуется двумя пиками при 254 и 280 нм, время удерживания составляет соответственно 9.4 и 18–19 мин. Сопоставляя данные ВЭЖХ анализа, УФ спектра и ТСХ анализа, можно предположить, что фенольные кислоты являются основным компонентом этой фракции, причем доминирует хлорогеновая кислота или ее производные. Отмечен также минорный пик со временем удерживания 28 мин, что соответствует времени удерживания кофейной кислоты. Наличие кофейной кислоты подтверждается и характерным ярко-синим окрашиванием на ТСХ в зоне адсорбции стандарта кофейной кислоты. Следует отметить появление широкого пика для фракции Ф5.2 в диапазоне 65–89 мин, образованного перекрывающимися веществами с близкими временами удерживания, что может быть связано с увеличением числа изомеров близкой полярности (Adamson et al., 1999; Lazarus et al., 1999). Время удерживания этого пика характерно для апигенина и кемпферола. Фракция Ф6.1, вероятно, содержит хлорогеновую кислоту, время удерживания которой совпадает со стандартом. Фракция Ф6.2 характеризуется семью пиками при хроматографическом разделении с детектированием при двух длинах волн: 254 и 280 нм. Время удерживания двух пиков совпадает с таким фенольных кислот: хлорогеновой (19 мин) и кофейной (28 мин). Фракция Ф7.1 при 254 нм характеризуется пятью основными пиками, из которых можно выделить два пика; время удерживания первого пика близко к таковому хлорогеновой кислоты (17 мин), а время удерживания второго близко к таковому кофейной кислоты (27 мин). При длине волны 280 нм повышается интенсивность пиков на 12-й и 21-й минутах удерживания, что подтверждает наличие фенол кислот и гидроксикоричных кислот во фракции Ф7.1.

В результате комбинации трех аналитических методов исследования можно сделать вывод, что в экстракте *T. clathrus* присутствуют полифенольные соединения следующих групп: фенолокислоты (галловая кислота), гидроксикоричные кислоты (кофейная кислота и ее производное хлорогеновая кислота) и флавонолы (кемпферол, кверцетин). Высокая антиоксидантная активность фракций Ф6.2 и Ф7.1, вероятно, обусловлена присутствием флавонолов (кверцетина и кемпферола). ВЭЖХ полифенолов отдельных фракций экстракта *T. clathrus* позволила получить ценную информацию для дальнейшего исследования состава и структуры полифенолов, присутствующих в данной водоросли. Метод экстрак-

ции и разделения фракций полифенолов из бурых водорослей в дальнейшем может быть успешно применен для масс-спектрометрического метода идентификации полифенольных компонентов. Кроме этого, полученные результаты могут быть использованы при выборе схемы получения биологически активных концентратов полифенолов для практического применения.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аминина Н.М., Вишневская Т.И., Караулова Е.П., Якуш Е.В. Содержание полифенолов и антиоксидантная активность экстрактов из некоторых видов морских водорослей // Изв. ТИНРО. 2017. Т. 189. С. 184–191.
- Аминина Н.М., Вишневская Т.И., Караулова Е.П. и др. Перспективы использования промысловых и потенциально промысловых бурых водорослей дальневосточных морей в качестве источника полифенолов // Биол. моря. 2020. Т. 46. № 1. С. 37–44.
- Боголицын К.Г., Дружинина А.С., Овчинников Д.В. и др. Полифенолы арктических бурых водорослей: выделение, полимолекулярный состав // Химия раст. сырья. 2019. № 4. С. 65–75.
- Гужва Н.Н. Содержание и состав полифенолов, кумаринов астрагала серпоплодного, произрастающего в Пятигорском флористическом районе // Науч. ведомости БелГУ. 2012. № 22 (141). С. 27–34.
- Имбс Т.И., Звягинцева Т.Н. Флоротаннины – полифенольные метаболиты бурых водорослей // Биол. моря. 2018. Т. 44. № 4. С. 217–227.
- Облучинская Е.Д. Антиоксидантные комплексные экстракты из фукусовых водорослей Баренцева моря // Вестн. МГТУ. 2018. Т. 21. № 3. С. 395–401.
- Спрыгин В.Г., Кушнерова Н.Ф., Фоменко С.Е. и др. Морские водоросли – перспективный источник полифенольных антиоксидантов и комплексов эссенциальных фосфолипидов // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2012. Т. 14. № 1(9). С. 2299–2302.
- Adamson G.E., Lazarus S.A., Mitchell A.E. et al. HPLC method for the quantification of procyanidins in cocoa and chocolate samples and correlation to total antioxidant capacity // J. Agric. Food Chem. 1999. V. 47. P. 4184–4188.
- Andlauer W., Martena M.J., Fürst P. Determination of selected phytochemicals by reversed-phase high-performance liquid chromatography combined with ultraviolet and mass spectrometric detection // J. Chromatogr. A. 1999. V. 849. P. 341–348.
- Bogolitsyn K., Druzhinina A., Kaplitsin P. et al. Relationship between radical scavenging activity and polymolecular properties of brown algae polyphenols // Chem. Pap. 2019. V. 73. P. 2377–2385.
- Escarpa A., González M.C. Optimization strategy and validation of one chromatographic method as approach to

- determine the phenolic compounds from different sources // *J. Chromatogr. A.* 2000. V. 897. P. 161–170.
- Imbs T.I., Skriptsova A.V., Zvyagintseva T.N. Antioxidant activity of fucose-containing sulfated polysaccharides obtained from *Fucus evanescens* by different extraction methods // *J. Appl. Phycol.* 2015. V. 27. № 1. P. 545–553.
- Kim A.-R., Shin T.-S., Lee M.-S. et al. Isolation and identification of phlorotannins from *Ecklonia stolonifera* with antioxidant and anti-inflammatory properties // *J. Agric. Food Chem.* 2009. V. 57. P. 3483–3489.
- Koivikko R., Eränen J.K., Loponen J., Jormalainen V. Variation of phlorotannins among three populations of *Fucus vesiculosus* as revealed by HPLC and colorimetric quantification // *J. Chem. Ecol.* 2008. V. 34. № 1. P. 57–64.
- Koivikko R., Loponen 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 // *J. Chem. Ecol.* 2005. V. 31. № 1. P. 195–212.
- Koivikko R., Loponen J., Pihlaja K., Jormalainen V. High-performance liquid chromatographic analysis of phlorotannins from the brown alga *Fucus vesiculosus* // *Phytochem. Anal.* 2007. V. 18. № 4. P. 326–332.
- Lazarus S.A., Adamson G.E., Hammerstone J.F., Shmitz H.H. High performance liquid chromatography/mass spectrometry analysis of proanthocyanidins in foods and beverages // *J. Agric. Food Chem.* 1999. V. 47. P. 3693–3701.
- Lee M.-S., Shin T., Utsuki T. et al. Isolation and identification of phlorotannins from *Ecklonia stolonifera* with antioxidant and hepatoprotective properties in tacrine-treated HepG2 cells // *J. Agric. Food Chem.* 2012. V. 60. № 21. P. 5340–5349.
- Lim S., Choi A.-H., Kwon M. et al. Evaluation of antioxidant activities of various solvent extract from *Sargassum ser-ratifolium* and its major antioxidant components // *Food Chem.* 2019. V. 278. P. 178–184.
- Liu H., Gu L. Phlorotannins from brown algae (*Fucus vesiculosus*) inhibited the formation of advanced glycation endproducts by scavenging reactive carbonyls // *J. Agric. Food Chem.* 2012. V. 60. № 5. P. 1326–1334.
- Molyneux P. The use of the stable free radical diphenylpicrylhydrazyl (DPPH) for estimating antioxidant activity // *Songklanakarinn J. Sci. Technol.* 2004. V. 26. № 2. P. 211–219.
- Oomah B.D., Caspar F., Malcolmson L.J., Bellido A.-S. Phenolics and antioxidant activity of lentil and pea hulls // *Food Res. Int.* 2011. V. 44. P. 436–441.
- Öztürk M., Aydoğmuş-Öztürk F., Duru M.E., Topçu G. Antioxidant activity of stem and root extracts of Rhubarb (*Rheum ribes*): An edible medicinal plant // *Food Chem.* 2007. V. 103. P. 623–630.
- Palomino O.M., Gomez-Serranillos P., Carretero E., Villar A. High-performance liquid chromatography of flavonoids from *Sideritis* species // *J. Chromatogr. A.* 1996. V. 731. P. 103–108.
- Rajauria G. Optimization and validation of reverse phase HPLC method for qualitative and quantitative assessment of polyphenols in seaweed // *J. Pharm. Biomed. Anal.* 2018. V. 148. P. 230–237.
- Re R., Pellegrini N., Proteggente A. et al. Antioxidant activity applying an improved ABTS radical cation decolorization assay // *Free Radical Biol. Med.* 1999. V. 26. P. 1231–1237.
- Rodríguez-Delgado M.A., Malovaná S., Pérez J.P. et al. Separation of phenolic compounds by high-performance liquid chromatography with absorbance and fluorimetric detection // *J. Chromatogr. A.* 2001. V. 912. P. 249–257.
- Vasco C., Ruales J., Kamal-Eldin A. Total phenolic compounds and antioxidant capacities of major fruits from Ecuador // *Food Chem.* 2008. V. 111. P. 816–823.
- Wagner H., Bladt S. Plant drug analysis: A thin layer chromatography atlas. Berlin: Springer. 1996. 359 p.
- Wei R., Lee M.-S., Lee B. et al. Isolation and identification of anti-inflammatory compounds from ethyl acetate fraction of *Ecklonia stolonifera* and their anti-inflammatory action // *J. Appl. Phycol.* 2016. V. 28. P. 3535–3545.
- Williams R.J., Spencer J.P.E., Rice-Evans C. Flavonoids: antioxidants or signalling molecules? // *Free Radical Biol. Med.* 2004. V. 36. № 7. P. 838–849.
- Xia X., Cao J., Zheng Y. et al. Flavonoid concentrations and bioactivity of flavonoid extracts from 19 species of ferns from China // *Ind. Crops Prod.* 2014. V. 58. P. 91–98.

A Study of Polyphenol Fractions in an Extract from the Brown Alga *Thalassiophyllum clathrus* (Postels & Ruprecht, 1840) and Their Antioxidant Activity

E. P. Karaulova^a, N. M. Aminina^a, T. I. Vishnevskaya^a, and E. V. Yakush^a

^aPacific Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (TINRO), Vladivostok 690091, Russia

A number of polyphenol fractions were extracted from the brown alga *Thalassiophyllum clathrus* by the method of liquid–liquid extraction using solvents of increasing polarity, and their antioxidant activity was studied. The extract obtained with ethyl acetate was characterized by a maximum polyphenol content of 581.2 ± 8.4 mg/g equivalent to gallic acid and a maximum antioxidant activity (22.0 ± 0.1 µg/mL in EC₅₀ units (2,2-diphenyl-1-picrylhydrazyl) and 5.84 ± 1.64 µmol/g equivalent to Trolox). Six purified polyphenol fractions were isolated from the ethyl acetate extract by preparative size-exclusion chromatography, with the antioxidant activity preserved. The conditions for separation of the purified polyphenol fractions through reverse phase chromatography were selected as follows: pH of elution buffer, 2.0–3.0; the water–acetonitrile gradient supplemented with formic acid; temperature, 25°C; flow rate, 1 mL/min. It has been shown that the extract from *T. clathrus* contains polyphenolic compounds of the following groups: phenolic (gallic acid), hydroxycinnamic acids (caffeic acid and its derivative, chlorogenic acid), and flavonols (kaempferol and quercetin).

Keywords: *Thalassiophyllum clathrus*, polyphenols, isolation, high-performance liquid chromatography

УДК 51-76;57.087

МОДЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СОСТОЯНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА ПО ДАННЫМ ДИСТАНЦИОННОГО ЗОНДИРОВАНИЯ ЗАПАДНОКАМЧАТСКОГО ШЕЛЬФА

© 2021 г. С. Я. Пак¹, *, А. И. Абакумов¹, М. А. Морозов¹

¹Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток 690041, Россия

*e-mail: packsa@iacp.dvo.ru

Поступила в редакцию 29.11.2019 г.

После доработки 27.01.2020 г.

Принята к публикации 30.01.2020 г.

На основе математической модели функционирования фитопланктона в толще воды предложен и апробирован метод оценки интегральной биомассы микроводорослей под единицей площади. Модель верифицирована на данных, полученных в экспедиционных исследованиях. Метод распространен на большие территории (акватории) посредством использования результатов дистанционного зондирования. По спутниковым данным проведено сравнение обилия фитопланктона в районе западнокамчатского шельфа в холодный и теплый годы. Установлено, что в северной части шельфа общая биомасса фитопланктона в холодном 2016 г. в целом была выше, чем в теплом 2015 г. Расчеты, подтвержденные литературными данными, показывают, что причиной этого может быть динамика видовой структуры фитопланктона.

Ключевые слова: фитопланктон, биомасса, математическая модель, спутник, дистанционное зондирование

DOI: 10.31857/S013434752102008X

Разработка и усовершенствование методов дистанционного зондирования земной поверхности в настоящее время позволяют получать информацию о ключевых показателях экологической обстановки на больших акваториях. В частности, по распределению хлорофилла можно судить об обилии биомассы фитопланктона (SCOR-UNESCO..., 1966; Елизарова, 1993), который является базовым звеном трофической цепи водной экосистемы и определяет ее продукционный потенциал. Существенным ограничением применения методов дистанционного зондирования при оценке биоресурсов водного объекта является доступность только верхнего слоя для спутниковых наблюдений. Доля биомассы фитопланктона, сосредоточенная в подповерхностном слое и ниже, может значимо влиять на картину его количественного распределения. Таким образом, возникает задача реконструирования биомассы фитопланктона, сосредоточенной ниже поверхностного слоя. На сегодняшний день имеется несколько подходов к ее решению, сочетающих использование спутниковой информации, контактных данных и методов математического моделирования (Uitz et al., 2006; Hu et al., 2018; Sammartino et al., 2018).

Для преодоления существенной дискретности в пространстве и во времени, неизбежной для информации, полученной в экспедициях, применяются методы аппроксимации и статистического анализа. При условии ранжирования организмов фитопланктона по размеру статистический анализ используется в методах современной хромотографии (Hu et al., 2018). Это позволяет применять доступную спутниковую информацию о цветности океана для реконструирования той части биомассы фитопланктона, которая сосредоточена ниже поверхностного слоя. Помимо традиционно используемых аппроксимационных и статистических методов применяются искусственные нейронные сети (Sammartino et al., 2018). Многочисленные результаты анализа контактных проб в этом случае используются для обучения и тестирования сети, а дистанционные данные – в качестве входных параметров.

Наиболее перспективным представляется сочетание модельных методов (Klausmeier, Litchman, 2001; Ryabov et al., 2010; Абакумов, Пак, 2016), контактных данных, полученных *in situ*, и съемок из космоса. Настоящее исследование посвящено разработке практических подходов к реконструированию интегральной биомассы фитопланктона в пределах заданного водного объекта,

Таблица 1. Основные использованные параметры

Параметр	Обозначение	Единица измерения	Численное значение
Максимально возможная скорость роста	μ_0	1/сут	0.3212
Константы полунасыщения для минеральных веществ	z_0	г/м ³	0.05
для освещенности	I_0	Е/(м ² сут)	57.8005
Оптимальная для роста фитопланктона температура	θ_0	°С	5.5723
Масштабирующий коэффициент	θ_1	°С	5.0

а также ее распределения по наблюдаемой площади, включая суммарный объем, сосредоточенный в толще воды, с учетом видового состава, характерного для данной акватории.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Динамические модели функционирования фитопланктона в вертикальном объеме воды обычно строятся на сепарации изменения биомассы на процессы роста и элиминации. Более подробный анализ распределения концентрации микроводорослей по глубине x дополнительно может включать описание их пассивного и активного перемещения (Klausmeier, Litchman, 2001). Большинство динамических моделей, имитирующих колебание биомассы во времени, включают коэффициент роста удельной концентрации организмов, долю элиминации и некоторое передвижение.

Функция удельной скорости роста микроорганизмов строится на основе гипотезы о независимости влияющих факторов:

$$\mu(z, I, \theta) = \mu_0 \mu_z(z) \mu_I(I) \mu_\theta(\theta),$$

где μ_0 – видоспецифическая константа, выражающая максимально возможную скорость роста. Функция $\mu_z(z) = z/(z_0 + z)$ описывает зависимость скорости роста от концентрации минеральных веществ z классической гиперболой Михаэлиса–Ментен (Monod, 1949). Зависимость скорости роста от освещенности I принята в аналогичном виде: $\mu_I(I) = I/(I_0 + I)$ (Jørgensen, 1980). Параметры z_0 и I_0 представляют константы полунасыщения соответственно по минеральному питанию и освещенности. Регуляторная роль температуры θ описана функцией

$$\mu_\theta(\theta) = \frac{\theta_1^2}{(\theta - \theta_{opt})^2 + \theta_1^2}.$$

Здесь θ_{opt} – оптимальная температура для размножения микроводорослей температура; θ_1 – масштабирующий коэффициент, контролирующий поведение функции $\mu_\theta(\theta)$ при отклонении температуры от оптимальной (см. табл. 1).

При разработке модели, пригодной для анализа данных дистанционного зондирования, целесообразен переход от динамической к стационарной модели при одновременном агрегировании таких процессов, как таксис, перемешивание и рециклинг. Предполагается, что соответствующие показатели учтены в коэффициентах роста, удаления из системы и пассивного перемещения. Подробные сведения о данной стратегии моделирования опубликованы ранее (см.: Abakumov et al., 2015; Абакумов, Пак, 2016).

Модель, которая предлагается для расчета интегральной массы хлорофилла во всем фотическом слое, включая подповерхностный слой и глубже вплоть до нижней границы фотосинтетической зоны, основана на концепции функции адаптивности. Эта функция возникла по аналогии с функцией приспособленности в моделях популяционной динамики, восходящей к идеям популяционной генетики (Динамическая теория..., 1974; Пак, Abakumov, 2019). Распределение температуры по глубине задается кусочно-линейной функцией, аналогично использованной для Японского моря (Abakumov et al., 2015).

В данном случае мы располагали достаточно представительными материалами контактных исследований участка Охотского моря в районе западнокамчатского шельфа (Мониторинг состояния..., 2015). Участок площадью 37 тыс. км² размещался в квадрате с 51° по 59° с.ш. и со 150° по 160° в.д. Проведено 75 донных тралений; выполнены гидрологические и ихтиопланктонные съемки. На 28 из 75 станций были проведены комплексные экологические исследования, в том числе определена концентрация биогенных соединений на четырех горизонтах: на поверхности, на глубинах 20 и 50 м, а также у дна. Наличие четырех измерений в одной пространственной точке позволяет аппроксимировать распределение биогенов в данной точке с помощью кубического сплайна; это избавляет от необходимости включать в состав основной модельной системы уравнение, описывающее изменение концентрации минерального питания с глубиной. Ранее были опубликованы результаты определения *in situ* ко-

личества нитритов, нитратов и аммонийных веществ (Мониторинг состояния..., 2015), которые, согласно общепринятым представлениям (Овчинникова и др., 2012), являются неорганическими формами азота, лимитирующими морской фитопланктон.

Исходной численностью фитопланктона y считается его поверхностная концентрация y_0 . Таким образом, модель, использованная для расчета интегральной биомассы фитопланктона в районе западнокамчатского шельфа, имеет вид:

$$\frac{dy}{dx} = \left[\frac{d\mu}{dx} - e(y) \right] y_0, \quad \frac{dI}{dx} = -k(y, z) I. \quad (1)$$

Модель представляет собой систему дифференциальных уравнений, для которой в качестве начальных данных используется спутниковая информация о поверхностных значениях хлорофилла, температуры воды и фотосинтетически активной радиации (ФАР).

Для оценки интегральной биомассы фитопланктона на участке моря с координатами 51° – 59° N и 150° – 160° E использовали данные дистанционного зондирования, полученные в мае–октябре 2015 и 2016 гг. В остальные месяцы года Охотское море полностью или частично покрыто льдом, что значительно снижает информативность спутниковой съемки. На обозначенный участок наносили равномерную сетку с километровым разрешением, в узлах которой регистрировали дистанционные значения хлорофилла, температуры воды и ФАР в поверхностном водном слое. Затем соответствующую информацию преобразовывали в числовые массивы с помощью специального программного обеспечения – средства визуализации Glance, разработанного Центром коллективного пользования регионального спутникового мониторинга окружающей среды Института автоматики и процессов управления ДВО РАН (Морозов, Фомин, 2004).

Для численного решения системы (1) на каждом узле нанесенной на участок сетки необходимо обозначить глубину. Для подготовки соответствующих данных растровое изображение карты глубин с известным масштабом (Hirt, Rexer, 2015) с помощью пакета Vextractor (<http://www.vextractor.com>) было преобразовано в векторный вид, после этого вручную выполнены отбор и маркировка изолиний глубин с одновременной правкой и коррекцией дефектов, неизбежно возникающих в процессе автоматической векторизации. Построенные изолинии были сохранены в текстовом формате, пригодном для импорта в программу Surfer, а затем преобразованы в регулярную сетку при помощи программы Surfer 14 (Golden Software <http://www.goldensoftware.com>) методом триангуляции с линейной интерполяцией.

Значения основных параметров уравнений определяются в процессе верификации в соответствии с результатами полученных контактных измерений (Мониторинг состояния..., 2015). Соответствующий алгоритм описан ранее (Абакумов и др., 2019). Полученные значения параметров приведены в табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для каждого полугодического периода (май–октябрь 2015 и 2016 гг.) с применением дистанционных методов были получены среднемесячные показатели состояния поверхностного слоя в исследуемом районе. Результаты расчетов интегральной массы хлорофилла во всем вертикальном объеме, соответствующем рельефу дна и толщине фотического слоя, представлены на рис. 1. Строго говоря, информации о концентрации хлорофилла a , который является одним из пигментов в составе фитопланктона, недостаточно для оценки его биомассы. Однако большинство авторов отмечают положительную корреляцию между содержанием хлорофилла a и биомассой фитопланктона (SCOR-UNESCO..., 1966; Елизарова, 1993). Это дает основание считать, что пространственное распределение видимого спутником пигмента соответствует распределению фитопланктона.

Разброс среднемесячных значений температуры в одинаковые периоды двух лет, очевидно, обусловлен степенью суровости зим (Лучин, Круц, 2016). Что касается поверхностной концентрации хлорофилла, то различия могут быть связаны как со снижением темпов его репродукции, так и с сосредоточением основной биомассы фитопланктона на глубинах с наиболее благоприятным для большинства видов температурным режимом. В этом случае регистрируемая концентрация хлорофилла может быть снижена, поскольку подповерхностные слои недостижимы для спутникового сигнала. Средние показатели ФАР в 2015 и 2016 гг. существенно не различались.

ОБСУЖДЕНИЕ

Чтобы оценить, насколько полученные результаты адекватны реальной ситуации, рассмотрим результаты биологических исследований в данном регионе. Основной вклад в формирование численности фитопланктона вносят диатомовые водоросли (Мониторинг состояния..., 2015), большинство из них являются холодолюбивыми (Жизнь растений..., 1974; Mock, Junge, 2007). Второе место по численности занимают динофитовые водоросли. Основную долю биомассы диатомовых, удельное суммарное значение которой составляет 70.5 мг/м^3 , формируют такие виды, как *Chaetoceros pseudocrinitus* (15.8 мг/м^3),

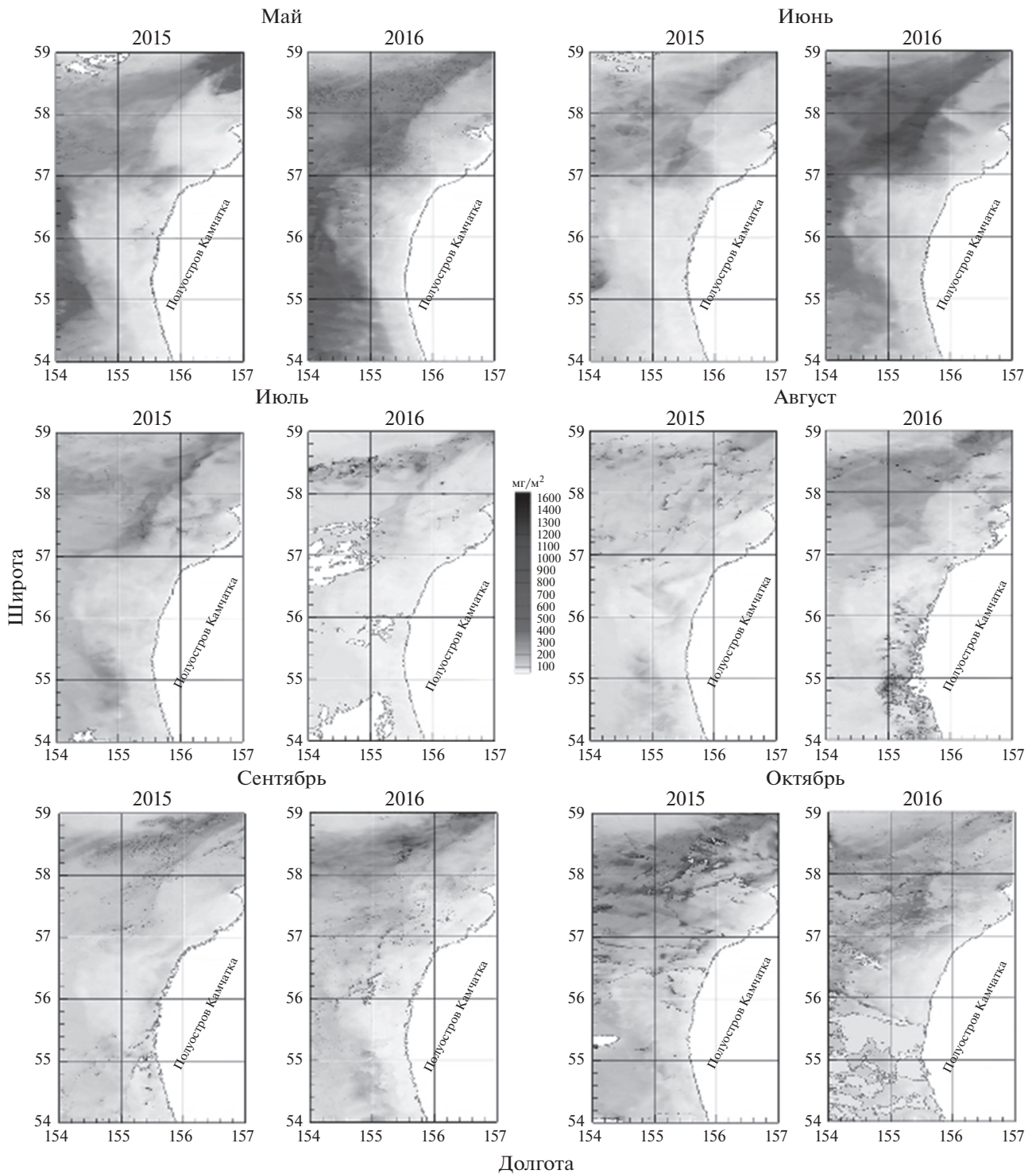


Рис. 1. Сравнительное пространственное распределение интегральной массы хлорофилла *a* с мая по октябрь в 2015 и 2016 гг.

C. compressus (13.4 мг/м³), *C. mitra* (13.4 мг/м³) и *C. decipiens* (6.1 мг/м³) (Мониторинг состояния..., 2015). Доля остальных видов (около 36 таксонов этой группы микроводорослей) значительно меньше. Род *Chaetoceros* подробно описан в работах Ор-

ловой с соавторами (Орлова и др., 2003; Шевченко, Орлова, 2003). Согласно инвентаризации флоры дальневосточных морей, три из четырех ведущих по численности и биомассе видов рода *Chaetoceros* (*C. pseudocrinitus*, *C. compressus*, *C. decipiens*) входят

в состав холодноводного комплекса, при этом *C. compressus* присутствует и в тепловодном комплексе, что можно объяснить его широким диапазоном толерантности. *C. pseudocrinitus* предпочитает низкую, вплоть до отрицательной, температуру и является одним из видов диатомовых водорослей, вызывающих зимнее подледное “цветение” фитопланктона при температуре от -0.2 до -1.8°C (Коновалова и др., 1989). Четвертый по обилию вид *C. mitra* также участвует в подледном “цветении” диатомей в дальневосточных морях и активно размножается при температуре от 1.5 до 8°C (Коновалова и др., 1989). Этот вид отнесен к холодноводным океаническим формам (Гайл, 1963; Гладышев и др., 2018). Удельная биомасса *C. mitra* меньше таковой основных видов диатомовых водорослей, что свидетельствует о средней температуре воды, приближенной к нижней границе интервала толерантности этого вида.

Преобладание видов рода *Chaetoceros* в средне-многолетней динамике таксономического состава фитопланктона у западного побережья Камчатки подтверждено результатами, полученными Лепской с соавторами (Лепская и др., 2009; Лепская, 2015). Доминирующим по численности в летний период был вид *C. furcellatus*, плотность которого была высокой в поверхностном слое, в слое скачка и в придонном слое. Этот вид традиционно отнесен к северным холоднолюбивым формам (Расс, 1959; Нор et al., 2002), развитие которых проходит при температуре от -1.35 до $+9^{\circ}\text{C}$ при максимальной скорости роста при температуре 0.5 – 5°C (Raymont, 1980; Huseby et al., 2013).

Среди диатомей, не относящихся к роду *Chaetoceros*, был обилен по биомассе вид *Coscinodiscus oculus-iridi* (см.: Гайл, 1963), также отнесенный к холодноводным формам. Высокой биомассы и численности достигала *Paralia sulcata* (см.: Hobson, McQuoid, 1997); температура $7 \pm 1^{\circ}\text{C}$ является оптимальной для размножения этого вида (Zong, 1997; Gebührl et al., 2009). По численности преобладала также *Skeletonema costatum* (см.: Cleve, 1873), температурный оптимум которой составляет 16 – 26°C при минимальной нижней границе 6°C (Werner, 1977). Косвенное подтверждение того, что *S. costatum* не вполне приспособлена к температурным условиям исследованного района, — почти нулевые значения биомассы этого вида (Мониторинг состояния..., 2015).

Вторая группа видов, формировавших биомассу фитопланктона в данном районе, была представлена динофлагеллятами. Наибольший вклад в биомассу динофитовых вносили такие динофитозидиевые водоросли, как *Dinophysis acuminata*, *D. acuta* и *D. norvegica* (Мониторинг состояния..., 2015). Обнаруженные виды перидиней характерны для холодных морей и лиманов. Температура, при которой происходит их активное размноже-

ние, варьирует от 10 до 12°C . Еще два сравнительно многочисленных вида — *Protoperdinium pallidum* и *P. pellucidum* — распространены в холодных, умеренных и теплых морях (Коновалова, 2004).

Из наиболее редко встречающихся микроводорослей можно отметить факультативный (обитающий в нестабильных холодных условиях) *Psychrobacter okhotskensis* (см.: Yumoto et al., 2003), выделенный из состава фитопланктонного сообщества прибрежной части Охотского моря. Здесь же обнаружена галофильная факультативная психрофильная бактерия *Psychromonas marina* sp. nov. (см.: Kawasaki et al., 2002).

Суммируя информацию о численности фитопланктона, полученную в 2015 г., можно отметить почти двукратное преобладание диатомовых видов над динофитовыми. При этом наиболее массовые виды фитопланктонного сообщества в исследованном районе предпочитали низкие температуры.

Такие же выводы следуют из анализа сезонной динамики суммарной биомассы фитопланктона. Ее наибольшие объемы приходились на май–июнь и сентябрь–октябрь. Сходный характер вегетации описан для диатомей в умеренных широтах, максимально продуцирующих в весенний и осенний периоды (Авраменко и др., 2015). Наибольший пик биомассы наблюдался в июне 2016 г.; этот год характеризовался самой холодной после 2000 г. зимой (Коломейцев, 2016). За майским и июньским подъемами биомассы, обусловленными суровой зимой, следовал заметный спад в июле и августе. В сентябре и октябре наблюдалось некоторое увеличение биомассы фитопланктона по сравнению с таковой в предыдущие два месяца.

При помесечном сравнении объемов биомассы микроводорослей в 2015 и 2016 гг., на первый взгляд, обнаруживается некоторое противоречие с преобладанием холодноводных диатомовых в наблюдаемом районе. В частности, биомасса микроводорослей в июле 2016 г. была меньше таковой в июле 2015 г., несмотря на то, что 2016 г. был одним из самых холодных (Коломейцев, 2016). Более подробный анализ динамики видовой структуры фитопланктона объясняет кажущееся расхождение. В работе Авраменко с соавторами (2015) отмечено, что во время похолоданий период вегетации диатомей значительно увеличивается, в результате чего последние лидируют в фитопланктоне. Вероятно, этим обусловлен значительный подъем биомассы именно в июне, а не в мае 2016 г., т.е. с некоторым временным лагом, в течение которого, по-видимому, происходит изменения в составе микроводорослей. Таким образом, после холодной зимы присутствие диатомовых в составе сообщества значительно увеличивается. Об этом свидетельствуют и контакт-

ные исследования (Доклад ..., 2017), в частности, говорится, что на протяжении всего периода наблюдений “в фитопланктоне доминировали диатомовые, составляя более 99% численности и биомассы планктонных микроводорослей”. В 2015 г., как отмечено выше, доля диатомей превышала таковую динофитовых лишь в 2 раза. Вследствие структурных различий и отклика на более благоприятные температурные условия биомасса микроводорослей в июле 2015 г. была выше, чем в июле 2016 г. При анализе распределения биомассы наряду с показателями средних значений температуры, очевидно, необходимо учитывать изменение видового состава.

В августе 2016 г. температурный фон был более низким по сравнению с таковым в 2015 г., в результате наблюдалось слабо выраженное преобладание суммарной биомассы, обеспеченное холодолюбивыми диатомовыми микроводорослями. В 2015 г. большой вклад в формирование общей биомассы фитопланктона вносили более теплолюбивые динофитовые водоросли.

Сходная ситуация наблюдалась и в сентябре. В 2015 г. температура понижалась, соответственно, немного увеличивались значения биомассы, большую часть которой формировали холодноводные виды. Показательно, что распределение областей низких температур явно не коррелирует с областями высокой биомассы микроводорослей. Это говорит о неочевидной приверженности к холоду фитопланктона в целом в 2015 г. В то же время в 2016 г. такая корреляция присутствует. Прибрежная камчатская зона с более высокими температурами характеризуется незначительными показателями биомассы, тогда как северная открытая часть имеет выраженную область низких температур, практически совпадающую с пиком биомассы фитопланктона, представленного в 2016 г. преимущественно холодноводными видами (Доклад ..., 2017).

В октябре незначительное преимущество имел 2015 г. В 2015 г. наибольшие значения биомассы фитопланктона приходились на область температур от 4 до 7°C. При этом участки с более высоким температурным фоном характеризовались меньшими значениями биомассы. В области более низких температур (участок с 58°50' N до 59° N и со 155° E до 156° E) фитопланктон практически отсутствовал. В 2016 г. значительная биомасса фитопланктона была отмечена на участках, где температура также изменялась от 4 до 7°C (с 55° N по 58°46' N и со 154° E по 156°26' E). Близкие к нулевым значения плотности зарегистрированы в областях с температурой, превышающей 7°C (прибрежная зона), либо в районах почти с отрицательной температурой (с 54° N по 55°51' N).

Таким образом, биологическое объяснение полученных на основе спутниковой информации

расчетов состоит в том, что в результате зимнего похолодания в 2016 г. в структуре фитопланктонного сообщества произошло увеличение доли видов диатомовых микроводорослей, для которых благоприятна температура от 4 до 7°C. Результаты решения системы уравнений (1) на всем множестве предоставленных данных хорошо согласуются с вышеизложенным описанием контактных исследований (Мониторинг состояния..., 2015). Более того, на их основании можно сделать предварительные выводы о видовом составе сообщества микроводорослей. Полученные значения температурного оптимума совпадают с экологической характеристикой некоторых видов, в частности, *Chaetoceros decipiens* и *C. furcellatus*, отмеченных в качестве основы доминантного комплекса в 2016 г. (Доклад ..., 2017).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа частично поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований № 18-01-00213 и грантом Комплексной программы фундаментальных научных исследований “Дальний Восток” (проект № 18-5-051).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность ЦКП РСМОС ИАПУ ДВО РАН за сбор данных и Лаборатории компьютерной графики за оцифровку и преобразование топографического материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абакумов А.И., Пак С.Я. Модельные методы оценки содержания фитопланктона и расчет первичной продукции в Японском море по спутниковым данным // Вестн. ДВО РАН. 2016. № 4. С. 78–86.
- Абакумов А.И., Пак С.Я., Морозов М.А., Тыныбеков А.К. Модельная оценка биомассы фитопланктона оз. Иссык-Куль по данным дистанционного зондирования // Биол. внутренних вод. 2019. № 4(2). С. 90–97.
- Авраменко А.С., Черепанова М.В., Пушкарь В.С., Ярусова С.Б. Характеристика некоторых дальневосточных диатомитов // Геология и геофизика. 2015. № 6. Т. 56. С. 1206–1220.

- Гайл М.М. Весенний фитопланктон юго-восточной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. 1963. Т. 49. С. 137–158.
- Гладышев С.В., Гладышев В.С., Паутова Л.А. и др. Структура и долгопериодная изменчивость придонного слоя в море Ирмингера // Докл. Акад. наук. 2018. Т. 481. № 4. С. 442–446.
- Динамическая теория биологических популяций / Под ред. Р.А. Полуэктова. М.: Наука. 1974. 456 с.
- Доклад об экологической ситуации в Камчатском крае в 2016 году. Министерство природных ресурсов и экологии Камчатского края. Петропавловск-Камчатский. 2017. 374 с.
- Елизарова В.А. Хлорофилл как показатель биомассы фитопланктона // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеоздат. 1993. С. 126–131.
- Жизнь растений: в 6-ти томах / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение. 1974.
- Коломейцев В.В. Типизация зимних гидрологических условий для всего Охотского моря и для района у Западной Камчатки по данным спутникового мониторинга // Исслед. биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2016. Вып. 41. С. 81–88.
- Коновалова Г.В. Планктонная флора прибрежных вод Восточной Камчатки. Жгутиковые водоросли // Тр. Камчат. фил. ТИГ ДВО РАН. 2004. Вып. V. С. 131–182.
- Коновалова Г.В., Орлова Т.Ю., Паутова Л.А. Атлас фитопланктона Японского моря. Л.: Наука. 1989. 165 с.
- Лепская Е.В. Фитопланктон северной части западно-камчатского шельфа в летний период 2008 г. // Исслед. водных биол. ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2015. Вып. 36. С. 87–98.
- Лепская Е.В., Коломейцев В.В., Тепнин О.Б., Коваль М.В. Фитопланктон у юго-западного побережья Камчатки в 2007 году // Исслед. водных биол. ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2009. Вып. 15. С. 21–33.
- Лучин В.А., Круц А.А. Характеристики ядер водных масс Охотского моря // Изв. ТИНРО. 2016. Т. 184. С. 204–218.
- Мониторинг состояния окружающей среды на Западно-Камчатском лицензионном участке в 2015–2016 гг.: Информ. бюл. Красноярск – Петропавловск-Камчатский. 2015. 376 с.
- Морозов М.А., Фомин Е.В. Программное средство быстрого визуального анализа спутниковых изображений // Материалы конф. “Математическое моделирование и информационные технологии в исследованиях биоресурсов Мирового океана”. Владивосток: ТИНРО-Центр. 2004. С. 59–61.
- Овчинникова С.И., Широкая Т.А., Пашкина О.И. Основные тенденции изменения гидрохимических показателей водной экосистемы Кольского залива (2000–2011 годы) // Вестн. МГТУ. 2012. Т. 15. № 3. С. 544–550.
- Орлова Т.Ю., Шевченко О.Г., Гогорев Р.М. Род *Chaetoceros* Ehr. (Bacillariophyta) в дальневосточных морях России // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 1. С. 52–58.
- Расс Т.С. Комплексные исследования вод северных Курильских островов и Кроноцкого залива (Камчатка) // Тр. ИО АН СССР. 1959. Т. 36. С. 282–297.
- Шевченко О.Г., Орлова Т.Ю. Комплексы доминирующих видов рода *Chaetoceros* (Bacillariophyta) в дальневосточных морях России // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 8. С. 37–41.
- Abakumov A., Izrailyky Yu., Park S. Chapter 15 – Functioning of the phytoplankton in seas and estimates of primary production for aquatic ecosystems // Dev. Environ. Modell. 2015. V. 27. P. 339–349.
- Cleve P.-T. Examination of diatoms found on the surface of the Sea of Java // Bihang K. Sven. Vetenskaps-Akad. Handl. 1873. V. 1. № 11. P. 1–13.
- Gebühr C., Wiltshire K.H., Aberle N. et al. Influence of nutrients, temperature, light and salinity on the occurrence of *Paralia sulcata* at Helgoland Roads, North Sea // Aquat. Biol. 2009. V. 7. P. 185–197.
- Hirt C., Rexer M. Earth2014: 1 arc-min shape, topography, bedrock and ice-sheet models – Available as gridded data and degree-10,800 spherical harmonics // Int. J. Appl. Earth Obs. Geoinformation. 2015. № 39. P. 103–112. <https://doi.org/10.1016/j.jag.2015.03.001>
- Hobson L.A., McQuoid M.R. Temporal variations among planktonic diatom assemblages in a turbulent environment of the southern Strait of Georgia, British Columbia, Canada // Mar. Ecol.: Prog. Ser. 1997. V. 150. P. 263–274.
- Hop H., Pearson T., Nøst Hegseth E. et al. The marine ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard // Polar Res. 2002. V. 21. № 1. P. 167–208.
- Hu S., Zhou W., Wang G. et al. Comparison of satellite-derived phytoplankton size classes using in-situ measurements in the South China Sea // Remote Sens. 2018. V. 10. № 4. art. ID 526. <https://doi.org/10.3390/rs10040526>
- Huseby S., Degerlund M., Eriksen G.K. et al. Chemical diversity as a function of temperature in six northern diatom species // Mar. Drugs. 2013. V. 11. P. 4232–4245.
- Jørgensen S.E. Lake management / Water development, supply and management. V. 14. Oxford: Pergamon Press. 1980. 167 p.
- Kawasaki K., Nogi Y., Hishinuma M. et al. *Psychromonas marina* sp. nov., a novel halophilic, facultatively psychrophilic bacterium isolated from the coast of the Okhotsk Sea // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2002. V. 52. № 5. P. 1455–1459.
- Klausmeier C.A., Litchman E. Algal games: The vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns // Limnol. Oceanogr. 2001. V. 46. № 8. P. 1998–2007.
- Mock T., Junge K. Psychrophilic diatoms: mechanisms for survival in freeze-thaw cycles // Algae and cyanobacteria in extreme environments. Netherlands: Springer. 2007. P. 343–364.
- Monod J. The growth of bacterial cultures // Annu. Rev. Microbiol. 1949. V. 3. P. 371–394.
- Pak S.Ya., Abakumov A.I. Mapping of model estimates of phytoplankton biomass from remote sensing data // Information Technologies in the Research of Biodiversity / Springer Proceedings in Earth and Environmental Sciences. Cham, Switzerland: Springer. 2019. P. 73–79.

- Raymont J.E.G. Plankton and productivity in the oceans. Volume 1 – Phytoplankton. Second Edition. Oxford: Pergamon Press. 1980. 496 p.
- Ryabov A.B., Rudolf L., Blasius B. Vertical distribution and composition of phytoplankton under the influence of an upper mixed layer // J. Theor. Biol. 2010. 263. № 1. P. 120.
- Sammartino M., Marullo S., Santoleri R., Scardi M. Modeling the vertical distribution of phytoplankton biomass in the Mediterranean Sea from satellite data: A neural network approach // Remote Sens. 2018. V. 10. Art. ID 1666. <https://doi.org/10.3390/rs10101666>
- SCOR-UNESCO Working group № 17. Determination of photosynthetic pigments in sea-water // Monographs on Oceanologic Methodology, V. 1. Paris: UNESCO. 1966. P. 9–18.
- Uitz J., Claustre H., Morel A., Hooker S.B. Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: An assessment based on surface chlorophyll // J. Geophys. Res.: Oceans 2006. V. 111. № C8. Art. ID C08005. <https://doi.org/10.1029/2005JC003207>
- Werner D. The biology of diatoms. V. 13 of Botanical monograph. Oxford: Blackwell Scientific. 1977. 498 p.
- Yumoto I., Hirota K., Sogabe Y. et al. *Psychrobacter okhotskensis* sp. nov., a lipase-producing facultative psychrophile isolated from the coast of the Okhotsk Sea // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2003. V. 53. № 6. P. 1985–1989.
- Zong Y. Implications of *Paralia sulcata* abundance in Scottish isolation basins // Diatom Res. 1997. V. 12. P. 125–150.

A Model-Based Study of Phytoplankton Condition Using Remote Sensing Data for the Western Kamchatka Shelf

S. Ya. Pak^a, A. I. Abakumov^a, and M. A. Morozov^a

^a*Institute of Automation and Control Processes, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia*

A method for estimating the integral microalgae biomass beneath a unit surface was designed based on a mathematical model for phytoplankton function in water column and subsequently tested. The model was verified on data collected during field studies. Results of remote sensing allow extending this method to cover large territories (areas of water). The phytoplankton abundance in the waters of the Western Kamchatka shelf in a cold year was compared to that in a warm year using satellite-derived data. It has been found that in the northern part of the shelf the total phytoplankton biomass in the cold year 2016 was generally higher than that in the warm year 2015. According to assessments, confirmed by data from literature, this may be caused by dynamics in the phytoplankton species structure.

Keywords: phytoplankton, biomass, mathematical model, satellite, remote sensing

УДК 594.1

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИИ ТИХООКЕАНСКОЙ УСТРИЦЫ *CRASSOSTREA GIGAS* (THUNBERG, 1793) В ЛАГУНЕ БУССЕ (ОСТРОВ САХАЛИН)

© 2021 г. А. Ч. Ким*

Сахалинский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («СахНИРО»), Южно-Сахалинск 693023, Россия

*e-mail: stasy.kim89@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.06.2020 г.

После доработки 19.06.2020 г.

Принята к публикации 28.09.2020 г.

В 2019 г. проведена оценка состояния поселения тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) в лагуне Буссе (о-в Сахалин). Отмечено, что неконтролируемая добыча этого моллюска привела к снижению его численности. Установлено, что общий запас устрицы в лагуне составляет 24.1 т, промысловый – 3.8 т.; в поселении преобладают (84.4%) непромысловые особи с высотой раковины менее 120 мм. Для сохранения популяции *C. gigas* предлагается на 2–3 года ограничить любое использование устричников до появления новой генерации моллюсков.

Ключевые слова: тихоокеанская устрица, памятник природы, лагуна Буссе, запас, зал. Анива

DOI: 10.31857/S0134347521020054

Лагуна Буссе является памятником природы регионального значения. Он включает одноименную лагуну, расположенную в северо-западной части Тонино-Анивского полуострова на юге о-ва Сахалин, которая сообщается с зал. Анива узким проливом и представляет собой один из многочисленных отшнурованных от моря озерных водоемов (Задкова, Фурсенко, 1974; Геохимия лагуны Буссе..., 1975; Бровко, Вялов, 2002; Лабай и др., 2013, 2014). Лагуна соединена протокой Аракуль с озерами Вавайское и Чибисанское и принимает воды семи рек, из них наиболее сильное опреснение оказывают реки Аракуль и Шишкевича. Площадь лагуны составляет 43 км²; она относится к средним по размеру лагунным водоемам. Средняя глубина лагуны 4.8 м, преобладают глубины от 2 до 5 м (Бровко и др., 2002; Лабай и др., 2013, 2014; Лабай, 2015).

Водоем характеризуется уникальными флорой и фауной; в нем обитают многочисленные беспозвоночные и рыбы, видовое разнообразие которых здесь гораздо выше, чем во многих других заливах лагунного типа (Лабай, 2015). Обитающая в лагуне тихоокеанская устрица *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) (см.: Скарлато, 1981; Голиков и др., 1985; Лабай, 2015) является одним из массовых ценнообразующих представителей донного сообщества. Этот моллюск очень ценится местным населением за вкусовые качества. Однако в последние годы состояние устричных банок в лагуне существенно ухудшилось. В связи с этим целями

настоящего исследования являлись оценка обилия, размерного и возрастного состава *C. gigas*, а также анализ временных изменений данных характеристик с привлечением архивных сведений.

В 2019 г. было оценено современное состояние популяции устрицы в лагуне Буссе, в частности, определены удельные показатели обилия и размерно-возрастного состава. Численность (плотность поселения) оценивали с помощью метода площадного учета (Левин, 1994). Для анализа размерно-массовых характеристик у 430 особей измеряли высоту раковины и определяли прижизненную массу тела. Возраст моллюсков устанавливали по формуле, рассчитанной сотрудниками СахНИРО Т.А. Шпаковой и Д.Е. Чумаковым в 2013 г.; в этом же году ими был определен индивидуальный возраст моллюсков по радиальным срезам верхней створки раковины (Золотарев, 1980; Tanabe, Oba, 1988; Richardson et al., 1993; Kirby et al., 1998). Полученные данные сравнили с результатами исследования популяции *C. gigas* в 2010 г.

За период с 2010 по 2019 г. состояние популяции *C. gigas* значительно изменилось. Исследования, проведенные в июне 2019 г., показали, что запас устрицы уменьшился почти в 12 раз. Общая биомасса вида с 288 т снизилась до 24.1 т (промысловая биомасса – 3.8 т). В 2019 г. плотность поселения и биомасса устрицы на осушаемых во время отливов устричных банках в среднем составляли соответственно 54 экз/м² и 4 кг/м², что

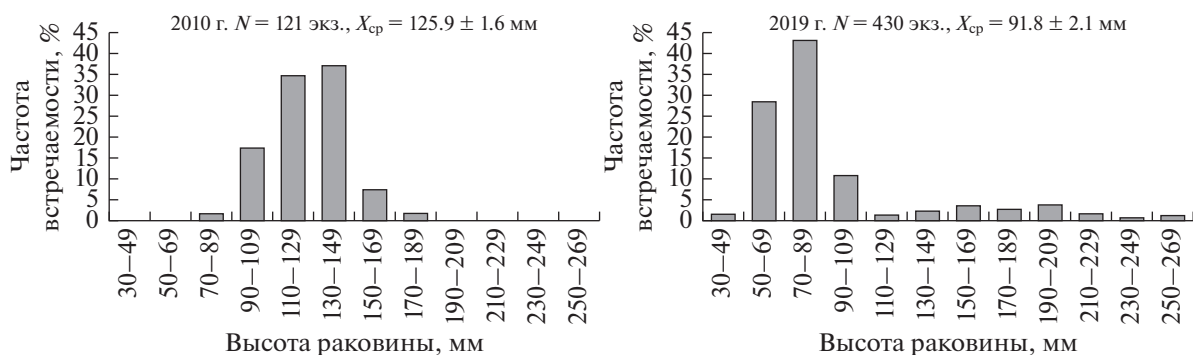


Рис. 1. Размерный состав *Crassostrea gigas* в 2010 и 2019 гг.

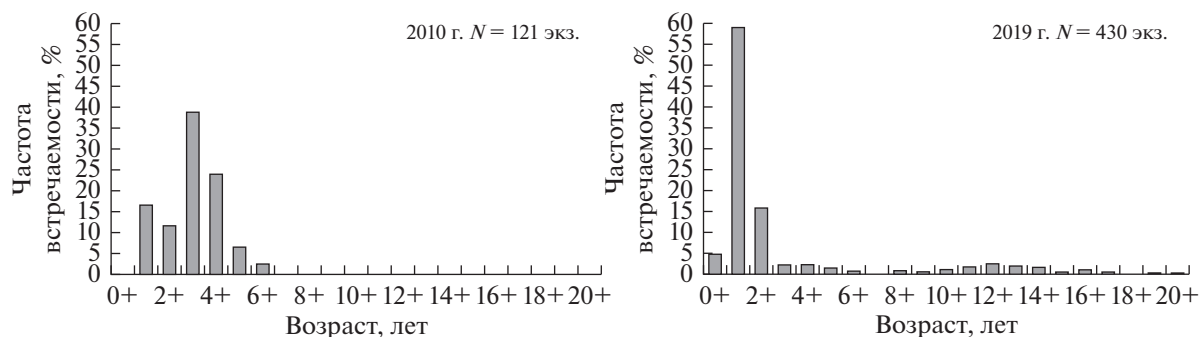


Рис. 2. Возрастной состав *Crassostrea gigas* в 2010 и 2019 гг.

ниже значений, зарегистрированных в 2010 г., соответственно в 3.3 и 9.3 раза. Основная часть популяции (84.4%) была представлена непромысловыми особями с высотой раковины менее 120 мм, что существенно отличалось от возрастного состава моллюсков в 2010 г. (рис. 1). В 2019 г. размер раковины варьировал от 41 до 265 мм (в среднем 91.8 ± 2.1 мм), при этом максимальная прижизненная масса тела устрицы составляла 982 г. В уловах преимущественно (59.1%) встречались моллюски в возрасте 1+ лет, в то время как в 2010 г. 62.8% приходилось на особей 3+ и 4+ лет (рис. 2).

Таким образом, результаты проведенного исследования свидетельствуют о снижении численности устрицы в лагуне. Наряду с этим за последнее десятилетие значительно изменилась размерно-возрастная структура поселения *C. gigas*, что обусловлено исчезновением наиболее крупных моллюсков, которые характеризуются высокой плодовитостью и способны поддержать репродуктивный потенциал популяции.

Бедственное положение поселения *C. gigas* на обнаженных во время максимального отлива устричных банках в южной части лагуны Буссе, скорее всего, является следствием браконьерского и, возможно, интенсивного любительского лова (с 2018 г. одному человеку разрешено добывать 50 устриц в сутки), ведущего к селективному изъ-

ятию из популяции крупных моллюсков. Подобная практика может привести к тому, что устричники исчезнут, а результатом прогрессирующего сокращения пополнения локальных поселений молодью может быть деградация популяции устрицы в лагуне Буссе. В связи с этим необходим ежегодный контроль численности моллюсков. *C. gigas* – вид с коротким жизненным циклом, она способна нереститься уже на 2–3-й год жизни. Очевидно, следует ограничить вылов устрицы, если не до полного восстановления популяции, то хотя бы на 2–3 года, в течение которых появится новая генерация моллюсков и запас этого вида постепенно восстановится.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит сотрудников лаборатории прибрежных исследований, принимавших участие в проведении учетной вододозной съемки в 2010 г., а также специалиста лаборатории аквакультуры беспозвоночных и водорослей Сахалинского филиала ФГБНУ “ВНИРО” (“СахНИРО”) Р.Т. Гон за помощь в сборе и обработке материала в 2019 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бровко П.Ф., Вялов А.Д.* Лагуна Буссе. Атлас береговой зоны Сахалина. Владивосток: ДВГУ–ПГУАП. 2002. 56 с.
- Бровко П.Ф., Микишин Ю.А., Рыбаков В.Ф. и др.* Лагуны Сахалина. Владивосток: Дальневост. гос. ун-т. 2002. 80 с.
- Геохимия лагуны Буссе на Сахалине // Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР / Под ред. Л.В. Фирсова. Новосибирск: Наука. 1975. Вып. 232. 89 с.
- Голиков А.Н., Скарлато О.А., Табунков В.Д.* Состав биоценозов верхних отделов шельфа южного Сахалина (Приложение к статье) // Биоценозы и фауна шельфа южного Сахалина. (Исслед. фауны морей). 1985. Т. 30 (38). 64 с.
- Задкова И.И., Фурсенко К.Б.* Первые результаты бурения донных осадков в лагуне Буссе и прилегающих озерах (о. Сахалин) // Вопр. геол. Сахалина и Курильских островов: Тр. Сахалин. комплексн. НИИ. 1974. Вып. 31. С. 102–115.
- Золотарев В.Н.* Продолжительность жизни двустворчатых моллюсков Японского и Охотского морей // Биол. моря. 1980. № 6. С. 3–12.
- Лабай В.С.* Видовой состав макрозообентоса лагун о. Сахалин // Изв. ТИНРО. 2015. Т. 183. С. 125–144.
- Лабай В.С., Атаманова И.А., Заварзин Д.С. и др.* Естественная история Сахалина и Курильских островов. Водоемы острова Сахалин: от лагун к озерам. Южно-Сахалинск: Гос. бюджетное учреждение культуры “Сахалинский областной краеведческий музей”. 2014. 208 с.
- Лабай В.С., Заварзин Д.С., Коновалова Н.В. и др.* Результаты комплексного исследования планктона и бентоса лагун южного Сахалина. Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях // Тр. СахНИРО. 2013. Т. 14. С. 153–179.
- Левин В.С.* Промысловая биология морских донных беспозвоночных и водорослей. СПб.: ПКФ “ОЮ-92”. 1994. 240 с.
- Скарлато О.А.* Двустворчатые моллюски умеренных широт западной части Тихого океана. Л.: Наука. 1981. 479 с.
- Kirby M.X., Soniat T.M., Spero H.J.* Stable isotope sclerochronology of pleistocene and recent oyster shells (*Crassostrea virginica*) // Palaios. 1998. V. 13. № 6. P. 560–569.
- Richardson C.A., Collis S.A., Ekaratne K. et al.* The age determination and growth rate of the European flat oyster, *Ostrea edulis*, in British waters determined from acetate peels of umbo growth lines // ICES J. Mar. Sci. 1993. V. 50. № 4. P. 493–500.
- Tanabe K., Oba T.* Latitudinal variation in shell growth patterns of *Phacosoma japonicum* (Bivalvia: Veneridae) from the Japanese coast // Mar. Ecol.: Prog. Ser. 1988. V. 47. № 1. P. 75–82.

The Status of the Pacific Oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793), Population in the Busse Lagoon, Sakhalin Island

A. Ch. Kim

*Sakhalin Branch, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (SakhNIRO),
Yuzhno-Sakhalinsk 693023, Russia*

The status of the aggregation of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) in the Busse Lagoon (Sakhalin Island) was assessed in 2019. The uncontrolled harvesting of this bivalve species caused its abundance to decline. The total oyster stock is estimated at 24.1 t; the commercial stock, at 3.8 t; the aggregation is dominated (84.4%) by non-harvestable individuals with a shell height smaller than 120 mm. For the conservation of the *C. gigas* population, it is suggested to restrict any use of oyster beds for 2–3 years until a new generation of oysters is produced.

Keywords: Pacific oyster, natural monument, Busse Lagoon, stock, Aniva Bay

УДК 582.259

***VAUCHERIA CORONATA* NORDSTEDT, 1879 (ОСНРОФУТА: ХАНТНОРФУСЕАЕ) – НОВЫЙ ДЛЯ РОССИИ ВИД ВОДОРΟΣЛЕЙ ИЗ БЕЛОГО МОРЯ**

© 2021 г. В. С. Вишняков*

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок 152742, Россия

*e-mail: aeonium25@mail.ru

Поступила в редакцию 27.03.2020 г.

После доработки 14.08.2020 г.

Принята к публикации 05.10.2020 г.

Vaucheria coronata Nordstedt, 1879 – ранее неизвестный в России вид водорослей, который был собран на литорали Кандалакшского залива Белого моря в июле 2019 г. Новые находки значительно расширили ареал этого вида в Северном Ледовитом океане.

Ключевые слова: *Vaucheria coronata*, макрофиты приливо-отливной зоны, литораль, Белое море

DOI: 10.31857/S013434752102011X

Род *Vaucheria* de Candolle (Ochrophyta: Xanthophyceae) представлен желто-зелеными водорослями с беспорядочно ветвящимися сифоновыми нитями, которые часто прикреплены к грунту многочисленными ризоидами. В настоящее время этот род содержит около 70 видов, обитающих в разнотипных морских, пресноводных и влажных почвенных биотопах, включая биотопы с нестабильными уровнем и/или соленостным режимом. Несмотря на довольно широкое распространение, род *Vaucheria* до сих пор слабо изучен, что обусловлено сложностью обнаружения его представителей на стадии оогамного полового процесса, признаки которого (число, форма, размеры, композиция гаметангиев) являются ключевыми при выделении таксонов ниже рода. Количество обнаруженных в России морских видов рода *Vaucheria* намного меньше, чем в некоторых других странах, заметно уступающих нашей стране по длине морской береговой линии. В акваториях Черного, Балтийского, Белого морей и моря Лаптевых в настоящее время насчитывают всего шесть видов этого рода (Вишняков, 2019). В данной работе описаны новые находки ранее неизвестного в России вида *Vaucheria coronata* Nordstedt, 1879 в Белом море и приведены сведения о морфологии этого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Образцы *Vaucheria coronata* были собраны А.Н. Шаровым в двух точках (биотопах) на границе верхнего и среднего горизонтов литорали Кандалакшского залива (Лоухский район, Респуб-

ка Карелия) в июле 2019 г. Они были представлены бархатистыми ковриками, которые состояли из плотно переплетенных фотосинтезирующих нитей водоросли и поверхностного слоя песчаного грунта, пронизанного ризоидами. Образцы, помещенные в пластиковые пробирки объемом 15 мл и зафиксированные 70% спиртом, были любезно переданы автору статьи. Для определения нити водоросли были очищены от частиц грунта и изучены с помощью светового микроскопа СНОЕС LM2000 (Opto-Edu Co. Ltd.). Микрофотографии получены с использованием цифровой камеры 9 Мп; выполнены стандартные морфометрические измерения. Изученные образцы размещены в коллекции водорослей в Лаборатории альгологии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН под номерами V-596 и V-597.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Vaucheria coronata Nordstedt, 1879: 177, Taf. 1: 1–9.

При первоописании тип не был выделен. Через год типовые экземпляры были выпущены в виде серии гербарных образцов (Wittrock, Nordstedt, 1880). Голотип был выбран Т.А. Кристенсен (Christensen, 1986, p. 275): Wittrock, Nordstedt, 1880, № 334a (Ботанический музей в Лунде, LD), причем при типификации была допущена опечатка: № 344. В соответствии со статьями 9.3 и 9.10 Международного кодекса номенклатуры водорослей, грибов и растений (Turland et al., 2018), выбранный образец должен считаться лектотипом, несмотря на то, что автором типификации

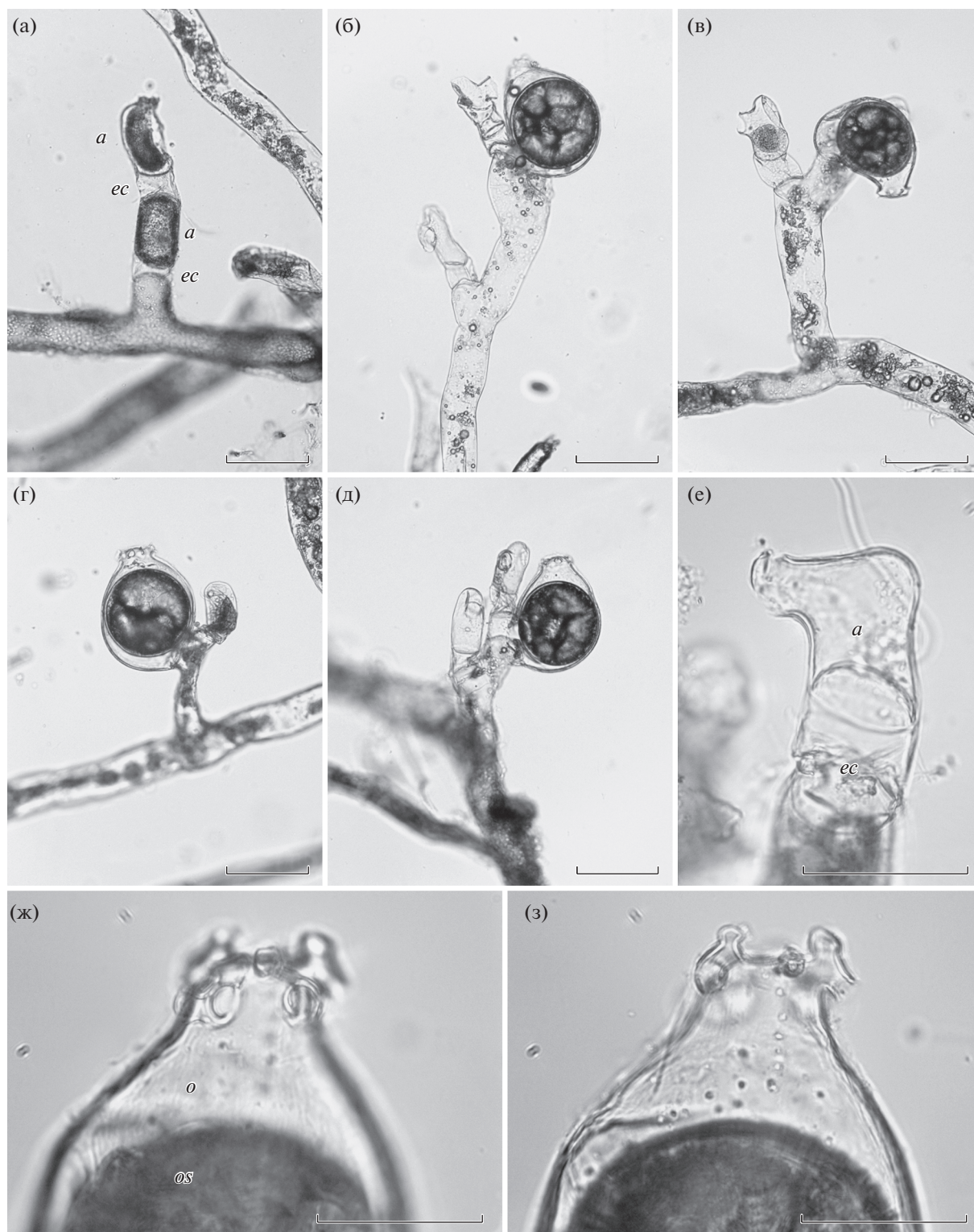


Рис. 1. Морфология *Vaucheria coronata* из Белого моря. а – латеральный вырост нити с апикальным и интеркалярным антеридиями, которые отделены друг от друга и от нити пустыми клетками; б–д – генеративные ветви, часто подверженные пролиферации; е – антеридий с широкой порой на конце субапикального выроста, под которым находится пустая клетка; ж, з – верхушка одного и того же оогония с корона-подобной структурой, несущей бифуркирующие папиллы. Условные обозначения: а – антеридий, ec – пустая клетка, o – оогоний, os – ооспора. Масштаб: а–д – 100 мкм, е–з – 30 мкм.

он назван голотипом. Лектотип выбран из оригинального материала в ситуации, когда название было обнародовано без голотипа.

Новые места обитания. Белое море, Канда-лакшский залив, губа Чупа, б. Медвежья, 66.351413° N, 33.604687° E, в приливо-отливной зоне, 24.07.2019 г., собрал А.Н. Шаров, V-596; вегетативные нити обильные, преимущественно стерильные. Кандалакшский залив, б. Круглая недалеко от биостанции “Картеш”, 66.337793° N, 33.635007° E, в приливо-отливной зоне, 22.07.2019 г., собрал А.Н. Шаров, V-597; вегетативные нити обильные, гаметангии в массе.

Морфология. Нити обоеполые, умеренно ветвящиеся, 32.5–72.5 мкм в диаметре. Мужские и женские гаметангии образуются, как правило, на коротких латеральных генеративных ветвях; редко антеридии могут образовываться апикально и интеркалярно на нитях или на их латеральных отростках (рис. 1а). Конец каждой генеративной ветви развивается в антеридий, отграниченный пустой клеткой. Оогоний не имеет собственной пустой отграничивающей клетки, как правило, с опозданием возникает из бокового выпячивания генеративной ветви непосредственно ниже пустой клетки антеридия (рис. 1г), что иногда приводит к заметному смещению антеридиальной системы. Частые пролиферации усложняют строение генеративных ветвей (рис. 1б, 1в, 1д). До возникновения оогония генеративная ветвь обычно продолжает боковой рост ниже пустой клетки антеридия и на конце формирует вторичный антеридий. Боковой рост генеративной ветви может возобновляться дважды. Антеридии короткоцилиндрические с закругленными верхушками размером 52.5–107.5 × 27.5–50 мкм. Каждый антеридий открывается одной, реже двумя широкими округлыми порами на коротких перпендикулярных или субапикальных выростах (рис. 1е). Оогонии прижаты к генеративным ветвям, косоовальные, несколько продленные к верхушкам; их размер 120–167.5 × 81.25–115 мкм. Каждый оогоний открывается (2)3–6(10) порами на простых или бифуркирующих папиллах, которые вместе образуют корона-подобную структуру (рис. 1ж, 1з). Ооспоры шаровидные и немного продолговатые, оливково-жёлтые в зрелом состоянии, не полностью заполняют оогонии; их размер 75–125 × 75–115 мкм.

V. coronata представляет собой легко распознаваемый вид благодаря многочисленным папиллам оогония, формирующим корона-подобную структуру, а это уникальный для рода признак. Морфология изученных образцов хорошо соответствует ранее опубликованным данным, однако акинеты, описанные в материалах из Нидерландов (Simons, 1974), не были обнаружены.

Вид *V. coronata* относится к секции *Piloboloideae* (Walz) Heering, включающей около 13 видов, которые широко распространены вдоль морских побережий, на маршевых лугах и в эстуариях. Изначально вид был описан из прол. Эресунн в Швеции (Nordstedt, 1879), в настоящее время известен как распространенный преимущественно в северной Атлантике. Часто встречается в разнообразных полуводных биотопах приливо-отливной зоны в Европе (Dangeard, 1939; Knutzen, 1973; Cullinane, 1974; Polderman, 1979; Gunnarsson, 1985; Christensen, 1987; Araújo et al., 2009), Северной Америке (Blum, 1972; Ott, Hommersand, 1974; Pecora, 1980; Schneider et al., 1993) и Гренландии (Christensen, 1987). В Белом море *V. coronata* был обнаружен совместно с *V. intermedia* Nordstedt (образец V-596) и кладофоральной водорослью *Rhizoclonium riparium* (Roth) Harvey. Эти типично литоральные виды ранее уже находили в Кандалакшском заливе (Кузнецов, Тарасов, 2008; Смирнова, Михайлова, 2013). Солёность вблизи новых мест обитания *V. coronata* составляла около 24‰, что соответствует широкому диапазону солёности (2.5–30‰), при котором вид может образовывать гаметангии (Christensen, 1987, 1988).

Новые находки *V. coronata* в Белом море дополняют знания о морских представителях этого рода в России и значительно расширяют ареал вида в Северном Ледовитом океане, где ранее его находили только в Норвегии: Тронхеймс-фьорд в Норвежском море (Van der Velde, 1976) и Вардё в Баренцевом море (Foslie, 1890). Обнаруженный нами вид, скорее всего, обычен в Белом море.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при реализации государственного задания ИБВВ РАН № АААА-А18-118012690096-1.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит А.Н. Шарова за сбор образцов в Кандалакшском заливе Белого моря.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вишняков В.С. *Vaucheria medusa* (Xanthophyceae) – новый для России вид из Финского залива // Бот. журн. 2019. Т. 104. № 5. С. 797–802.
- Кузнецов Е.А., Тарасов К.Л. Эукариотные водоросли // Каталог биоты Беломор. биол. ст. МГУ. М.: Товарищество науч. изд. КМК. 2008. С. 53–126.
- Смирнова Н.Р., Михайлова Т.А. Морские водоросли-макрофиты, обитающие в районе Морской биологической станции СПбГУ // Вестн. СПбГУ. Сер. 3. 2013. Вып. 2. С. 12–22.
- Araújo R., Bárbara I., Tibaldo M. et al. Checklist of benthic marine algae and cyanobacteria of northern Portugal // Bot. Mar. 2009. V. 52. № 1. P. 24–46.
- Blum J.L. *Vaucheriaceae*. North American flora. Ser. II. Part 8. New York: New York Botanical Garden. 1972. 64 p.
- Christensen T.A. Typification of the British salt- and brackish-water species of *Vaucheria* (Tribophyceae) // Br. Phycol. J. 1986. V. 21. P. 275–280.
- Christensen T.A. Seaweeds of the British Isles. V. 4. Tribophyceae (Xanthophyceae). London: British Museum (Nat. Hist.). 1987. 36 p.
- Christensen T.A. Salinity preference of twenty species of *Vaucheria* (Tribophyceae) // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1988. V. 68. № 3. P. 531–545.
- Cullinane J.P. Identification of the marine species of the genus *Vaucheria* in Ireland // Proc. R. Ir. Acad. Sect. B. 1974. V. 74. № 23. P. 403–410.
- Dangeard P.J.L. Le genre *Vaucheria*, spécialement dans la région du Sud-Ouest de la France // Botaniste. 1939. V. 29. P. 183–265.
- Foslie M.H. Contribution to knowledge of the marine algae of Norway. I. East-Finmarken. Tromsø: Tromsøpostens printing office. 1890. 186 p.
- Gunnarsson K. The genus *Vaucheria* (Xanthophyceae) in Iceland. I. Marine and brackish water species from West Iceland // Acta Bot. Isl. 1985. V. 8. P. 21–27.
- Knutzen J. Marine species of *Vaucheria* (Xanthophyceae) in South Norway // Norw. J. Bot. 1973. V. 20. № 2–3. P. 163–181.
- Nordstedt C.F.O. Algologiska småsaker. 2 // Bot. Not. 1879. V. 6. P. 177–190.
- Ott D.W., Hommersand M.H. *Vaucheriae* of North Carolina. I. Marine and brackish water species // J. Phycol. 1974. V. 10. № 4. P. 373–385.
- Pecora R.A. Observations on the genus *Vaucheria* (Xanthophyceae, Vaucheriales) from the Gulf of Mexico // Gulf Res. Rep. 1980. V. 6. № 4. P. 387–391.
- Polderman P.J.G. The saltmarsh algal communities in the Wadden area, with reference to their distribution and ecology in N.W. Europe. I. The distribution and ecology of the algal communities // J. Biogeogr. 1979. V. 6. № 3. P. 225–266.
- Schneider C.W., MacDonald L.A., Cahill J.F. Jr., Heminway S.W. The marine and brackish water species of *Vaucheria* (Tribophyceae, Chrysophyta) from Connecticut // Rhodora. 1993. V. 95. № 881. P. 97–112.
- Simons J. *Vaucheria birostris* n.sp. and some further remarks on the genus *Vaucheria* in the Netherlands // Acta Bot. Neerl. 1974. V. 23. № 4. P. 399–413.
- Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R. et al. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. Glashütten: Koeltz Botanical Books. 2018. 253 p.
- Van der Velde G. New records of marine Turbellaria from Norway // Zool. Meded. 1976. V. 49. P. 293–298.
- Wittrock V., Nordstedt O. Algae aquae dulcis exsiccatae. Fasc. 7. Lund: Excudit Fr. Berling, Reg. Acad. Typogr. 1880. № 301–350.

First Records of *Vaucheria coronata* Nordstedt, 1879 (Ochrophyta: Xanthophyceae) from the White Sea

V. S. Vishnyakov

I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 152742, Russia

In July 2019, *Vaucheria coronata* Nordstedt, 1879, an algal species previously unknown in Russia, was collected in the intertidal zone of Kandalaksha Gulf, the White Sea. The new records significantly expand the range of the species in the Arctic Ocean.

Keywords: *Vaucheria coronata*, intertidal macrophytes, littoral, White Sea