

ISSN 0134-3475

Том 49, Номер 5

Сентябрь - Октябрь 2023



БИОЛОГИЯ МОРЯ

www.sciencejournals.ru



СОДЕРЖАНИЕ

Том 49, номер 5, 2023

Оригинальные статьи

- Микотоксины в макроводорослях Кандалакшского залива Белого моря при естественном и экспериментальном отчуждении с субстрата
А. А. Буркин, Г. П. Кононенко 287
- Флористические находки в заливе Петра Великого Японского моря
О. С. Белоус, А. В. Скрипцова 293
- Микросателлиты и главный комплекс гистосовместимости атлантического моржа *Odobenus rosmarus rosmarus* (Linnaeus, 1758) на лежбищах Баренцева моря
И. Г. Мецкерский, С. И. Мецкерский, Н. В. Крюкова, С. М. Артемьева, А. И. Исаченко, Р. Е. Лазарева, А. И. Шевелев, В. В. Рожнов 303
- Домоевая кислота в лабораторных культурах диатомовых водорослей рода *Pseudo-nitzschia* Н. Peragallo in Н. Peragallo & М. Peragallo, 1900 и пробах моллюсков из российских вод Японского моря и тихоокеанских вод Камчатки
И. В. Стоник, Р. С. Попов, А. П. Цурпало, П. С. Дмитренко, М. Ю. Щелканов, Т. Ю. Орлова 313
- Особенности биологии атлантической трески *Gadus morhua* L., 1758 (Gadiformes: Gadidae) Мурманского побережья: расовый состав и промысел
А. Н. Строганов, Н. А. Ярагина, Е. А. Филина, Е. В. Пономарева 319
- Колониально гнездящиеся птицы (Ржанкообразные Charadriiformes: Чайковые Laridae) залива Петра Великого Японского моря
И. М. Тунов, И. О. Катин 333
- Современные изменения в размерно-возрастной структуре популяции средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868) на юго-западном шельфе Крыма
Е. Б. Мельникова, Н. С. Кузьминова, А. В. Мельников 340
-

Краткие сообщения

- Случай обнаружения у моллюска *Hydrobia acuta* (Draparnaud, 1805) метацеркарий трематоды рода *Pygidiopsis* Looss, 1907 в Черном море
Ю. В. Белоусова 349
- Заболевание приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) в хозяйствах марикультуры Приморья, вызываемое простейшими рода *Perkinsus* Levine, 1978
Т. Е. Буторина, Е. Д. Дегтева 353
-
-

Contents

Volume 49, No 5, 2023

Original papers

- Mycotoxins in Macroalgae from the Kandalaksha Gulf of the White Sea after Natural and Experimental Alienation from the Substrate
A. A. Burkin and G. P. Kononenko 287
- Macroalgal Flora Findings in Peter the Great Bay, of the Sea of Japan
O. S. Belous and A. V. Skriptsova 293
- Microsatellites and the Major Histocompatibility Complex of the Atlantic Walrus *Odobenus rosmarus rosmarus* (Linnaeus, 1758) in Haulouts of the Barents Sea
I. G. Meschersky, S. I. Meschersky, N. V. Kryukova, S. M. Artemyeva, A. I. Isachenko, R. E. Lazareva, A. I. Shevelev, and V. V. Rozhnov 303
- Domoic Acid in Algal Cultures of the Diatom Genus *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo in H. Peragallo & M. Peragallo, 1900 and in Bivalve Samples from the Russian Waters of the Sea of Japan and the Pacific Waters of Kamchatka
I. V. Stonik, R. S. Popov, A. P. Tsurpalo, P. S. Dmitrenok, M. Yu. Shchelkanov, and T. Yu. Orlova 313
- Biological Features of Atlantic Cod *Gadus Morhua* L., 1758 (Gadiformes: Gadidae) of the Murmansk Coast: Race Composition and Fishing
A. N. Stroganov, N. A. Yaragina, E. A. Filina, and E. V. Ponomareva 319
- Colonial Nesting Sea Birds (Charadriiformes: Laridae) of Peter the Great Bay, the Sea of Japan
I. M. Tiunov and I. O. Katin 333
- Recent Variations in the Size and Age Structure of the Population of Horse Mackerel *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868) on the South-Western Shelf of Crimea
E. B. Melnikova, N. S. Kuzminova, and A. V. Melnikov 340
-

Brief notes

- A Case of Detection of Trematode Metacercaria *Pygidiopsis* Looss, 1907 in the mollusc *Hydrobia acuta* (Draparnaud, 1805) in the Black Sea
Yu. V. Belousova 349
- The Disease of the Scallop *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) in the Mariculture Farms of Prymorye Caused by Protozoa of the Genus *Perkinsus* Levine, 1978
T. E. Boutorina and E. D. Degteva ,353
-
-

УДК 582.272:632.4.01/.08:57.022:543.9

МИКОТОКСИНЫ В МАКРОВОДОРОСЛЯХ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ ПРИ ЕСТЕСТВЕННОМ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОМ ОТЧУЖДЕНИИ С СУБСТРАТА

© 2023 г. А. А. Буркин¹ (ORCID: 0000-0002-5674-2818), Г. П. Кононенко^{1, *} (ORCID: 0000-0002-9144-615X)

¹Всероссийский научно-исследовательский институт экспериментальной ветеринарии
им. К.И. Скрябина и Я.Р. Коваленко, Москва, 123022 Россия

*e-mail: kononenkogp@mail.ru

Поступила в редакцию 08.07.2022 г.

После доработки 09.03.2023 г.

Принята к публикации 30.03.2023 г.

В одном из экотопов Кандалакшского залива Белого моря методом непрямого конкурентного иммуноферментного анализа проведена оценка содержания низкомолекулярных метаболитов микроорганизмов (микотоксинов) в водорослях-макрофитах, отобранных с субстратов, из штормовых выбросов и после длительного выдерживания в почве. У *Fucus distichus*, *F. serratus*, *F. vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum* из выбросов концентрации всех анализируемых токсичных веществ были единообразно снижены по сравнению с таковыми в живых талломах. Для *Laminaria digitata*, *Saccharina latissima* и *Ahnfeltia plicata*, в живых особях которых микотоксины не встречались или были крайне редкими, в выбросах выявлены случаи контаминации цитринином, микофеноловой кислотой, эмодином и стеригматоцистином. После 12 мес. выдерживания в почве в образцах *F. distichus* удалось определить лишь 9 компонентов из 16 анализируемых. У *F. serratus*, *F. vesiculosus*, *A. nodosum* и *Pelvetia canaliculata* выявлены только эмодин, микофеноловая кислота, альтернариол и эргоалкалоиды.

Ключевые слова: морские водоросли, штормовые выбросы, микотоксины, почвенная деструкция, иммуноферментный анализ

DOI: 10.31857/S0134347523050054, EDN: EOMHDR

Беломорские водоросли, как часть общей экосистемы севера России, активно участвуют в круговороте питательных веществ и структурировании окружающей среды (Возжинская, 1967; Максимова, Мюге, 2007; Човган, Малавенда, 2017). В последние десятилетия на одном из участков побережья Кандалакшского залива они стали приоритетными объектами экологических и биологических исследований. В водорослях обнаружено более 300 видов грибов и грибоподобных организмов (Бубнова и др., 2014). Для типичных представителей семейств Fucaceae и Laminariaceae подробно описан состав микобиоты (Бубнова, Киреев, 2009; Коновалова, Бубнова, 2011). В живых талломах фукоидов найдены метаболиты, свойственные токсигенным микромицетам родов *Fusarium* Link, *Alternaria* Nees, *Penicillium* Link, *Aspergillus* P. Micheli ex Haller, *Myrothecium* Tode, *Cladosporium* Link, и показано отсутствие этих микотоксинов у ламинариевых водорослей (Буркин и др., 2020, 2021).

У верхней границы приливно-отливной зоны участка побережья можно наблюдать протяжен-

ные многослойные слежавшиеся валы из водорослей, вынесенных из воды на осушную полосу. Специфические биоценозы, формируемые штормовыми выбросами при круглогодичных резких колебаниях внешних факторов, становятся доступным субстратом для многообразных аэрофильных и микроаэрофильных микроорганизмов. Для свободноживущих бактерий и грибов давно известна способность трансформировать микотоксины в контаминированных растительных объектах (Bakutis et al., 2005; Nathout, Aly, 2014; Ji et al., 2016; Taheur et al., 2019). Успех в поиске таких организмов чаще достигается при сканировании штаммов из почвенной микобиоты (He et al., 2008; Wilson et al., 2017). В связи с этим представляла интерес микотоксикологическая оценка водорослей после продолжительного контакта с сообществами подобных микроорганизмов.

Цель работы — оценка содержания микотоксинов в бурых и красных водорослях, отобранных с субстратов, из зоны естественного отчуждения и в талломах фукусовых водорослей после длительного выдерживания в почве.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объектами исследования стали бурые водоросли семейства Fucaceae: *Fucus distichus* Linnaeus, *F. serratus* Linnaeus, *F. vesiculosus* Linnaeus, *Ascophyllum nodosum* (Linnaeus) Le Jolis, *Pelvetia canaliculata* (Linnaeus) Decaisne & Thuret; семейства Laminariaceae: *Laminaria digitata* (Hudson) J.V. Lamouroux, *Saccharina latissima* (Linnaeus) C.E. Lane, C. Mayes, Druehl & G.W. Saunders; красные водоросли: *Ahnfeltia plicata* (Hudson) E.M. Fries (семейство Ahnfeltiaceae) и *Palmaria palmata* (Linnaeus) F. Weber & D. Mohr (Palmariaceae). Образцы взяты с участка прибрежной зоны пролива Великая Салма Кандалакшского залива Белого моря (66°31' N 33°11' E). Отбор материала проводили во второй половине августа—первой половине сентября 2020 и 2021 гг. Живые особи снимали с субстрата при отливе (группа I). Талломы без повреждений структуры и внешних признаков гниения отбирали из штормовых выбросов у верхней границы литорали (группа II). Для моделирования процессов, происходящих с водорослями при контакте с почвой, использовали метод изоляции в сетчатых мешочках (Verhoet, 1995). Свежесобранные особи *F. distichus*, *F. serratus*, *F. vesiculosus*, *A. nodosum*, *P. canaliculata* закладывали в мешочки из тонкой хлопчатобумажной ткани, помещали под слой лесной почвы у основания валуна на глубину около 10 см и извлекали для анализа через 12 мес. (группа III).

Пробоподготовка и выполнение анализа не отличались от описанных ранее (Кононенко и др., 2022). Образцы в полевых условиях высушивали на воздухе при 15–20°C, транспортировали и измельчали в лабораторной мельнице. Для экстракции применяли смесь ацетонитрила и воды в объемном соотношении 84 : 16 при расходе 10 мл на 1 г навески. Экстракты после 10-кратного разбавления буферным раствором анализировали с помощью аттестованных коммерческих и исследовательских иммуноферментных тест-систем (Россия). Нижние пределы количественных измерений в условиях непрямого конкурентного иммуноферментного анализа соответствовали 85%-ному уровню связывания антител. Среди определяемых микотоксинов были Т-2 токсин (Т-2), диацетоксисцирпенон (ДАС), дезоксиниваленон (ДОН), зеараленон (ЗЕН), фумонизины группы В (ФУМ), альтернариол (АОЛ), охратоксин А (ОА), цитринин (ЦИТ), стеригматоцистин (СТЕ), афлатоксин В₁ (АВ₁), циклопиазоновая кислота (ЦПК), микофеноловая кислота (МФК), эргоалкалоиды (ЭА), эмодин (ЭМО), PR-токсин (PR) и роридин А (РОА). Данные обсчитывали в программе Microsoft Office Excel и представляли в виде средних арифметических значений.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В талломах фукоидов *Fucus distichus*, *F. serratus*, *F. vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum* и *Pelvetia canaliculata*, отобранных с субстрата (группа I), регулярно, хотя и с разной частотой, обнаруживали все анализируемые микотоксины (табл. 1, 2). В образцах из выбросов (группа II) профиль микотоксинов претерпел значительные изменения — содержание всех анализированных веществ и частота их выявления были снижены. У *F. serratus* и *A. nodosum* многие микотоксины были обнаружены лишь у нижних пределов метода или их вообще не удалось определить (например, ЦПК, PR и РОА). Даже в тех случаях, когда во всех исследованных образцах микотоксины были выявлены (например, у *F. vesiculosus*), всегда имело место значительное снижение их содержания.

Живые особи *Laminaria digitata* (9 образцов) и *Saccharina latissima* (5 образцов) были свободны от микотоксинов. Однако в выбросах у *L. digitata* в одном из 12 анализированных экземпляров был определен ЭМО в количестве 51 нг/г, а в более объемной выборке *S. latissima* девять образцов содержали ЭМО и шесть — МФК со средними значениями 25 и 66 нг/г соответственно (табл. 2).

У *Palmaria palmata*, взятых как с живого субстрата (6 образцов), так и из выбросов (8 образцов), микотоксины не были найдены. Практически нулевой фон имели живые водоросли *Ahnfeltia plicata* с единственным случаем выявления ЭМО, а в выбросах в почти половине образцов наблюдалась контаминация ЦИТ и в немногих случаях — ЭМО и СТЕ (табл. 2).

После годичной экспозиции в почве фукусковые водоросли (группа III) сохранили морфологические особенности и могли быть надежно идентифицированы, хотя и выглядели заметно потемневшими. При анализе у всех пяти видов контаминация была значительно снижена. В образцах *F. distichus* удалось определить лишь 9 компонентов из 16 анализированных, у *F. serratus* и *F. vesiculosus* — только ЭМО с единичными случаями АОЛ и ЭА, у *A. nodosum* — МФК, у *P. canaliculata* — МФК и ЭМО (табл. 1, 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Для живых особей видов семейства Fucaceae — *Fucus distichus*, *F. serratus*, *F. vesiculosus*, *Ascophyllum nodosum*, *Pelvetia canaliculata* — в целом наблюдалось соответствие с полученными ранее данными (Буркин и др., 2021; Кононенко и др., 2022). После естественного отчуждения этих организмов эффект снижения концентрации микотоксинов наблюдался как общая тенденция. Однако совершенно очевидно, что в сборы неизбежно попадали как недавно выброшенные водоросли, так и после неопределенно длительного пребывания

Таблица 1. Встречаемость и содержание (мин.–макс., **средн.**, нг/г) микотоксинов в талломах водорослей рода *Fucus* – живых (I), из штормовых выбросов (II) и после длительного выдерживания в почве (III)

Микотоксин	<i>F. distichus</i>			<i>F. serratus</i>			<i>F. vesiculosus</i>		
	I n = 9	II n = 19	III n = 6	I n = 8	II n = 15	III n = 5	I n = 7	II n = 18	III n = 4
Т-2	9* 540–3670 1550	7* 40–1000 365	–	8* 445–6310 2980	3* 6–26 14	–	7* 1550–5890 3620	18* 24–1670 640	–
ДАС	9* 24500–39800 33500	9* 160–38000 19000	2* 220, 225	8* 25100–39800 32700	6* 210–1550 525	–	7* 27500–38000 32500	18* 5070–36300 18700	–
ДОН	9* 15800–26300 20800	7* 1200–17800 9840	–	8* 13000–32700 23000	1* 200	–	7* 10000–28200 19400	18* 760–20900 7200	–
ЗЕН	9* 830–3800 2140	7* 66–1260 615	–	8* 1480–4370 2960	2* 12, 135	–	7* 2660–4120 3440	18* 315–3980 1580	–
ФУМ	9* 1880–12600 5380	7* 225–3160 1470	–	8* 3160–15500 8270	5* 25–195 87	–	7* 3390–10500 7480	18* 100–7760 2630	–
АОЛ	9* 3350–10000 5570	7* 240–4900 1690	4* 16–30 22	8* 5620–11600 8960	6* 11–525 155	1* 16	7* 6530–12000 9040	18* 79–10900 2500	1* 40
ОА	9* 160–1000 360	7* 40–415 220	–	8* 215–1290 750	5* 8–16 11	–	7* 670–1120 900	18* 14–400 125	–
ЦИТ	9* 7670–38000 20000	7* 4070–15800 10600	2* 35, 55	8* 10000–61700 34700	2* 155, 210	–	7* 12600–48400 23600	18* 190–11200 4230	–
СТЕ	9* 1120–4630 2480	7* 400–3240 1960	2* 12, 20	8* 1300–7080 4220	6* 17–105 64	–	7* 3310–6610 4700	18* 200–5310 1960	–
АВ ₁	9* 79–465 200	7* 32–250 130	3* 2–4 3	8* 70–600 410	3* 1–23 9	–	7* 325–500 385	18* 39–445 210	–
ЦПК	9* 6760–18200 13100	7* 1200–12300 6170	2* 150, 320	8* 12300–25100 19400	–	–	7* 16600–25100 21400	18* 1260–24000 10100	–
МФК	9* 6170–25100 11200	8* 15–10000 5090	3* 32–160 88	8* 12000–38500 24300	5* 12–50 22	–	7* 8320–30900 18800	18* 615–14100 5760	–
ЭА	9* 20400–46200 29300	7* 7940–41700 27400	2* 4, 5	8* 30500–66100 51200	8* 5–250 51	1* 5	7* 30200–66000 49000	18* 1620–51900 23000	–
ЭМО	9* 4840–12600 7340	7* 2510–9330 6390	3* 40–62 47	8* 6100–14100 10700	6* 35–280 135	4* 34–42 39	7* 6170–12000 8520	18* 710–10000 3800	4* 51–250 150
PR	9* 24500–33100 28900	7* 20000–31600 28300	–	8* 26300–32400 29600	2* 1000, 2000	–	7* 25100–32700 29700	18* 6310–29500 20100	–
РОА	9* 2500–10000 4800	7* 775–3630 2240	–	8* 1260–12600 6310	2* 32, 32	–	7* 1200–9620 5110	18* 140–6030 1475	–

*Число образцов, содержащих микотоксин.

Примечание. Расшифровка сокращенных названий метаболитов приведена в разделе “Материал и методика”; здесь и в табл. 2: n – общее число образцов, * – число образцов, содержавших микотоксин, “–” – микотоксин не обнаружен.

Таблица 2. Встречаемость и содержание (мин.–макс., **средн.**, нг/г) микотоксинов в талломах бурых водорослей и *Ahnfeltia plicata* – живых (I), из штормовых выбросов (II) и после длительного выдерживания в почве (III)

Микотоксин	<i>Ascophyllum nodosum</i>			<i>Pelvetia canaliculata</i>		<i>Saccharina latissima</i>		<i>Ahnfeltia plicata</i>	
	I n = 6	II n = 8	III n = 5	I n = 6	III n = 5	I n = 5	II n = 21	I n = 8	II n = 26
Т-2	6* 10–21 14	1* 12	–	2* 20, 38	–	–	–	–	–
ДАС	6* 7940–25000 13900	2* 500, 2000	–	3* 315–17800 8870	–	–	–	–	–
ДОН	6* 1000–1880 1390	2* 75, 250	–	3* 125–1290 735	–	–	–	–	–
ЗЕН	6* 115–220 150	2* 13, 48	–	4* 13–160 74	–	–	–	–	–
ФУМ	6* 265–560 460	1* 120	–	2* 210, 315	–	–	–	–	–
АОЛ	6* 300–760 495	2* 21, 81	–	4* 15–600 235	–	–	–	–	–
ОА	6* 36–63 46	2* 13, 17	–	4* 6–12 10	–	–	–	–	–
ЦИТ	6* 630–2570 1480	2* 135, 200	–	4* 31–42 35	–	–	–	–	10* 11–67 23
СТЕ	6* 100–1000 295	2* 40, 56	–	3* 14–30 24	–	–	–	–	1* 50
АВ ₁	6* 8–16 11	2* 3, 8	–	5* 2–5 3	–	–	–	–	–
ЦПК	6* 335–1180 775	1* 130	–	1* 89	–	–	–	–	–
МФК	6* 210–1000 600	2* 33, 160	3* 16–25 22	2* 56, 78	5* 23–37 30	–	6* 23–205 66	–	–
ЭА	6* 125–4680 1530	3* 5–6 5	–	2* 1, 3	–	–	–	–	–
ЭМО	6* 210–2000 900	2* 24, 25	–	2* 12, 25	3* 32–40 35	–	9* 11–52 25	1* 36	3* 32–77 56
PR	6* 3800–21900 10700	–	–	5* 300–5010 1400	–	–	–	–	–
РОА	6* 29–100 64	–	–	3* 25–71 42	–	–	–	–	–

вне водной среды. Именно этим можно объяснить как отсутствие отдельных метаболитов и расширение диапазона выявленных количеств, так и слабовыраженные отличия от живых талломов.

Снижение содержания микотоксинов в водорослях из выбросов могло быть следствием как перестройки внутренних биохимических процессов из-за стрессового влияния смены внешних условий, так и участия бактерий и грибов, способных разрушать эндогенный комплекс микотоксинов (Буркин, Кононенко, 2021). Дальнейшее изучение сообществ бактерий и грибов, активно влияющих на метаболический статус морских организмов, может иметь важное значение для понимания общих механизмов их ответных реакций на воздействие биотических и абиотических факторов.

У ламинариевых водорослей *Laminaria digitata* и *Saccharina latissima* и красных водорослей *Palmaria palmata* и *Ahnfeltia plicata*, взятых из естественной среды обитания, микотоксины практически отсутствовали, что было вполне ожидаемым, так как наблюдалось неоднократно на протяжении нескольких лет (Буркин и др., 2020, 2021; Кононенко и др., 2022). При этом ламинариевые водоросли и *A. plicata* из выбросов оказались контаминированными, хотя и в разной степени. Появление в них ЦИТ, МФК, ЭМО и СТЕ могло быть вызвано вторичным инфицированием аэрофильными продуцентами, среди которых известны представители многих родов, в частности, *Penicillium*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Chaetomium* Kunze, *Trichoderma* Pers. и *Phoma* Saccardo (Xin et al., 2009; Christiansen et al., 2021). У *P. palmata* из выбросов микотоксины не были обнаружены, хотя в составе поверхностной микобиоты этой водоросли выявлено множество видов грибов-сапротрофов, в том числе имеющих наземное распространение (Коваленко и др., 2020).

Каких-либо сведений о составе микобиоты морских макрофитов, находящихся вне естественных условий, нам найти не удалось, однако уже выявлено 18 разных морфотипов грибов, в том числе новых для Белого моря видов, в перезимовавших остатках галофитов, отобранных в зоне выбросов (Бубнова, 2016).

Таким образом, у фукусовых водорослей из штормовых выбросов и после длительного контакта с почвой обнаружено значительное снижение содержания микотоксинов по сравнению с особями из естественной среды. Полученные сведения открывают путь к поиску микроорганизмов, способных эффективно трансформировать эти вещества для снижения рисков интоксикации животных. Макрофиты, взятые с живого субстрата, как и выбросы с открытых прибойных берегов, традиционно используются местным населением для удобрения почвы сельскохозяйственных угодий,

и факт снижения их контаминации следует расценивать как положительный.

Полученные новые сведения, важные как с научной, так и с практической стороны, несомненно указывают на необходимость расширения микотоксикологических исследований, включающих все многообразие морских водорослей, типичных для данной экосистемы, а также из других местобитаний.

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

- Бубнова Е.Н. Новые для Белого моря виды морских грибов // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 2016. № 4. С. 41–44.
- Бубнова Е.Н., Грум-Гржимайло О.А., Коновалова О.П., Марфенина О.Е. 50 лет микологических исследований на Беломорской биостанции им. Н.А. Перцова: основные направления, итоги, перспективы // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 2014. № 1. С. 29–46.
- Бубнова Е.Н., Киреев Я.В. Сообщества грибов на талломах бурых водорослей рода *Fucus* в Кандалакшском заливе Белого моря // Микол. фитопатол. 2009. Т. 43. Вып. 5. С. 388–397.
- Буркин А.А., Кононенко Г.П. Феномен смещения профиля токсинов микромицетов в бурых водорослях из штормовых выбросов. Тезисы докладов Всероссийской конференции “Биология водных экосистем в XXI веке: факты, гипотезы, тенденции”, Борок, 22–26 ноября 2021 г. – Ярославль: Филигрань. 2021. С. 32.
- Буркин А.А., Кононенко Г.П., Георгиев А.А., Георгиева М.Л. Особенности накопления микотоксинов в макрофитах Белого моря // Современная микология в России. 2020. Т. 8. С. 100–102.
- Буркин А.А., Кононенко Г.П., Георгиев А.А., Георгиева М.Л. Токсичные метаболиты микромицетов в бурых водорослях семейств Fucaceae и Laminariaceae из Белого моря // Биол. моря. 2021. Т. 47. № 1. С. 40–44.
- Возжинская В.Б. Изучение экологии и распределения водорослей в Кандалакшском заливе Белого моря // Океанология. 1967. Вып. 6. С. 1108–1118.
- Коваленко М.И., Бубнова Е.Н., Георгиева М.Л. Грибы, ассоциированные с красной водорослью *Palmaria palmata* (L.) F. Weber & D. Mohr, на примере Кандалакшского залива Белого моря // Труды VIII Международной научно-практической конференции “Морские исследования и образование

- (MARESEDU–2019)”, Т. 2 (3): [сборник]. Тверь: ПолиПРЕСС. 2020. С. 440–443.
- Коновалова О.П., Бубнова Е.Н. Грибы на бурых водорослях *Ascophyllum nodosum* и *Pelvetia canaliculata* в Кандалакшском заливе Белого моря // Микол. фитопатол. 2011. Т. 45. Вып. 3. С. 240–248.
- Кононенко Г.П., Буркин А.А., Георгиев А.А., Георгиева М.Л. Микотоксины в макроводорослях из пролива Великая Салма Кандалакшского залива Белого моря // Биол. моря. 2022. Т. 48. № 1. С. 53–61.
- Максимова О.В., Мюге Н.С. Новые для Белого моря формы фукоидов (Fucales, Флаеорхусеае): морфология, экология, происхождение // Ботан. журн. 2007. Т. 92. № 7. С. 965–986.
- Човган О.В., Малавенда С.С. Роль макрофитов как субстрата в формировании литоральных эпизооценозов Белого моря // Вест. Мурман. гос. техн. ун-та. 2017. Т. 20. № 2. С. 390–400.
- Bakutis B., Baliukonienė V., Paškevičius A. Use of biological method for detoxification of mycotoxins // Botanica Lithuanica. 2005. Suppl. 7. P. 123–129.
- Christiansen J.V., Isbrandt T., Petersen C. et al. Fungal quinones: diversity, producers, and application of quinones from *Aspergillus*, *Penicillium*, *Talaromyces*, *Fusarium*, and *Arthrinium* // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2021. V. 105. P. 8157–8193.
- Hathout A.S., Aly S.E. Biological detoxification of mycotoxins: A review // Ann. Microbiol. 2014. V. 64. № 3. P. 905–919.
- He C., Fan Y., Liu G., Zhang H. Isolation and identification of a strain of *Aspergillus tubingensis* with deoxynivalenol biotransformation capability // Int. J. Mol. Sci. 2008. № 9. P. 2366–2375.
- Ji C., Fan Y., Zhao L. Review on biological degradation of mycotoxins // Animal Nutrition. 2016. № 2. P. 127–133.
- Taheur F.B., Kouidhi B., Al Qurashi Y.M.A. et al. Review: Biotechnology of mycotoxin detoxication using microorganisms and enzymes // Toxicon. 2019. V. 160. P. 12–22.
- Verhoet H.A. Litter bag method // Methods in Applied Soil Microbiology and Biochemistry. Waltham: Academic Press. 1995. P. 485–487.
- Wilson N.M., McMaster N., Gantulga D. et al. Modification of the mycotoxin deoxynivalenol using microorganisms isolated from environmental samples // Toxins. 2017. V. 9. P. 141.
- Xin Z.-H., Wang W.-L., Zhang Y.-P. et al. Pennicitrinone D, a new citrinin dimer from the halotolerant fungus *Penicillium notatum* B-52 // J. Antibiotics. 2009. V. 62. P. 225–227.

Mycotoxins in Macroalgae from the Kandalaksha Gulf of the White Sea after Natural and Experimental Alienation from the Substrate

A. A. Burkin^a and G. P. Kononenko^a

^aSkryabin and Kovalenko All-Russian Research Institute of Experimental Veterinary Medicine Federal Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Moscow, 123022 Russia

Samples of macrophyte algae were collected from an ecotope of Kandalaksha Gulf, the White Sea. These algae were selected from substrates, storm wracks and after long-term storage in the soil, and they were assessed by indirect competitive enzyme immunoassay for the presence of low-molecular metabolites of micromycetes (mycotoxins). In *Fucus distichus*, *F. serratus*, *F. vesiculosus*, and *Ascophyllum nodosum*, the concentrations of all analyzed toxic substances from storm wracks were uniformly reduced compared to those in living thalli. For *Laminaria digitata*, *Saccharina latissima* and *Ahnfeltia plicata*, in living individuals of which mycotoxins were not found or were extremely rare, cases of contamination with citrinin, mycophenolic acid, emodin and sterigmatocystin were found in storm wracks. After 12 months of burial in soil *F. distichus* samples had only 9 components out of 16 analyzed. In *F. serratus*, *F. vesiculosus*, *A. nodosum*, and *Pelvetia canaliculata*, only emodin, mycophenolic acid, alternariol, and ergot alkaloids were determined.

Keywords: macroalgae, storm emissions, mycotoxins, soil degradation, enzyme immunoassay

УДК 582.26/.27

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2023 г. О. С. Белоус¹, * (ORCID: 0000-0001-5540-8044), А. В. Скрипцова¹ (ORCID: 0000-0001-5943-4522)

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

*e-mail: ksu_bio@mail.ru

Поступила в редакцию 30.01.2023 г.

После доработки 05.04.2023 г.

Принята к публикации 09.06.2023 г.

Статья продолжает серию публикаций о новых и малоизвестных макроводорослях зал. Петра Великого Японского моря. Из 8 видов, найденных в исследуемом районе с февраля по июль в 2021–2022 гг., выявлено 6 новых для зал. Петра Великого, из которых 3 вида также являются новыми и для флоры дальневосточных морей России; 2 вида ранее уже отмечали в заливе, но без описания. Приведены подробные описания и иллюстрации всех обнаруженных видов.

Ключевые слова: *Chordaria chordaeformis*, *Planosiphon gracilis*, *Petroderma maculiforme*, *Acrochaetium microscopicum*, *Ptilocladia japonica*, *Polysiphonia stricta*, *Colaconema rhizoidea*, *Meiodiscus conrescens*, залив Петра Великого, флористические находки

DOI: 10.31857/S0134347523050029, EDN: EPDDDH

Зал. Петра Великого, расположенный на юге Приморья между мысом Поворотный и устьем р. Туманная, является самым большим заливом Японского моря у российских берегов. По своим гидрологическим характеристикам он уникален. Залив омывается холодным Приморским течением, однако в летне-осенний период в него проникает теплое Восточно-Корейское течение (западная ветвь Цусимского течения). Благодаря чему температура воды поверхностных слоев достигает в августе 23°C, а в полузакрытых бухтах – даже 25–26°C. Условия обитания в это время приближены к субтропическим. Зимой температура воды отрицательная и составляет в феврале –1.7°C, формируя условия обитания, сопоставимые с арктическими. Здесь наблюдается смешение бореально-арктических, бореальных, низкобореальных и субтропических видов животных и растений (Животные и растения..., 1976; Перестенко, 1980), что делает зал. Петра Великого наиболее богатой по биологическому разнообразию акваторией Дальнего Востока России.

Система течений в заливе способствует постоянному водному обмену с сопредельными акваториями, обеспечивая проникновение в него новых видов. Несмотря на то, что зал. Петра Великого является наиболее изученной акваторией Дальнего Востока (Зинова, 1928, 1929, 1940; Перестенко, 1980; Адрианов, Кусакин, 1998; Коженкова, 2008), флористические списки продолжают

пополняться преимущественно за счет видов, имеющих микроскопические размеры и растущих эпифитно. Наши недавние исследования эпифитона макроводорослей позволили обнаружить 10 видов водорослей, ранее неизвестных в заливе (Белоус, Титлянова, 2021; Белоус и др., 2021). Более того, широкая доступность информации, комплексное применение морфологических и молекулярных методов исследования уже позволили нам выявить в акватории новые для науки виды (Belous et al., 2022), уточнить видовую принадлежность некоторых водорослей и разграничить криптоические виды (Shibneva et al., 2021).

При маршрутном осмотре в зал. Петра Великого обнаружено 8 интересных видов макроводорослей. Шесть видов не отмечали ранее для залива и в их числе три новых – для флоры дальневосточных морей России (отмечены *). Один вид, ранее указанный как редкий (Клочкова, 1996), отмечен лишь в диссертации Н.Г. Клочковой (1998) без описания. Еще один вид указывали для зал. Петра Великого (Кафанов, Жуков, 1993), но в сводку А.В. Скрипцовой (2019) он не вошел, так как автор полагала, что граница его распространения проходит севернее. Отсутствие описания найденных видов в предшествующих флористических и фитоценогических исследованиях не позволяло уверенно относить их к флоре зал. Петра Великого. В настоящей работе приведено

подробное описание и представлены иллюстрации всех найденных нами видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Образцы водорослей были собраны авторами в феврале—июле в 2021 и 2022 гг. в различных районах зал. Петра Великого Японского моря на литорали, в сублиторали и из штормовых выбросов. Обработку живых образцов и гербарного материала проводили в Лаборатории автотрофных организмов Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН. Материал изучали с использованием световых микроскопов Olympus CX23 (Olympus Corp., Япония) и AxioVert 200M (Zeiss, Германия), микрофотографии получены с помощью цифровой фотокамеры AxioCam HRC (Zeiss, Германия). При определении водорослей использовали следующие источники: Перестенко, 1994; Ключкова, 1996; Garbary et al., 1982; Womersley, 1994; Kajimura, 1995; Lee, Yoshida, 1997; Kim et al., 2000; Cho et al., 2002; Kim, Kawai, 2002; Hwang, Kim, 2011; Selivanova, Zhigadlova, 2013; Hoshino et al., 2020. Названия таксонов приведены в соответствии с современными систематическими и номенклатурными представлениями (Guiry, Guiry, 2023). Исследованные гербарные образцы хранятся в Лаборатории автотрофных организмов ННЦМБ ДВО РАН. Описание видов составлено по живым и гербарным образцам.

Для подтверждения находки *Colaconema rhizoidum* в исследуемом районе секвенировали фрагмент 28S большой субъединицы рибосомальной ДНК (LSU) и фрагмент гена, кодирующего большую субъединицу рибулозобифосфат-карбоксилазы/оксигеназы (*rbcL*). ДНК выделяли с использованием ЦТАБ-буфера (Wang et al., 2006). Для амплификации фрагмента LSU использовали пару праймеров T01N и T20, для амплификации *rbcL* — праймеры TLF1 и *rbcLrevNEW* (Saunders, Moore, 2013). С помощью инструмента BLAST (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) проводили поиск наиболее близких последовательностей из GenBank.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Отдел OCHROPHYTA

Класс Phaeophyceae

Порядок Ectocarpales

Семейство Chordariaceae

Chordaria chordaeformis (Kjellman) H. Kawai & S.-H. Kim 2002 (рис. 1а–1в)

Слоевище 10–42 см высотой и 1–2 мм в диаметре, прикрепляется маленькой подошвой, хрящеватое, слизистое на ощупь, цилиндрическое или слегка уплощенное, шнуровидное, нераз-

ветвленное или с редкими разветвлениями, темно-коричневого цвета (рис. 1а). Веточки короткие, 1–3.5 (4.5) см, отходят под острым или прямым углом. На поперечном срезе ассимиляционные нити коры состоят из 5–7 клеток, терминальные клетки раздутые, крупнее остальных (рис. 1б). Клетки сердцевинны крупные, толстостенные, овальные, 34–45 × 57–60 мкм. Ризоидообразные клетки толстостенные, округлые, 11–17 мкм в диаметре, редко — удлинённые, 17.5 × 28 мкм (рис. 1в). Одногнездные спорангии не обнаружены.

Вид в зал. Петра Великого впервые найден в конце мая 2021 г. у мыса Ахлестышева о-ва Русский, 42°59' с.ш. и 131°56' в.д. В дальневосточных морях вид ранее был указан для прибрежных вод Курильских островов (Nagai, 1940) и южного побережья о-ва Сахалин (Tokida, 1954), б. Глубокая и Олюторского залива Берингова моря (Selivanova, 2002).

В морях Дальнего Востока России зарегистрированы четыре вида *Chordaria*: *Ch. flagelliformis* (O.F. Müller) C. Agardh, *Ch. gracilis* Setchell & N.L. Gardner, *Ch. chordaeformis* и *Ch. okhotskensis* Kloczkova & H.-S. Kim (Перестенко, 1980; Ключкова, 1996; Kim, Kawai, 2002; Klochkova et al., 2012). *Ch. flagelliformis* и *Ch. gracilis* обычны и наиболее широко распространены в морях Дальнего Востока России, в том числе и в зал. Петра Великого (Перестенко, 1980; Ключкова, 1996, 1998; Левенец, 2011; Kozhenkova, 2020). *Ch. okhotskensis* впервые был описан из Тауйской бухты (северная часть Охотского моря) (Klochkova et al., 2012). Этот вид также встречается у юго-восточного побережья п-ва Камчатка (Klochkova et al., 2012). Морфологически *Ch. okhotskensis* сходен с *Ch. chordaeformis* неразветвленными или редко разветвленными слоевищами с ветвями, отходящими под острыми углами, но анатомически и генетически эти два вида отличаются (Klochkova et al., 2012). У *Ch. chordaeformis* цилиндрическое или слегка уплощенное слоевище, в отличие от плоского слоевища *Ch. okhotskensis*, и отсутствуют крупные удлиненные медуллярные клетки. В Тихом океане *Ch. chordaeformis* распространен у берегов о-вов Хоккайдо, Сахалин и на всех Курильских островах (Nagai, 1940; Tokida, 1954; Kim, Kawai, 2002). В зал. Петра Великого вид мог проникнуть с японского побережья или, возможно, он и раньше обитал в заливе, но определяли его как *Ch. flagelliformis*. *Ch. chordaeformis* является близким виду *Ch. flagelliformis*, но отличается от него простыми неразветвленными или редко разветвленными талломами (Kim, Kawai, 2002), а также меньшим количеством клеток (5–7) в ассимиляционных нитях (у *Ch. flagelliformis* до 9 клеток) (Klochkova et al., 2012).

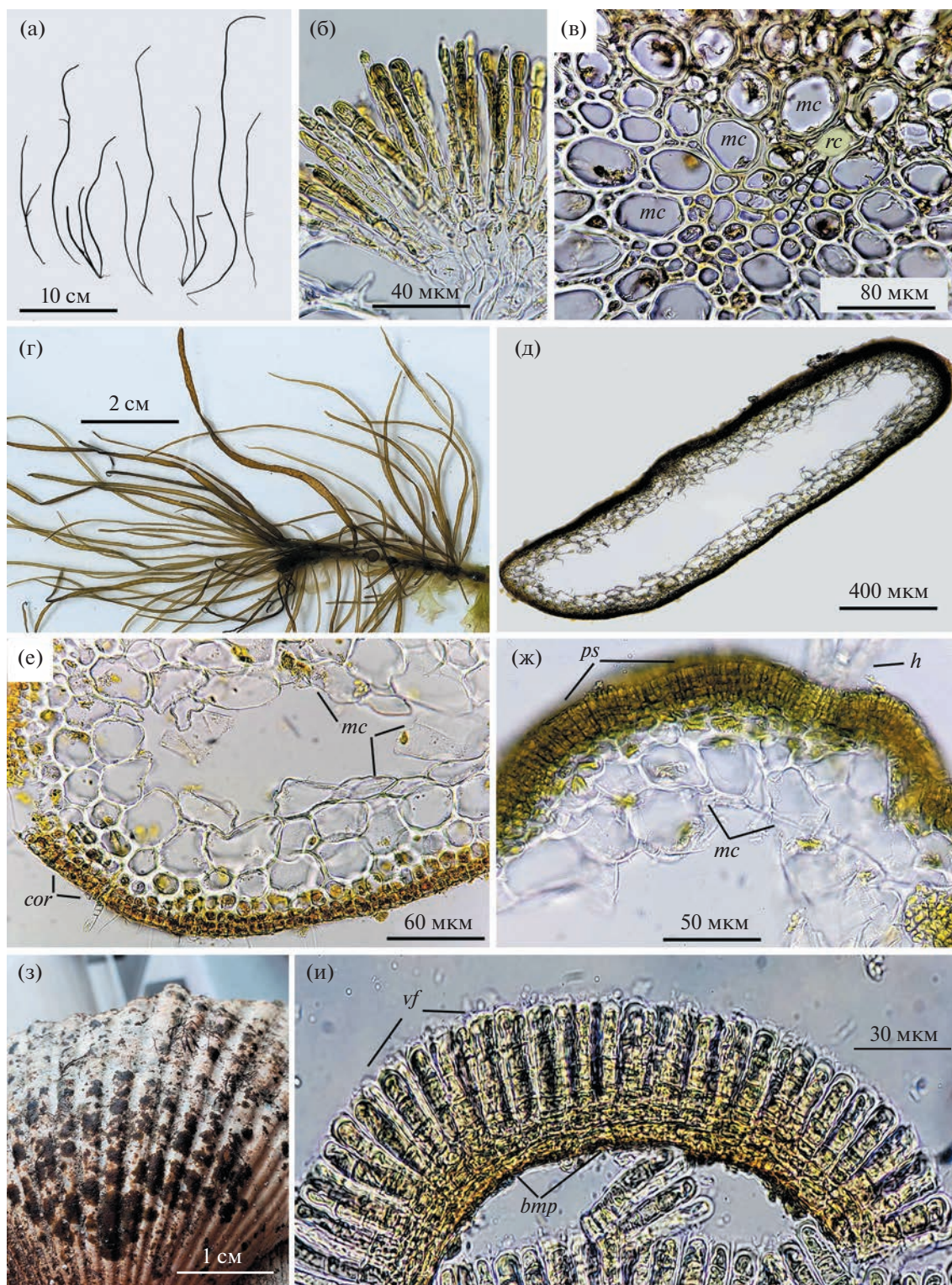


Рис. 1. Морфология и анатомия водорослей: *Chordaria chordaeformis* (а–в); *Planosiphon gracilis* (г–ж); *Petroderma maculiforme* (з, и). Условные обозначения: *mc* – клетки сердцевины, *rc* – ризоидообразные клетки, *cor* – клетки коры, *ps* – многогнездные спорангии, *h* – волоски, *vf* – вертикальные нити, *bmp* – базальная моностратическая часть.

Семейство Scytosiphonaceae

**Planosiphon gracilis* (Kogame) McDevit
& G.W. Saunders 2017 (рис. 1г–1ж)

Слоевище до 20 см высотой и 2–3 мм шириной, неразветвленное, полое, уплощенное, зеленовато-коричневое или желтовато-коричневое (рис. 1г). От одной подошвы отрастает несколько талломов. На поперечном срезе кора состоит из 2–3 рядов мелких угловатых пигментированных клеток в основании и 3–4 рядов клеток в средней и верхней частях таллома. Сердцевина состоит из 1–3 рядов бесцветных округлых или овальных клеток, 36×46 мкм (рис. 1д, 1е). Волоски одиночные или растут группами (рис. 1ж). Многогнездные спорангии образуются в верхней части слоевища, покрыты кутикулой даже в зрелом возрасте (рис. 1ж). Парафизы отсутствуют. Ризоиды развиваются от наружных коровых клеток в основании слоевищ и представляют собой многорядные нити.

Вид в зал. Петра Великого найден в апреле и мае 2022 г. на листьях *Zostera marina* Linnaeus в б. Лазурная, $43^{\circ}14'$ с.ш. и $132^{\circ}11'$ в.д. Встречается в водах Северной и Южной Америки, а также в прибрежье Японии (Yoshida et al., 2015) и Кореи (Воо, 2010). В дальневосточных морях России отмечен впервые.

Всего в мире зарегистрировано 5 видов рода *Planosiphon* (см.: Guiry, Guiry, 2023), из которых один вид *P. zosterifolius* (Reinke) McDevit & G.W. Saunders является космополитом и два вида (*P. gracilis* и *P. nakamurae* M. Hoshino, M.E. Croce, Nanyuda & Kogame) встречаются в сопредельных с Россией акваториях (у берегов Японии и Кореи). *P. gracilis* можно легко спутать с обычным и широко распространенным в дальневосточных морях видом *P. zosterifolius* (= *Petalonia zosterifolia* (Reinke) Kuntze). По морфологии они практически сходны, но на поперечном срезе хорошо видны анатомические различия. *P. gracilis* полый на протяжении всего слоевища (рис. 1д, 1е), а у *P. zosterifolius* только иногда могут встречаться небольшие полости и разрывы в зрелых слоевищах (McDevit, Saunders, 2017; Hoshino et al., 2020). Кроме этого, у *P. gracilis* многогнездные спорангии развиваются в верхних частях растения, а у *P. zosterifolius* — по всему слоевищу (Cho et al., 2002).

Порядок Ishigeales

Семейство Petrodermataceae

Petroderma maculiforme (Wollny) Kuckuck 1897
(рис. 1з, 1и, 2а, 2б)

Слоевище в виде тонких корочек, плотно прилегающих к субстрату, от светло- до темно-коричневого цвета (рис. 1з). Растение состоит из базальной моностроматической части и вертикальных

нитей (рис. 1и). Вертикальные нити свободные, неветвящиеся, 42–54 мкм высотой, состоящие из 4–10 (14) клеток, к вершинам немного сужаются, веерообразно расходятся на срезе (рис. 1и, 2а). Клетки нитей от изодиаметрической до длиннотрубчатой формы, 8×8 –13.5 мкм, покрыты кутикулой. Волоски редкие, длинные, многоклеточные, в пучки не собраны (рис. 2б). Одногнездные и многогнездные спорангии не обнаружены.

Вид в зал. Петра Великого найден в июле 2021 г. на створке приморского гребешка в б. Безымянная, $42^{\circ}54'$ с.ш. и $132^{\circ}29'$ в.д.

Всего зарегистрировано 3 вида рода *Petroderma* (см.: Guiry, Guiry, 2023). *P. steinitzii* Rayss & Dor встречается в Красном море, а *P. vietnamensis* P.H. Нб — в Южно-Китайском море. *P. maculiforme* широко распространено в Мировом океане (Guiry, Guiry, 2023), но является редким видом для флоры дальневосточных морей. Ранее он был отмечен только на сахалинском побережье (о-в Монерон и п-ов Крильон) (Клочкова, 1996) и упомянут для зал. Петра Великого Н.Г. Клочковой в ее диссертационной работе (Клочкова, 1998).

Отдел RHODOPHYTA

Класс Florideophyceae

Порядок Acrochaetiales

Семейство Acrochaetiaceae

Acrochaetium microscopicum (Nägeli ex Kützing)
Nägeli 1858 (рис. 2в, 2г)

Слоевище эпифитное, прикрепляется к субстрату одной клеткой, от которой отходят вертикальные нити от 30 до 150 мкм высотой (рис. 2в). Базальная клетка (эмбриоспора) сферическая или слегка сплюснутая (рис. 2г), хорошо различимая у взрослого растения, диаметром 6–10 мкм, с утолщенной слизистой рефрактивной клеточной стенкой. Прорастание споры однополярное и обычно перпендикулярно субстрату. Вертикальные нити изогнутые, простые или обильно разветвленные, заканчиваются моноспорангиями или одноклеточными волосками до 70 мкм длиной (рис. 2в). Ветвление двух–трех порядков неправильное, супротивное или одностороннее. Клетки почти сферические или бочонковидные, слегка удлиняются по направлению к верхушкам и становятся цилиндрическими, 4 – 8×3 – 8 мкм. Клетка содержит один звездчатый хлоропласт с одним пиреноидом. Моноспорангии округлые или яйцевидные, сидячие или на одноклеточной ножке, латеральные или терминальные, на главных осях или на веточках, одиночные или редко в парах, расположены адаксиальными рядами, 6 – 8×5 – 6 мкм длиной.

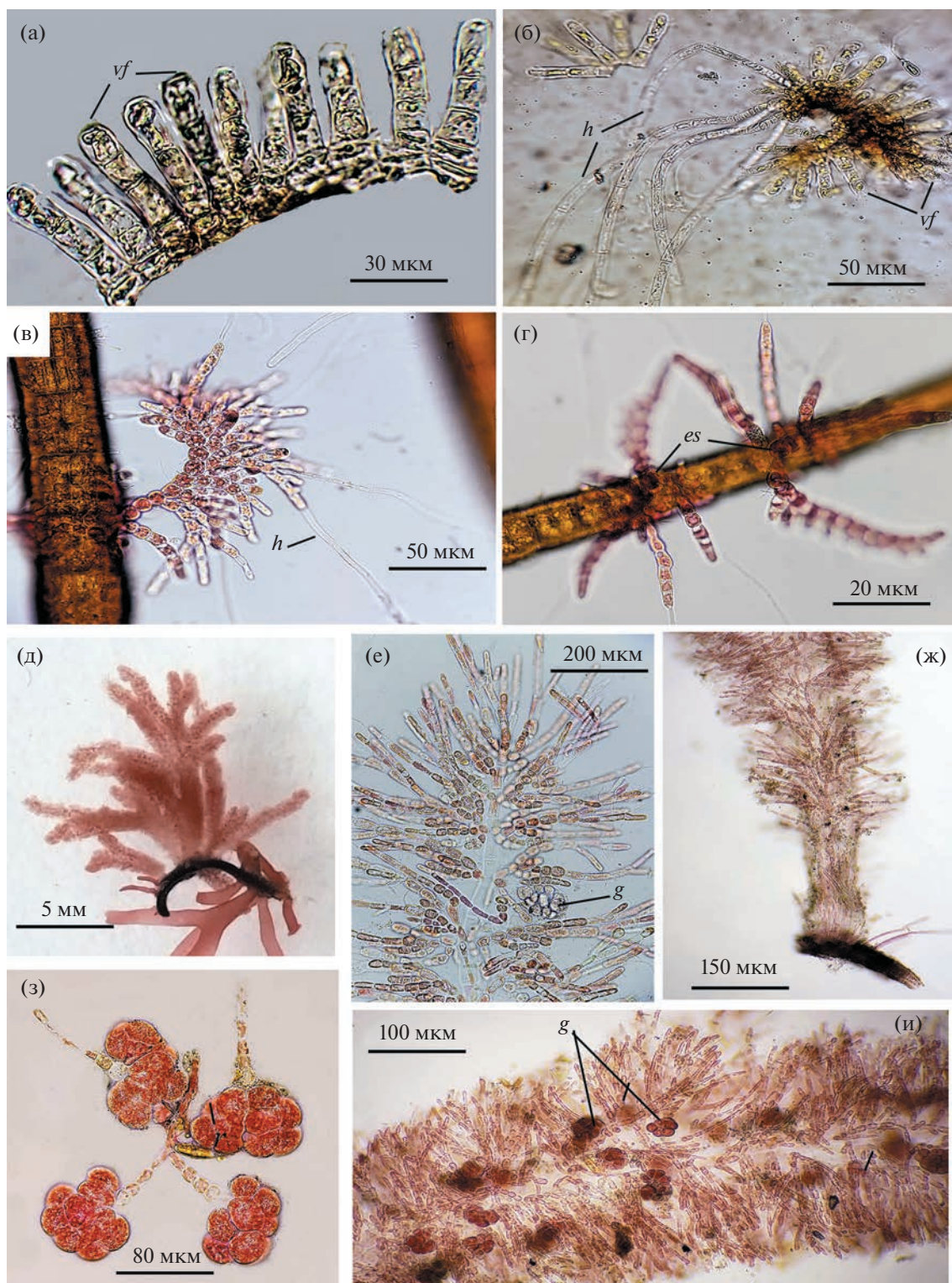


Рис. 2. Морфология водорослей: *Petroderma maculiforme* (а, б); *Acrochaetium microscopicum* (в, г); *Ptilocladia japonica* (д–и). Условные обозначения: *vf* – вертикальные нити, *h* – волосок, *es* – эмбриоспора, *g* – гонимобласт.

Космополит. Вид в зал. Петра Великого найден в апреле 2022 г. на *Chaetopteris plumosa* (Lyngbye) Kützing в б. Лазурная, 43°11' с.ш. и 132°06' в.д. Ранее на Дальнем Востоке *A. micro-*

scopicum отмечали в Беринговом море у Командорских островов (Клочкова и др., 2021; Selivanova, 2002; Selivanova, Zhigadlova, 2013) и у восточного побережья п-ва Камчатка (Селиванова, Жигадлова,

2014). Также вид широко распространен у юга Кореи (Hwang, Kim, 2011) и в прибрежных водах Японии (Titlyanov et al., 2019). В зал. Петра Великого отмечен впервые.

Всего в мире насчитывают 163 вида и 6 форм рода *Acrochaetium* (см.: Guiry, Guiry, 2023). В зал. Петра Великого ранее обнаружено 3 вида (*A. humile* (Rosenvinge) Børgesen, *A. moniliforme* (Rosenvinge) Børgesen и *A. secundatum* (Lyngbye) Nägeli) (Скрипцова, 2019), но, по всей вероятности, их число гораздо больше, так как из-за микроскопических размеров и трудностей определения эти виды часто выпадают из поля зрения исследователей. *A. microscopicum* можно спутать с *A. catenulatum* M. Howe, который широко распространен в прибрежных водах Китая (Tseng, 2009), Кореи (Hwang, Kim, 2011) и Японии (Yoshida et al., 2015). Основным отличительным признаком является отсутствие терминальных волосков у *A. catenulatum* (Hwang, Kim, 2011).

Порядок Ceramiales

Семейство Callithamniaceae

**Ptilocladia japonica* Itono 1977 (рис. 2д–2и)

Слоевище до 8 мм высотой, мягкое, некальцинированное, коричневатое-розовое, более или менее поочередно разветвленное с короткими латеральными веточками, без пирамидального очертания (рис. 2д, 2е). Адвентивные веточки развиваются. Веточки до 5 порядков, разветвляются дихотомически или трихотомически. Главная ось покрыта корой в нижней части (рис. 2ж). Клетки оси 50–250 мкм длиной и 15–140 мкм шириной. Железистые клетки отсутствуют. Гонимобласты сферические, крупные, без обертки, 34–65 мкм, формируются в мутовках веточек (рис. 2з, 2и). Карпогонийные веточки четырехклеточные. Тетраспорангии не обнаружены.

Вид в зал. Петра Великого найден в конце апреля 2022 г. на *Coccolytus orientalis* (A.D. Ziniva & Makienko) Perestenko в выбросах в б. Лазурная, 43°11' с.ш. и 132°06' в.д. В дальневосточных морях отмечен впервые.

Всего таксономически принято 10 видов *Ptilocladia*, большинство из которых распространено у берегов Австралии и Новой Зеландии (Guiry, Guiry, 2023), и лишь три вида (*P. japonica*, *P. divaricata* (Okamura) Yoshida и *P. okiensis* Kajimura) встречаются только в прибрежье Японии. В отличие от двух других японских видов, *P. japonica* не имеет железистых клеток, пирамидального очертания слоевища и характеризуется наличием коры в основании главной оси и адвентивных веточек (Kajimura, 1995; Yoshida, 1997).

Семейство Rhodomelaceae

Polysiphonia stricta (Mertens ex Dillwyn) Greville 1824 (рис. 3а–3д)

Слоевище кустистое, тонконицевидное, 4–10 см высотой, образует дернины темно-красного или коричневого цвета (рис. 3а). Главная ветвь и боковые веточки в центральной части слоевища до 57–86 мкм в диаметре, у основания до 250 мкм. Кора отсутствует. Периферических клеток в сегменте – 4. Ветвление поочередное, преимущественно в верхней части. Ветви отходят под острым углом. Веточки последних порядков прямые, образуют небольшие метелки или щитки (рис. 3б). Трихобласты часто отсутствуют. Прикрепляется одноклеточными ризоидами, 30–40 мкм в диаметре, отрастающими от средней части слоевища и от стелющихся ветвей – столонов. Ризоиды образуются от периферических клеток, перегородкой не отделяются (рис. 3в). Цистокарпы кувшинчатые, 160–310 мкм шириной и до 500 мкм длиной, на многоклеточной ножке (рис. 3г). Карпоспоры различной формы, со сглаженными углами 20–40 × 80–130 мкм. Тетраспорангии шаровидные 50–150 мкм в диаметре, тетраэдрически разделенные, развиваются в конечных шиповатых веточках, расположены в один ряд, в ряду до 5–10 штук (рис. 3д).

Вид в зал. Петра Великого найден в бухтах Безымянная, Лазурная, Сухопутная и у мыса Красный. Ранее был отмечен в зал. Посыета (Кафанов, Жуков, 1993), но в сводный список водорослей-макрофитов зал. Петра Великого (Скрипцова, 2019) не вошел, хотя и был упомянут автором как сомнительный вид для флоры залива. *P. stricta* широко распространен в Мировом океане, встречается в субполярных и умеренных водах, в субтропической и тропической зонах от Арктики до субантарктических островов (Guiry, Guiry, 2023). Для российской акватории Дальнего Востока вид ранее указывали как *P. urceolata* для Охотского и Берингова морей (о-в Сахалин, Шантарские острова, юго-восточная Камчатка) (Перестенко, 1994).

Порядок Colaconematales

Семейство Colaconemataceae

**Colaconema rhizoideum* (K.M. Drew) P.W. Gabrielson 2000 (рис. 3е–3к)

Слоевище полуэндофитное, в виде коротких плотных дернинок, до 5 мм высотой, густо покрывающих субстрат (рис. 3е, 3ж). Нити однорядные. Эндофитные нити слабоветвящиеся, глубоко проникающие в ткань хозяина. Клетки эндофитных нитей тонкостенные, извилистые, слабопигментированные или изредка бесцветные, 15–25 мкм шириной и до 80 мкм длиной, толще, чем клетки



Рис. 3. Морфология водорослей: *Polysiphonia stricta* (а–д); *Colaconema rhizoideum* (е–к); *Meiodiscus concrescens* (л). Условные обозначения: *r* – ризоид, *s* – моноспора, *p* – пиреноид, *cy* – цистокарп, *ca* – карпоспоры, *t* – тетраспорангии.

вертикальных ветвей (рис. 3з). Вертикальные эпифитные нити красно-коричневого цвета, прямые, жесткие, слегка заостряются к вершине (рис. 3и). Ветвление скудное, преимущественно

поочередное, одностороннее или двустороннее. Клетки цилиндрические, 14–20 × 51–100 мкм, уменьшающиеся в размере от основания к вершине, толстостенные, оболочка около 2 мкм в

верхних частях и до 4 мкм в нижних. Хлоропласт пристенный, пластинчатый, с лопастным краем, с 1–4 пиреноидами 4–5 мкм в диаметре, редко без пиреноидов (рис. 3к). Волоски неизвестны. Монаспорангии терминальные или на латеральных ветвях, одиночные или в парах, на 1–2-клеточной ножке, эллипсоидные, округлые или обратной-цевидные, 23–26 × 18–30 мкм (рис. 3и, 3к).

Вид в зал. Петра Великого найден на ризоидах *Stephanocystis crassipes* (Mertens ex Turner) Draisma, Ballesteros, F. Rousseau & T. Thibaut в б. Сухопутная, 43°05' с.ш. и 131°58' в.д., где вегетирует с февраля по сентябрь. Встречаемость вида в заливе подтверждена генетически (номера доступа в GenBank: 28S большая субъединица рибосомальной ДНК (LSU) – OQ306504, рибулозо-бифосфат карбоксилаза/оксигеназа (*rbcL*) – OQ317925). Распространен также на тихоокеанском побережье Северной Америки (Аляска, Калифорния, Орегон, Вашингтон) и в водах Японии и Кореи (Guiry, Guiry, 2023).

Из 52 таксономически принятых видов рода *Colaconema* (см.: Guiry, Guiry, 2023) в дальневосточных морях на данный момент зарегистрировано только пять. Вид *C. rhizoideum* морфологически близок к *C. codicola* (Børgesen) Stegenga, J.J. Bolton & R.J. Anderson (Lee, Yoshida, 1997; Hwang, Kim, 2011), у которого также развиты эндофитные нити, хлоропласты с множественными пиреноидами, и совпадают размеры спорангиев, но у *C. rhizoideum* клетки эндофитных нитей пигментированы, в отличие от *C. codicola*, в эндофитных нитях которого, хроматофоры не содержатся (Lee, Yoshida, 1997).

Порядок Palmariales

Семейство Meiodiscaceae

Meiodiscus concrescens (K.M. Drew)
P.W. Gabrielson 2000 (рис. 3л)

Слоевище эпифитное, микроскопическое, диморфное, состоит из стелющихся и вертикальных нитей. Стелющиеся нити располагаются сомкнутыми, радиально расходящимися рядами и образуют на поверхности субстрата моностроматическую корку (рис. 3л). Клетки этих нитей мелкие, прямоугольной формы, 2,5–4 × 4,5–12 мкм, между ними часто образуются боковые клеточные слияния. Вертикальные нити неразветвленные или редко разветвленные. Тетраспорангии не обнаружены.

Вид в зал. Петра Великого найден на листьях *Phyllospadix iwatensis* Makino в начале апреля 2022 г. в б. Сухопутная, 43°05' с.ш. и 131°58' в.д.

Всего известно два вида рода *Meiodiscus* (*M. concrescens* и *M. spetsbergensis* (Kjellman) G.W. Saunders & McLachlan), оба встречаются в дальневосточных морях России.

M. concrescens широко распространен в бореальных [(тихоокеанское побережье Северной Америки (Калифорния, Орегон), побережье Европы)] и нотальных водах (острова Антарктики и Субантарктики, Австралия, Новая Зеландия, Южная Африка) (Guiry, Guiry, 2023). В дальневосточных морях вид зарегистрирован у Командорских островов (Selivanova, Zhigadlova, 2013), на побережьях о-ва Сахалин (Клочкова, 1996) и юго-восточной Камчатки (Селиванова, Жигadlova, 2014), в северной части Охотского моря (Евсеева, 2018). Встречается как эпифит на различных водорослях (*Devaleraea stenogona* (Perestenko) Skriptsova & Kalita, *Constantinea rosa-marina* (S.G. Gmelin) Postels & Ruprecht, *Agarum clathratum* Dumortier и др.) (Selivanova, Zhigadlova, 2013) и как эпизоид – на гидроиде рода *Obelia* (см.: Клочкова, 1996). В зал. Петра Великого найден впервые.

Полученные данные расширяют наши сведения о видовом составе альгофлоры дальневосточных морей. С учетом новых находок в списке водорослей зал. Петра Великого насчитывается 327 видов из 195 родов, 76 семейств и 35 порядков. Все найденные виды являются либо широко распространенными в Мировом океане, либо обычными видами сопредельных с зал. Петра Великого и Японским морем акваторий (прибрежные воды Кореи и Японии), поэтому их находки здесь не являются неожиданными.

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

- Адрианов А.В., Кусакин О.Г. Таксономический каталог биоты залива Петра Великого Японского моря. Владивосток: Дальнаука. 1998. 350 с.
- Белоус О.С., Тутлянова Т.В. Эпифиты и эндофиты бу-рой водоросли *Punctaria plantaginea* (Roth) Greville 1830 (Ectocarpales: Chordariaceae) из залива Петра Великого Японского моря // Биол. моря. 2021. Т. 47. № 5. С. 313–323.
- Белоус О.С., Скрипцова А.В., Тутлянова Т.В. Новые и малоизвестные виды макроводорослей дальневосточных морей России // Биол. моря. 2021. Т. 47. № 3. С. 202–208.
- Евсеева Н.В. К флоре морских водорослей прибрежной зоны северо-востока Охотского моря // Новости сист. низш. раст. 2018. Т. 52. С. 63–73.

- Животные и растения залива Петра Великого / Отв. ред. А.В. Жирмунский. Л.: Наука. 1976. 363 с.
- Зинова Е.С. Водоросли Японского моря (зеленые) // Изв. Тихоокеан. научно-промысл. ст. 1928. Т. 2. Вып. 2. 51 с.
- Зинова Е.С. Водоросли Японского моря (бурые) // Изв. Тихоокеан. научно-промысл. ст. 1929. Т. 3. Вып. 4. 63 с.
- Зинова Е.С. Водоросли Японского моря. Красные водоросли (Rhodophyceae) // Тр. Тихоокеан. комитета АН СССР. 1940. Т. 5. 164 с.
- Кафанов А.И., Жуков В.Е. Прибрежное сообщество водорослей-макрофитов залива Посьета (Японское море): Сезонная изменчивость и пространственная структура. Владивосток: Дальнаука. 1993. 156 с.
- Клочкова Н.Г. Флора водорослей-макрофитов Татарского пролива (Японское море) и особенности ее формирования. Владивосток: Дальнаука. 1996. 292 с.
- Клочкова Н.Г. Водоросли-макрофиты дальневосточных морей России // Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петропавловск-Камчатский. 1998. 48 с.
- Клочкова Н.Г., Клочкова Т.А., Климова А.В. Флора водорослей-макрофитов Командорских островов: ревизия-2021. II. Rhodophyta // Вестн. КамчатГТУ. 2021. № 55. С. 41–72.
- Коженкова С.И. Ретроспективный анализ морской флоры залива Восток Японского моря // Биол. моря. 2008. Т. 34. № 3. С. 159–174.
- Левенец И.Р. Водоросли-макрофиты в сообществах обрастания прибрежных вод южного Приморья. Владивосток: Дальнаука. 2011. 188 с.
- Перестенко Л.П. Водоросли залива Петра Великого. Л.: Наука. 1980. 232 с.
- Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб.: Ольга. 1994. 332 с.
- Селиванова О.Н., Жигadlova Г.Г. Эпифитной морских бентосных водорослей шельфа восточной Камчатки // Международ. журн. приклад. и фундамент. исслед. 2014. № 11. С. 54–58.
- Скрипцова А.В. Водоросли-макрофиты залива Петра Великого Японского моря // Биота и среда заповед. территорий. 2019. № 3. С. 14–52.
- Belous O.S., Shibneva S., Skriptsova A.V., Semenchenko A.A. The genus *Schizymeria* (Nemastomatales, Rhodophyta) on the Russian coast of the northwest Pacific and description of *S. tamarae* sp. nov. // Phycologia. 2022. V. 61. № 6. P. 641–652.
- Boo S.-M. Scytosiphonaceae, Petrospongiaceae // Algal flora of Korea. V. 2. № 1. Heterokontophyta: Phaeophyceae: Ectocarpales. Marine brown algae I / Eds H.-S. Kim, S.-M. Boo. Incheon, South Korea: National Institute of Biological Resources. 2010. P. 155–185.
- Cho G. Y., Yang E. Ch., Lee S. H., Boo S. M. First description of *Petalonia zosterifolia* and *Scytosiphon gracilis* (Scytosiphonaceae, Phaeophyceae) from Korea with special reference to nrDNA ITS sequence comparisons // Algae. 2002. V. 17. № 3. P. 135–144.
- Garbary D.J., Hansen G.I., Scagel R.F. The marine algae of British Columbia and northern Washington: division Rhodophyta (red algae), class Florideophyceae, orders Acrochaetales and Nemaliales // Syesis. 1982. V. 15. Suppl. 1. P. 1–102.
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland, Galway. 2023. <http://www.algaebase.org>. Accessed 28.01.2023.
- Hoshino M., Croce M.E., Hanyuda T., Kogame K. Species delimitation of *Planosiphon gracilis* morphospecies (Scytosiphonaceae, Phaeophyceae) from Japan and the description of *Pl. nakamurae* sp. nov. // Phycologia. 2020. V. 59. № 2. 116–126.
- Hwang I.-K., Kim H.-S. Algal flora of Korea. V. 4. № 2. Rhodophyta: Florideophyceae: Nemaliophycidae: Acrochaetales, Colaconematales, Palmariales, Nemaliales. Nemalian red algae. Incheon, South Korea: National Institute of Biological Resources. 2011. 111 p.
- Kajimura M. *Ptilocladia okiensis* sp. nov. (Ceramiaceae, Rhodophyta) from the Sea of Japan // Bot. Mar. 1995. V. 38. P. 239–249.
- Kim M.-S., Maggs C.A., McIvor L., Guiry M.D. Reappraisal of the type species of *Polysiphonia* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) // Eur. J. Phycol. 2000. V. 35. P. 83–92.
- Kim S.-H., Kawai H. Taxonomic revision of *Chordaria flagelliformis* (Chordariales, Phaeophyceae) including novel use of the intragenic spacer region of rDNA for phylogenetic analysis // Phycologia. 2002. V. 41. P. 328–339.
- Klochkova T.A., Klochkova N.G., Belij M.N. et al. Morphology and molecular phylogeny of *Chordaria okhotskensis* sp. nov. (Ectocarpales, Phaeophyceae) from the Sea of Okhotsk // Cryptogam.: Algol. 2012. V. 33. № 1. P. 3–20.
- Kozhenkova S.I. Checklist of marine benthic algae from the Russian continental coast of the Sea of Japan // Phytotaxa. 2020. V. 437. № 4. P. 177–205.
- Lee Y.-P., Yoshida T. The Acrochaetiaceae (Acrochaetales, Rhodophyta) in Hokkaido // Sci. Pap. Inst. Algol. Res. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. 1997. V. 9. P. 155–229.
- McDevit D.C., Saunders G.W. A molecular investigation of Canadian Scytosiphonaceae (Phaeophyceae) including descriptions of *Planosiphon* gen. nov. and *Scytosiphon promiscuous* sp. nov. // Botany. 2017. V. 95. P. 653–671.
- Nagai M. Marine algae of the Kurile Islands. I // J. Fac. Agric. Hokkaido Imp. Univ. 1940. V. 46. P. 1–137.
- Saunders G.W., Moore T.E. Refinements for the amplification and sequencing of red algal DNA barcode and RedToL phylogenetic markers: a summary of current primers, profiles and strategies // Algae. 2013. V. 28. P. 31–43.
- Selivanova O.N. Marine benthic algae of the Russian coasts of the Bering Sea (from Ozernoi Gulf to Dezhnev Bay, including Karaginskii Island) // Constancea. 2002. V. 83. № 7. <http://ucjeps.berkeley.edu/constancea/83/selivanova/Selivanova.html>.
- Selivanova O.N., Zhigadlova G.G. Marine benthic algae of the Commander Islands (Pacific coast of Russia) with checklist revised in 2012 // Int. Scholarly Res. Not. V. 2013. Art. ID 470185. <https://doi.org/10.5402/2013/470185>
- Shibneva S.Y., Skriptsova A.V., Semenchenko A.A., Suzuki M. Morphological and molecular reassessment of three species of the genus *Besa* (Phylloporaceae, Rhodo-

- phyta) from the North-west Pacific // Eur. J. Phycol. 2021. V. 56. P. 72–84.
- Titlyanov E.A., Titlyanova T.V., Tokeshi M., Li X. Inventory and historical changes in the marine flora of Tomioka Peninsula (Amakusa Island), Japan // Diversity. 2019. V. 11. Art. 158. <https://doi.org/10.3390/d11090158>
- Tokida J. The marine algae of southern Saghalien // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1954. V. 2. P. 1–264.
- Tseng C.K. Seaweeds in Yellow Sea and Bohai Sea of China. Beijing: Science Press. 2009. 453 p. (На кит. яз.)
- Wang D., Wang X., Li D. et al. The genetic analysis and germlasm identification of the gametophytes of *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae) with RAPD method // J. Appl. Phycol. 2006. V. 18. P. 801–809.
- Womersley H.B.S. The marine benthic flora of southern Australia. Rhodophyta – Part IIIA. Bangiophyceae and Florideophyceae (Acrochaetiales, Nemaliales, Gelidiales, Hildenbrandiales and Gigartinales *sensu lato*). Canberra: Australian Biological Resources Study. 1994. 508 p.
- Yoshida T. Japanese marine algae: New combinations, new names and new species // Phycol. Res. 1997. V. 45. P. 163–167.
- Yoshida T., Suzuki M., Yoshinaga K. Checklist of marine algae of Japan (revised in 2015) // Jpn. J. Phycol. 2015. V. 63. P. 129–189.

Macroalgal Flora Findings in Peter the Great Bay, of the Sea of Japan

O. S. Belous^a and A. V. Skriptsova^a

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

This article is one of a series of publications concerning new and little-known macroalgae of Peter the Great Bay, Sea of Japan. Our study was carried out from February, 2021 to July, 2022. A total of eight species are described, of which six are new species for this aquatic region. Three species are also newly reported for the flora of the Far Eastern seas of Russia; two species were previously noted in the bay, but not described. We provided all of these species with detailed descriptions and illustrations.

Keywords: macroalgal flora, Peter the Great Bay, *Chordaria chordaeformis*, *Planosiphon gracilis*, *Petroderma maculiforme*, *Acrochaetium microscopicum*, *Ptilocladia japonica*, *Polysiphonia stricta*, *Colaconema rhizoidea*, *Meiodiscus concrescens*

УДК 599.745.2575.174.015.3

**МИКРОСАТЕЛЛИТЫ И ГЛАВНЫЙ КОМПЛЕКС
ГИСТОСОВМЕСТИМОСТИ АТЛАНТИЧЕСКОГО МОРЖА *ODOBENUS
ROSMARUS ROSMARUS* (LINNAEUS, 1758)
НА ЛЕЖБИЩАХ БАРЕНЦЕВА МОРЯ**

© 2023 г. И. Г. Мещерский¹, * (ORCID: 0000-0003-4739-3342),
С. И. Мещерский¹ (ORCID: 0000-0001-5301-9846), Н. В. Крюкова^{1,2} (ORCID: 0000-0002-4392-8330),
С. М. Артемьева^{1,3} (ORCID: 0009-0002-1480-4424), А. И. Исаченко⁴ (ORCID: 0009-0003-9298-3891),
Р. Е. Лазарева⁴ (ORCID: 0009-0009-3105-1728), А. И. Шевелев² (ORCID: 0009-0003-6587-3398),
В. В. Рожнов¹ (ORCID: 0000-0002-2142-0763)

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

²Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН,
Петропавловск-Камчатский, 683000 Россия

³Зоологический музей МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, 125009 Россия

⁴ООО “Арктический Научный Центр”, Москва, 119333 Россия

*e-mail: meschersky@rambler.ru

Поступила в редакцию 29.11.2022 г.

После доработки 18.04.2023 г.

Принята к публикации 08.06.2023 г.

Впервые проанализировано аллельное разнообразие гена *DQB* главного комплекса гистосовместимости (МНС) у атлантического моржа из европейской части Арктики — с лежбищ на архипелаге Земля Франца-Иосифа и у северной оконечности архипелага Новая Земля. Показано, что по данному локусу между двумя исследованными лежбищами имеются существенные различия. Одновременный анализ микросателлитных локусов выявляет меньший уровень отличий, а также позволяет предполагать, что на летнем лежбище на Новой Земле собираются животные более чем из одной пространственно-географической группировки (популяции). Высказано предположение, что особи с различающимся МНС-генотипом предпочитают различные участки нагула вне зависимости от районов пребывания в период размножения.

Ключевые слова: морж, *Odobenus rosmarus rosmarus*, *Odobenus rosmarus divergens*, генетическая структура, главный комплекс гистосовместимости (МНС), *DQB*, микросателлиты, архипелаг Земля Франца-Иосифа, архипелаг Новая Земля

DOI: 10.31857/S0134347523050091, **EDN:** EPVPMW

Пространственно-популяционная структура атлантического моржа в пределах восточной части его ареала изучена недостаточно хорошо. С использованием ряда методов, в том числе генетических, было показано, что моржи, круглогодично встречающиеся в водах архипелагов Шпицберген и Земля Франца-Иосифа, образуют единую группировку, генетически отличающуюся от моржей у восточного побережья Гренландии (Andersen et al., 1998, 2017; Born et al., 2001). Также показан определенный уровень генетических различий моржей Земли Франца-Иосифа—Шпицбергена от моржей юго-восточной части Баренцева моря—Печорского моря (Andersen et al., 2017). Однако генетическая характеристика групп моржей, наблюдаемых в летне-осенний пе-

риод на лежбищах у северной оконечности архипелага Новая Земля и в Карском море, остается неизвестной (Born et al., 1995; Wiig et al., 2014).

Указаний на встречу моржей у северной оконечности Новой Земли в зимнее время нет. К.К. Чапский (1976) и С.Е. Беликов (2011) сообщают о наблюдениях в этом районе моржей только в безледовый период, и наиболее вероятно, что лежбища здесь формируются за счет миграции животных из других регионов с последующим их уходом при наступлении ледового сезона. Согласно мнению К.К. Чапского (1976), моржи, летящие у северной оконечности Новой Земли, зимуют на юго-востоке Баренцева моря. Возможность этого была подтверждена радиопрослеживанием — две из 30 особей, помеченных на протя-

жении шести лет (2012–2017 гг.) в период с июля по август на о-ве Вайгач, мигрировали к Новой Земле: одна (2012 г.) к карскому берегу о-ва Северный, а другая (2014 г.) – в район о-ва Гемскерк и Оранских о-вов (Semenova et al., 2019). В то же время по данным ООО “Арктический Научный Центр”, в район Оранских островов в ноябре 2020 г. мигрировал и один из моржей, снабженный спутниковым передатчиком в конце августа на архипелаге Земля Франца-Иосифа.

Помимо традиционной оценки генетической структуры видов с использованием данных о составе митохондриальных линий и аллелей микросателлитных локусов, в зоологических исследованиях используют анализ встречаемости аллелей генов главного комплекса гистосовместимости (МНС). Белки этого комплекса играют важную роль в обеспечении иммунных реакций организма. Различия в аллельном составе их генов могут быть связаны не только с генетической обособленностью той или иной группировки, но и с различным набором патогенов, с которыми сталкиваются животные, и/или с внешними условиями, способствующими либо препятствующими влиянию патогенов.

Ранее проводили изучение распределения аллелей экзона 2 гена *DQB* – гена МНС класса II – у тихоокеанского подвида моржа *Odobenus rosmarus divergens* (Illiger, 1815) в Беринговом море и у атлантического – *Odobenus rosmarus rosmarus* (Linnaeus, 1758) в двух районах на западном и одном на восточном побережье Гренландии (Sonsthagen et al., 2014). Однако для европейской части Арктики характер разнообразия и географического распределения аллелей данного локуса до настоящего времени не исследовали.

Цель настоящей работы – оценка генетических различий атлантического моржа с лежбищ архипелага Земля Франца-Иосифа и с севера архипелага Новая Земля по селективно-нейтральным (микросателлитные локусы) и адаптивно значимым (экзон 2 гена *DQB*) маркерам, а также сравнение аллельного состава гена *DQB* моржей атлантического и тихоокеанского подвидов в российской части их ареалов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Образцы кожи атлантического моржа были собраны методом дистанционной биопсии в период с 23.08.2020 по 31.08.2020 гг. на о-вах Гохштеттера, Ева-Лив и Мертвого Тюленя архипелага Земля Франца-Иосифа и 22.08.2020 и 09.09.2020 гг. на Больших Оранских о-вах у северной оконечности архипелага Новая Земля. Одновременно со сбором образцов по внешним признакам определяли пол особи. Направленного отбора проб у особей разных полов не проводили – выбор животных

определяли возможностью подойти к ним на том или ином лежбище. Образцы кожи тихоокеанского моржа были собраны от животных, добытых в рамках аборигенного промысла (Крюкова, 2019) в Чукотском автономном округе в районе мыса Инчоун (66.29° N, 170.25° W, сентябрь–октябрь 2017 г.) и в б. Кенискин (66.90° N, 171.66° W, октябрь–ноябрь 2018 г.). Образцы консервировали и сохраняли в 96%-ном этаноле.

Тотальную ДНК из зафиксированной кожной ткани выделяли с использованием наборов реагентов InviMag Tissue DNA Mini Kit/KF96 (STRATEC Molecular, Германия) либо Magna DNA Prep (Изоген, Россия) на процессоре магнитных частиц KingFisher Flex 96 (Thermo Fisher Scientific, Финляндия).

В выборках атлантического моржа проводили определение аллельного состава 12 динуклеотидных микросателлитных локусов: *OrrFCB2*, *OrrFCB7*, *OrrFCB8*, *OrrFCB9*, *OrrFCB11*, *OrrFCB16*, *OrrFCB24* (Buchanan et al., 1998), *Hg4.2*, *Hg6.1* (Allen et al., 1995), *Hgdii* (Allen et al., 1995; Twiss et al., 2006), *M11* (Gemmell et al., 1997), *sCPV9* (Goodman, 1997) с использованием флуоресцентно-меченых праймеров. Каждый локус амплифицировали отдельно. Для локусов *Hgdii*, *M11* и *sCPV9* использовали температуру отжига 54°C, для остальных – 58°C. Во всех случаях проведение ПЦР включало финальную стадию элонгации в течение 40 мин при 72°C. Полученные ПЦР-продукты смешивали по 2–4 (не более одного типа красителя на смесь) и анализировали на секвенаторе НАНОФОР 05 (Синтол, Россия) в присутствии размерного стандарта DSMO-100 (NimaGen, Нидерланды). Полученные хроматограммы расшифровывали с помощью программного обеспечения GeneMapper 4.1 (Applied Biosystems, США). Пики, соответствующие специфичным продуктам реакции, фиксировали при визуальном анализе хроматограмм. Аллели идентифицировали путем разбивки полученных значений длин фрагментов на размерные классы с шагом два. Для получения референтных значений в сериях анализа, разделенных по времени, дополнительно анализировали 4–8 образцов, генотипированных в предыдущей серии. Также методом фрагментного анализа проводили контроль определения половой принадлежности особей в выборках атлантического моржа с использованием праймеров, предложенных ранее (Jayasankar et al., 2008) и снабженных флуоресцентными метками.

Для поиска идентичных генотипов (образцов, повторно взятых у одной особи) в выборках атлантического моржа использовали программу GeneCap 1.2 (Wilberg, Dreher, 2004). Для оценки соответствия распределения частот аллелей уравнению Харди–Вайнберга и показателя аллельного богатства использовали программу Fstat 2.9.3.2

(Goudet, 1995). Для проверки результатов генотипирования на возможность присутствия нуль-аллелей – программу Micro-Checker 2.2.3 (Van Oosterhout et al., 2004). Для оценки показателей разнообразия (число аллелей на локус, среднее генетическое разнообразие, ожидаемая и наблюдаемая гетерозиготность), уровня генетических отличий между выборками (F_{st} -критерий) и оценки его статистической достоверности – программу Arlequin 3.5.1 (Excoffier, Lischer, 2010). При раздельном анализе данных для самцов и самок не были использованы генотипы детенышей-сеголеток в силу отсутствия у них самостоятельной миграционной активности. Для оценки наличия генетической структуры в объединенной выборке методом кластеризации использовали программу Structure 2.3.4 (Pritchard et al., 2000) с применением моделей Admixture и Admixture LocPrior при 250000 реплик burnin и 1000000 реплик основного анализа в шести повторностях для каждой из гипотез $K = 1-5$. Оценку результата проводили по методу Evanno, реализованному в онлайн-сервисе Structure Harvester (Earl, Holdt, 2012).

Определение нуклеотидных последовательностей экзона 2 гена *DQB* в выборках атлантического и тихоокеанского моржей было выполнено в ООО “Евроген Лаб” (Россия) на основе таргетного секвенирования на платформе Illumina ПЦП-продуктов, полученных с использованием праймеров *DQBF* и *DQBR* (Sonsthagen et al., 2014) с ожидаемой длиной ампликона 240 п.н. Подготовку индивидуальных библиотек проводили в соответствии с руководством “16S Metagenomic Sequencing Library Preparation” (Part # 15044223 Rev. B; Illumina) с увеличенным количеством циклов амплификации на первой стадии ПЦП (35 циклов). После получения ампликонов библиотеки были очищены и смешаны эквимолярно с помощью SequelPrep™ Normalization Plate Kit (ThermoFisher, Cat # A10510-01). Контроль качества полученных пулов библиотек был проведен с помощью системы Fragment Analyzer, а количественный анализ – qPCR. Пул библиотек был секвенирован на Illumina MiSeq с применением реактивов MiSeq Reagent Kit v2 Nano: длина прочтений – 250 п.н. с двух сторон фрагментов, 500 циклов. Для контроля параметров секвенирования использовали библиотеку фага PhiX.

Преобразование файлов в формат FASTQ проводили в программе bcl2fastq 2.17.1.14 Conversion (Illumina). На первом этапе анализа прямые и обратные чтения для каждого образца были слиты при помощи инструмента VBMerge из пакета BBTools 38.87 (Bushnell et al., 2017). Чтения, которые не сливались однозначно без замен, а также слитые чтения длиной менее 200 п.н. не учитывали. Для дальнейшего анализа использованы только образцы, для которых было получено не менее

100 последовательностей, отвечавших данным условиям.

Слитые чтения были выровнены на референс последовательности экзона 2 гена *DQB* моржа (аллель *Odros-DQB*05*, GenBank KJ004398) при помощи программного обеспечения Bowtie 2 (Langmead, Salzberg, 2012) с опцией local. Последовательности, полученные для каждой особи, проверяли на вероятность ошибок секвенирования и возникновения химер с помощью программы USEARCH 11.0.667: команда unoise3, значение альфа-параметра = 2 (Edgar, 2010, 2016). В качестве валидных аллелей были приняты варианты, прошедшие данную проверку, имеющие более высокую частоту, чем любой из вариантов, признанный артефактом, а также представленные в индивидуальном образце не менее чем 30 копиями и составляющими не менее 20% от общего числа последовательностей, полученных для данной особи. Значения ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности, гаплотипического и нуклеотидного разнообразия и уровня отличий между выборками (частоты аллелей по данным о генотипах – F_{st} и среднее число попарных отличий в нуклеотидных последовательностях – Φ_{st}) оценивали в программе Arlequin 3.5.1. Для анализа синонимичных (dS) и несинонимичных (dN) замен и соответствия их соотношения воздействию положительного (балансирующего) отбора (*Z*-тест на основе метода Nei-Gojobori с проведением бутстреп-теста, включавшего 10 000 реплик) использовали программу MEGA X (Kumar et al., 2018). Нуклеотидные последовательности аллелей были транслированы, и в аминокислотных последовательностях определены позиции, потенциально ответственные за связывание антигена, по ранее используемой схеме (Sonsthagen et al., 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ

При анализе микросателлитных локусов два образца из выборки с архипелага Новая Земля были исключены, как с высокой степенью вероятности взятые повторно у одних и тех животных (полное совпадение генотипов). Итоговый объем проанализированных выборок составил 38 особей (28 самцов, 6 самок и 4 детеныша) с архипелага Земля Франца-Иосифа и 29 особей (18 самцов, 8 самок, 1 особь с неопределенной половой принадлежностью и 2 детеныша) с Новой Земли. Доля неопределенных аллелей в общей выборке составила 3.6%. Для всех локусов во всех выборках не было отмечено достоверного (с учетом поправки Бонферрони) отклонения от распределения Харди–Вайнберга или подозрения на наличие нуль-аллелей.

Таблица 1. Генетическое разнообразие групп атлантического моржа по микросателлитным локусам

Показатель	Земля Франца-Иосифа	Новая Земля	Земля Франца-Иосифа	Новая Земля	Земля Франца-Иосифа	Новая Земля
	все особи		самцы		самки	
<i>n</i>	38	29	28	18	10	8
<i>GD</i>	0.6	0.522	0.605	0.544	0.561	0.478
<i>A</i>	5.333	6.083	5.083	5.909	3.667	4.273
<i>AR</i>	5.108	5.612	3.458	3.382	3.219	3.156
<i>H_{obs}</i>	0.55	0.53	0.553	0.582	0.549	0.617
<i>H_{exp}</i>	0.624	0.582	0.632	0.646	0.597	0.607

Примечание. *n* – число особей в выборке, *GD* – среднее генетическое разнообразие, *A* – среднее число аллелей на локус, *AR* – среднее значение аллельного богатства, *H_{obs}* – наблюдаемая гетерозиготность, *H_{exp}* – ожидаемая гетерозиготность.

Таблица 2. Уровень различий между группами атлантического моржа (микросателлитные локусы, *F_{st}*-критерий)

Пары сравнения	<i>F_{st}</i>	<i>p</i>
Земля Франца-Иосифа/Новая Земля, все особи	0.013	0.009
Земля Франца-Иосифа/Новая Земля, самцы	0.014	0.041
Земля Франца-Иосифа/Новая Земля, самки	0.05	0.026
Земля Франца-Иосифа: самцы/самки	0.016	0.187
Новая Земля: самцы/самки	0.004	0.379

Примечание. Здесь и в табл. 3, 6 и 7 статистически достоверные значения выделены полужирным шрифтом; *p* – вероятность соответствия нуль-гипотезе, предполагающей отсутствие различий между сравниваемыми группами.

Несмотря на невысокий уровень значений *F_{st}*-критерия, различия между моржами с архипелагов Земля Франца-Иосифа и Новая Земля являются статистически достоверными для всех пар сравнения (все особи, самцы, самки). В то же время между самцами и самками в пределах одной географической выборки различия статистически недостоверны (табл. 1, 2).

Анализ обобщенной выборки методом кластеризации при использовании моделей *Admixture* и *Admixture LocPrior* не выявил наличия генетической структуры: хотя метод *Evanno* в обоих случаях определял как наиболее вероятную гипотезу *K* = 2, минимальное значение показателя *LnP(K)* было получено для гипотезы *K* = 1 (результаты здесь не приведены). В модели *Admixture* для *K* = 2 вероятность принадлежности всех особей обоих районов к тому или другому кластеру была примерно одинакова – 0.472–0.540 в среднем для 6 повторностей (рис. 1а). Однако при использовании функции *LocPrior* все особи выборки с Земли Франца-Иосифа и часть особей с Новой Земли с высокой вероятностью (0.701–0.922) были отнесены к единому кластеру (кластер 1) (рис. 1б), а для нескольких особей с Новой Земли были получены высокие значения вероятности (0.704–0.870) отнесения к другому кластеру (кластер 2). Для остальных особей с Новой Земли вероят-

ность отнесения к кластеру 1 варьировала в пределах 0.697–0.398.

С учетом этого результата мы провели дополнительный анализ, выделив 8 особей (4 самца и 4 самки) со средней вероятностью отнесения к кластеру 2 более 70% в отдельную условную выборку. Все особи как с Земли Франца-Иосифа, так и с Новой Земли, с меньшей вероятностью отнесения к кластеру 2 условно рассматривали как принадлежащие к кластеру 1. Результат показал, что особи кластера 2 достоверно отличались как от остальной части выборки с Новой Земли, так и от выборки с Земли Франца-Иосифа, в то время как между двумя последними различий обнаружено не было (табл. 3). Во всех указанных группах по всем локусам не было отмечено отклонения частот аллелей от распределения Харди–Вайнберга.

При анализе нуклеотидных последовательностей аллелей гена *DQB* результат (от 133 до 3879 последовательностей на особь) был получен для 47 животных (24 самца и 23 самки) тихоокеанского моржа, 32 (23 самца и 9 самок) – атлантического моржа с островов Земли Франца-Иосифа и 14 (8 самцов, 6 самок) – с Новой Земли. Признанные валидными варианты, составлявшие от 23.3 до 74.6% от общего количества последовательностей для данного образца, были представлены в

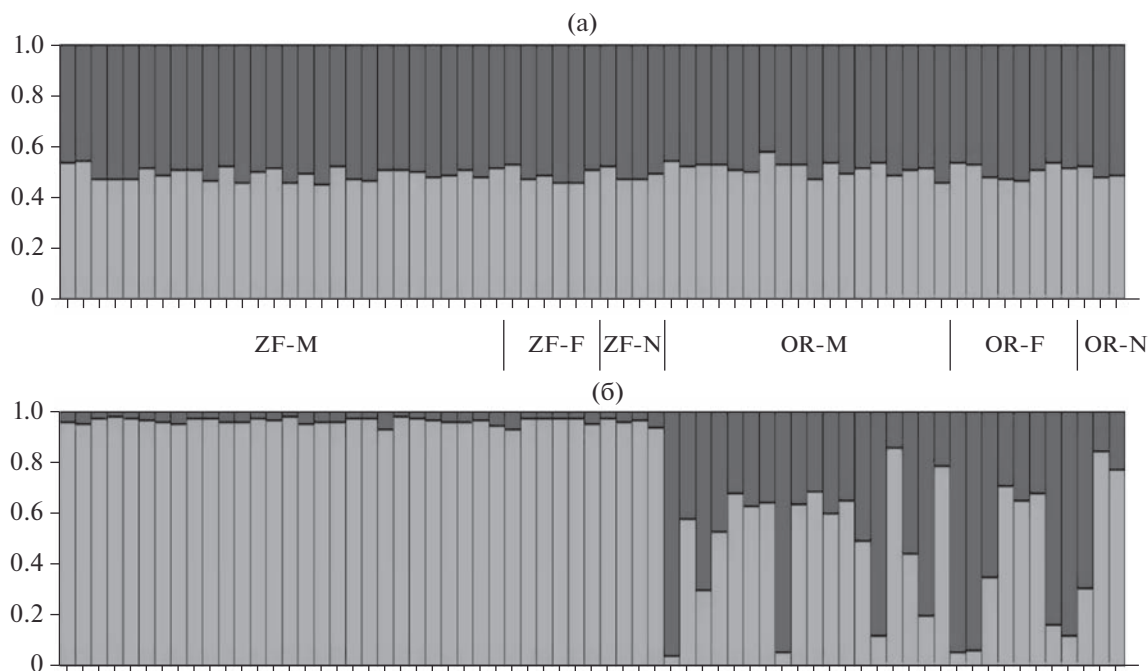


Рис. 1. Результат одной из повторностей анализа обобщенной выборки атлантического моржа ($n = 67$, 12 локусов) методом кластеризации при тестировании гипотезы $K = 2$. Каждый столбец диаграммы соответствует индивидуальному генотипу. По оси Y – значения вероятности принадлежности особи к одному из двух предполагаемых генетических кластеров. ZF-M – Земля Франца-Иосифа, самцы; ZF-F – Земля Франца-Иосифа, самки, ZF-N – Земля Франца-Иосифа, сеголетки, OR-M – Новая Земля, самцы, OR-F – Новая Земля, самки, OR-N – Новая Земля, сеголетки и особь с неустановленной половой принадлежностью. Модель: а – Admixture, б – Admixture LocPrior.

количестве от 37 до 1871 копий в каждом случае. Доля каждого из исключенных из рассмотрения (невалидных) вариантов ни в одном образце не превышала 10%. В случае наличия в образце единственного отвечающего заданным условиям варианта (гомозигота), он был представлен с частотой 54.8–74.6%, в случае двух вариантов (гетерозигота) их частота в сумме составляла 52.5–70.5%, а число копий одного варианта превышало число копий второго не более чем в два раза. Ни для одной особи не было отмечено более двух вариантов валидных последовательностей. После удаления концевых участков, комплиментарных использованному праймерам, все признанные валидными последовательности содержали 195 п.н. Стоп-кодона ни в одной последовательности обнаружено не было.

Проверка с использованием функции BLAST показала наивысшее сходство (97–98%) с известными вариантами экзона 2 гена *DQB* моржа и 94–96% с гомологичным участком генома других видов настоящих (*Phoca vitulina* Linnaeus, 1758, *Halichoerus grypus* (Fabricius, 1791), *Mirounga angustirostris* (Gill, 1866)) и ушастых (*Eumetopias jubatus* (Schreber, 1776), *Zalophus californianus* (Lesson, 1828)) тюленей. Проверка соответствующих аллелям аминокислотных последовательностей показала их сходство с бета-цепью антигена МНС класса II моржа (сходство 85–98%), тюленей и других хищных (сходство 80–95%).

В ходе анализа было отмечено 6 вариантов нуклеотидных последовательностей (аллелей), 4 из которых – *Odoro-DQB*01*, *Odoro-DQB*02*, *Odoro-DQB*03* и *Odoro-DQB*04* – были известны ранее

Таблица 3. Уровень различий между группами атлантического моржа, выделенными по результатам кластерного анализа с использованием модели Admixture LocPrior (F_{st} -критерий)

Пары сравнения	F_{st}	p
Земля Франца-Иосифа/Новая Земля, кластер 1	0.0039	0.2992
Земля Франца-Иосифа/Новая Земля, кластер 2	0.0699	0.000
Новая Земля, кластер 1/Новая Земля, кластер 2	0.0607	0.000
Земля Франца-Иосифа + Новая Земля, кластер 1/Новая Земля, кластер 2	0.0627	0.000

Таблица 4. Соотношение частот аллелей (гаплотипов) экзона 2 гена *DQB* в исследованных выборках

Аллель	Тихоокеанский морж, <i>n</i> = 94	Атлантический морж	
		Земля Франца-Иосифа, <i>n</i> = 64	Новая Земля, <i>n</i> = 28
<i>Odoro-DQB*01</i>	0.872	0.391	0.179
<i>Odoro-DQB*02</i>	0.011	0.172	0.392
<i>Odoro-DQB*03</i>	0.043	0.125	0.179
<i>Odoro-DQB*04</i>	0.074	0.156	0.071
<i>Odoro-DQB*06</i>	0	0.031	0.179
<i>Odoro-DQB*07</i>	0	0.125	0

Примечание. *n* – суммарное число копий аллелей во всех диплоидных генотипах.

Таблица 5. Показатели разнообразия аллелей экзона 2 гена *DQB* в генотипах животных

Показатель	Тихоокеанский морж	Атлантический морж	
		Земля Франца-Иосифа	Новая Земля
<i>n</i>	47	32	14
<i>A</i>	4	6	5
$H_{\text{exp}}(H)$	0.234	0.773	0.773
π	0.015	0.034	0.025
H_{obs}	0.255	0.656	0.714
$p(HW)$	1	0.531	0.832

Примечание. *n* – объем выборки, особей (диплоидных генотипов), *A* – число аллелей в выборке, $H_{\text{exp}}(H)$ – ожидаемая гетерозиготность (гаплотипическое разнообразие), π – нуклеотидное разнообразие последовательностей, H_{obs} – наблюдаемая гетерозиготность, $p(HW)$ – вероятность соответствия частот аллелей распределению Харди–Вайнберга.

(Sonsthagen et al., 2014) и еще два – *Odoro-DQB*06* (последовательность депонирована в GenBank под номером OP503615) и *Odoro-DQB*07* (GenBank OP503616), отмеченные в выборках атлантического моржа, зарегистрированы впервые. Аллель *Odoro-DQB*05*, отмеченный у единичной особи тихоокеанского моржа (Sonsthagen et al., 2014), в нашем исследовании встречен не был.

При сравнении между собой самцов и самок в пределах каждого региона как по представленности аллелей в выборке, так и с учетом данных об индивидуальных генотипах, различий между полами установлено не было ($F_{\text{st}} = 0$, $p = 0.718$ – 0.999). Ни для одной из выборок не было откло-

нения частот аллелей от ожидаемого в соответствии с уравнением Харди–Вайнберга (табл. 4–6).

Среди 14 моржей с Новой Земли, для которых были определены последовательности аллелей гена *DQB*, 10 особей могли быть отнесены к кластеру 1, а 4 особи – к кластеру 2, определяемым на основании анализа микросателлитных локусов (табл. 3). Различий между этими особями по представленности в генотипах аллелей гена *DQB* отмечено не было ($F_{\text{st}} = 0.0041$, $p = 0.433$).

Все известные нуклеотидные последовательности аллелей гена *DQB* моржа кодируют уникальные последовательности аминокислот. Однако превышение доли несинонимичных замен над синонимичными и статистически достоверное

Таблица 6. Различия между выборками, оцененные по представленности аллелей экзона 2 гена *DQB* в индивидуальных генотипах (F_{st} -критерий) и на основании попарных отличий в нуклеотидных последовательностях аллелей (Φ_{st} -критерий)

Пары сравнения	F_{st}	Φ_{st}
Тихоокеанский морж/атлантический морж, Земля Франца-Иосифа	0.2341 ($p = 0.000$)	0.1249 ($p = 0.000$)
Тихоокеанский морж/атлантический морж, Новая Земля	0.4821 ($p = 0.000$)	0.2360 ($p = 0.000$)
Атлантический морж, Земля Франца-Иосифа/Новая Земля	0.0616 ($p = 0.008$)	0.0181 ($p = 0.1723$)

Таблица 7. Количество синонимичных (dS) и несинонимичных (dN) замен в последовательностях экзона 2 гена *DQB* и результаты теста (*Z*) на положительный отбор по методу Nei-Gojobori

Показатель	Все триплеты последовательности (195 п.н.)	Антигенсвязывающие сайты (33 п.н.)
dN	0.0382, S.E. = 0.0129	0.1484, S.E. = 0.0517
dS	0.0421, S.E. = 0.0196	0.0000, S.E. = 0.0000
<i>Z</i>	-0.181, <i>p</i> = 1	2.838, <i>p</i> = 0.0027

(*Z*-тест) соответствие воздействию положительного отбора установлено только для триплетов, предположительно кодирующих 11 антигенсвязывающих сайтов (табл. 7).

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее при генотипировании по 20 микросателлитным локусам между выборками с Земли Франца-Иосифа (9 особей) и Оранских о-вов (8 особей) не было обнаружено отличий ни по частотам встречаемости аллелей, ни по результатам анализа методом кластеризации (Шитова и др., 2015). Однако, значимость этого результата ограничена небольшим количеством прогенотипированных животных. Нами между этими двумя районами обнаружены, хотя и незначительные, но статистически достоверные различия. Различия такого же уровня ($F_{st} = 0.012$) при использовании сходной панели микросателлитных локусов были отмечены и при сравнении популяций моржей Земли Франца-Иосифа–Шпицбергена и Печорского моря, на основании чего авторами было сделано заключение, что группировка Печорского моря является обособленной популяцией (Andersen et al., 2017).

Лежбище на Больших Оранских о-вах, однако, может быть смешанным – на нем обитают особи как принадлежащие с высокой вероятностью к популяции Земли Франца-Иосифа–Шпицбергена, так и генетически отличные от них – вероятные мигранты из других районов, скорее всего из юго-восточной части Баренцева моря (Чапский, 1976; Semenova et al., 2019).

Существует предположение, что самцы атлантического моржа более склонны к миграциям, чем самки (Andersen et al., 2017). Это может отражаться на генетических характеристиках животных, собирающихся на летних лежбищах. Однако в нашем случае генетических различий между самцами и самками в проанализированных выборках, в т.ч. на архипелаге Новая Земля, выявлено не было.

Нами обнаружено у атлантического моржа два новых аллеля экзона 2 гена *DQB*. Теперь для подвида в целом известно 7 аллелей этого локуса. Такое небольшое число аллелей генов МНС характерно для ластоногих, однако в пределах вида отдельные популяции могут сильно отличаться по

соотношению частот аллелей (Hoelzel et al., 1999; Sammen et al., 2011; Lau et al., 2015; и др.), что и было установлено ранее для моржей из Берингова моря и разных районов побережья Гренландии (Sonsthagen et al., 2014).

Результат, полученный нами для особей тихоокеанского моржа из Чукотского моря, не отличается от такового для животных из Берингова моря: в обоих случаях доминирует единственный аллель *Odro-DQB*01*, а индекс гаплотипического разнообразия составляет 0.2–0.3 против 0.6–0.8 в разных группах атлантического моржа. Таким образом, низкое разнообразие аллелей гена *DQB* у тихоокеанского моржа, вероятно, отражает характеристику подвида в целом. Причины этого неясны, т.к. принципиальных различий в условиях обитания атлантического и тихоокеанского моржей не выявлено, а точные сведения о потенциальном наборе патогенов, с которыми сталкиваются животные, отсутствуют. К.К. Чапский (1976) отмечает, что у атлантического подвида было выявлено 10 из 11 видов гельминтов, известных для моржа, а у тихоокеанского – только 5, но допускает, что это может быть связано с разной степенью изученности их гельминтофауны. Объяснение преобладания у тихоокеанского моржа единственного аллеля гипотезой генетического дрейфа в условиях географической изоляции подвидов вступает в противоречие с тем, что его численность почти в 10 раз превышает численность атлантического моржа (Laidre et al., 2015; Beatty et al., 2022), а генетическое разнообразие тихоокеанского подвида как по аллельному составу микросателлитных локусов, так и по последовательностям митохондриальной ДНК существенно превышает разнообразие любой региональной группы атлантического подвида (Шитова и др., 2015, 2017; Lindqvist et al., 2009; Sonsthagen et al., 2014).

Для популяций атлантического моржа сведения о различиях в наборе патогенов и влияющих на их воздействие условиях среды отсутствуют. Тем не менее все пять исследованных на сегодняшний день его группировок существенно различаются по частоте встречаемости аллелей (рис. 2). Как и для животных из разных районов побережья Гренландии, уровень различий между выборками с Земли Франца-Иосифа и Новой Земли, оцененный по частотам аллелей гена *DQB* ($F_{st} =$

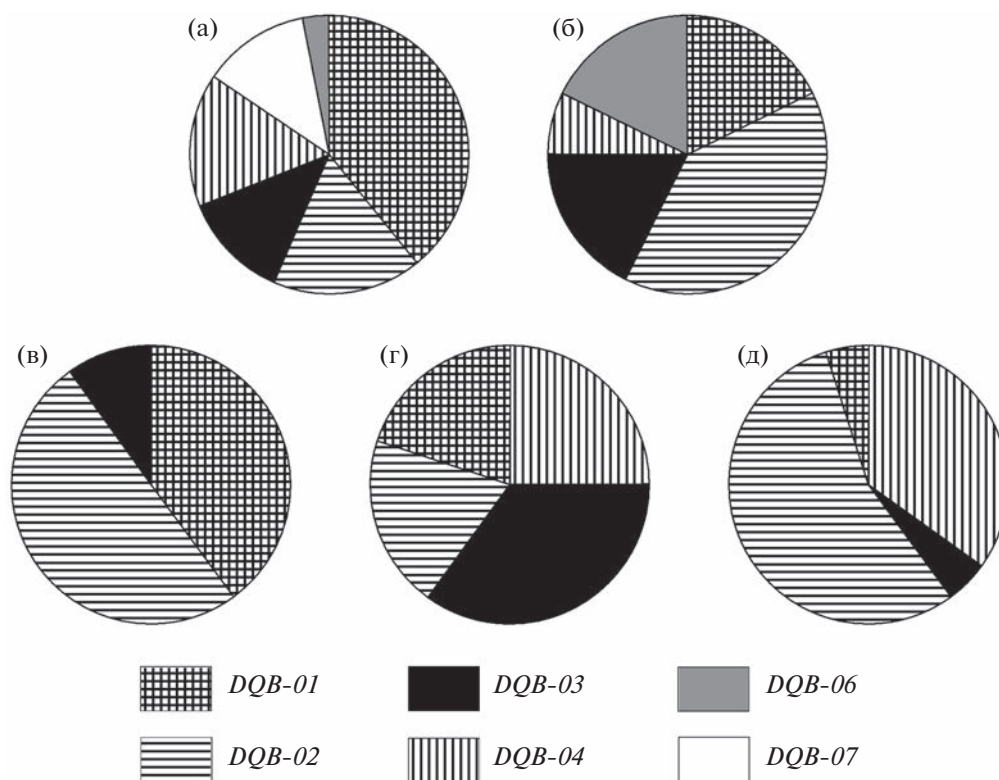


Рис. 2. Частоты аллелей экзона 2 гена *DQB* в пространственных группах атлантического моржа. а – Земля Франца-Иосифа, б – Новая Земля (наши данные); в – восточная (Scoresby Sound), г – юго-западная (Attu-Sisimiut), д – северо-западная (Thule) Гренландия (по: Sonsthagen et al., 2014).

= 0.062), оказывается более выраженным, чем при оценке по частотам аллелей микросателлитных локусов ($F_{st} = 0.013$). Похожая картина была получена при исследовании различий между репродуктивными лежбищами серого тюленя: животные на географически более близких, но биотопически различающихся участках побережий, заметно отличались между собой по наборам аллелей гена *DQB* (Cammien et al., 2011).

Выявленные различия в результатах, соответствующих селективно-нейтральным и адаптивно-значимым маркерам для моржей с летних лежбищ Новой Земли, позволяют выдвинуть предположение о предпочтении особями с отличающимися вариантами МНС-генотипов разных районов летнего нагула вне зависимости от их популяционной принадлежности. Разумеется, для подтверждения этого предположения необходимы более детальные исследования.

Большая разрешающая способность анализа генов МНС по сравнению с микросателлитными локусами, показанная ранее для популяций моржей западной части ареала, была подтверждена и в настоящей работе. В дальнейших исследованиях генетической структуры атлантического моржа, в частности в Баренцевом и Карском морях,

оценку по селективно-нейтральным локусам следует дополнять анализом данного маркера.

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. На сбор проб биопсии атлантического моржа были получены соответствующие разрешения Федеральной службы по надзору в сфере природопользования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Материалы публикации подготовлены в рамках выполнения работ по теме “Изучение и мониторинг моржа и белого медведя как индикаторов устойчивого состояния морских арктических экосистем” в рамках Программы сохранения биологического разнообразия ПАО “НК “Роснефть”. Отбор проб кожи тихоокеанского моржа проведен в рамках экспедиции КФ ТИГ

ДВО РАН, поддержанной грантом от US Fish and Wildlife Service.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беликов С.Е. Морские млекопитающие Российской Арктики: изменения численности и среды обитания под воздействием антропогенных и природных факторов // Наземные и морские экосистемы. М.: Паулсен. 2011. С. 207–227.
- Крюкова Н.В. Проблемы законодательного регулирования традиционного (аборигенного) промысла тихоокеанского моржа в России // Арктика и Север. 2019. № 36. С. 24–41.
- Чапский К.К. Морж // Гептнер В.Г., Чапский К.К., Арсеньев В.А., Соколов В.Е. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. Ч. 3. Ластоногие и зубатые киты. М.: Высшая школа. 1976. С. 28–51.
- Шутова М.В., Гаврило М.В., Мизин И.А. и др. Микросателлитная изменчивость атлантического моржа (*Odobenus rosmarus rosmarus*) с лежбищ архипелага Земля Франца Иосифа и северной оконечности Новой Земли // Морские млекопитающие Голарктики. Сб. научн. тр. по мат-лам VIII межд. конф. Т. 2. М.: РОО “Совет по морским млекопитающим”. 2015. С. 319–326.
- Шутова М.В., Кочнев А.А., Дольникова О.Г. и др. Генетическое разнообразие тихоокеанского моржа (*Odobenus rosmarus divergens*) в западной части Чукотского моря // Генетика. 2017. Т. 53. № 2. С. 223–232.
- Allen P.J., Amos W., Pomeroy P.P., Twiss S.D. Microsatellite variation in grey seals (*Halichoerus grypus*) shows evidence of genetic differentiation between two British breeding colonies // Mol. Ecol. 1995. V. 4. № 6. P. 653–662.
- Andersen L.W., Born E.W., Gjertz I. et al. Population structure and gene flow of the Atlantic walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus*) in the eastern Atlantic Arctic based on mitochondrial DNA and microsatellite variation // Mol. Ecol. 1998. V. 7. № 10. P. 1323–1336.
- Andersen L.W., Jacobsen M.W., Lydersen C. et al. Walruses (*Odobenus rosmarus rosmarus*) in the Pechora Sea in the context of contemporary population structure of Northeast Atlantic walruses // Biol. J. Linn. Soc. 2017. V. 122. № 4. P. 897–915.
- Beatty W.S., Lemons P.R., Everett J.P. et al. Estimating Pacific walrus abundance and survival with multievent mark-recapture models // Mar. Ecol.: Prog. Ser. 2022. V. 697. P. 167–182.
- Born E.W., Gjertz I., Reeves R.R. Population assessment of the Atlantic walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus* L.) // Medd. Nor. Polarinst. Oslo. 1995. Nr. 138. 100 p.
- Born E.W., Andersen L.W., Gjertz I., Wiig Ø. A review of the genetic relationships of Atlantic walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus*) east and west of Greenland // Pol. Biol. 2001. V. 24. № 10. P. 713–718.
- Buchanan F.C., Maiers L.D., Thue T.D. et al. Microsatellites from the Atlantic walrus *Odobenus rosmarus rosmarus* // Mol. Ecol. 1998. V. 7. № 8. P. 1083–1085.
- Bushnell B., Rood J., Singer E. BBMerge – accurate paired shotgun read merging via overlap // PLoS One. 2017. V. 12. № 10. e0185056. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185056>
- Cammen K., Hoffman J.I., Knapp L.A. et al. Geographic variation of the major histocompatibility complex in Eastern Atlantic grey seals (*Halichoerus grypus*) // Mol. Ecol. 2011. V. 20. № 4. P. 740–752.
- Earl D.A., von Holdt B.M. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method // Conserv. Genet. Resour. 2012. V. 4. № 2. P. 359–361.
- Edgar R.C. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST // Bioinformatics. 2010. V. 26. № 19. P. 2460–2461.
- Edgar R.C. UNOISE2: improved error-correction for Illumina 16S and ITS amplicon sequencing // bioRxiv. 2016. Art. ID 081257.
- Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Res. 2010. V. 10. № 3. P. 564–567.
- Gemmell N.J., Allen P.J., Goodman S.J., Reed J.Z. Interspecific microsatellite markers for the study of pinniped populations // Mol. Ecol. 1997. V. 6. № 7. P. 661–666.
- Goodman S.J. Dinucleotide repeat polymorphisms at seven anonymous microsatellite loci cloned from the European harbor seal (*Phoca vitulina vitulina*) // Anim. Genet. 1997. V. 28. № 4. P. 310–311.
- Goudet J. FSTAT (version 1.2): a computer program to calculate F-statistics // J. Hered. 1995. V. 86. № 6. P. 485–486.
- Hoelzel A.R., Stephens J.C., O'Brien S.J. Molecular genetic diversity and evolution at the MHC DQB locus in four species of pinnipeds // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. № 5. P. 611–618.
- Jayasankar P., Anoop B., Rajagopalan M. PCR-based sex determination of cetaceans and dugong from the Indian seas // Curr. Sci. 2008. V. 94. № 11. P. 1513–1516.
- Kumar S., Stecher G., Li M. et al. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms // Mol. Biol. Evol. 2018. V. 35. № 6. P. 1547–1549.
- Laidre K.L., Stern H., Kovacs K.M. et al. Arctic marine mammal population status, sea ice habitat loss, and conservation recommendations for the 21st century // Conserv. Biol. 2015. V. 29. № 3. P. 724–737.
- Langmead B., Salzberg S.L. Fast gapped-read alignment with Bowtie 2 // Nat. Methods. 2012. V. 9. № 4. P. 357–359.
- Lau Q., Chow N., Gray R. et al. Diversity of MHC DQB and DRB genes in the endangered Australian sea lion (*Neophoca cinerea*) // J. Hered. 2015. V. 106. № 4. P. 395–402.

- Lindqvist C., Bachmann L., Andersen L.W. et al. The Laptev Sea walrus *Odobenus rosmarus laptevi*: an enigma revisited // Zool. Scr. 2009. V. 38. № 2. P. 113–127.
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // Genetics. 2000. V. 155. P. 945–959.
- Semenova V., Boltunov A., Nikiforov V. 2019. Key habitats and movement patterns of Pechora Sea walrus studied using satellite telemetry // Polar Biol. 2019. V. 42. № 9. P. 1763–1774.
- Sonsthagen S.A., Fales K., Jay C.V. et al. Spatial variation and low diversity in the major histocompatibility complex in walrus (*Odobenus rosmarus*) // Polar Biol. 2014. V. 37. P. 497–506.
- Twiss S.D., Poland V.F., Graves J.A., Pomeroy P.P. Finding fathers: spatio-temporal analysis of paternity assignment in grey seals (*Halichoerus grypus*) // Mol. Ecol. 2006. V. 15. № 7. P. 1939–1953.
- Van Oosterhout C., Hutchinson W.F., Wills D.P.M., Shipley P. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data // Mol. Ecol. Notes. 2004. V. 4. № 3. P. 535–538.
- Wiig Ø., Born E.W., Stewart R.E.A. Management of Atlantic walrus (*Odobenus rosmarus rosmarus*) in the arctic Atlantic // NAMMCO Sci. Publ. 2014. V. 9. P. 315–341.
- Wilberg M.J., Dreher B.P. GENECAP: a program for analysis of multilocus genotype data for non-invasive sampling and capture-recapture population estimation // Mol. Ecol. Notes. 2004. V. 4. № 4. P. 783–785.

Microsatellites and the Major Histocompatibility Complex of the Atlantic Walrus *Odobenus rosmarus rosmarus* (Linnaeus, 1758) in Haulouts of the Barents Sea

I. G. Meschersky^a, S. I. Meschersky^a, N. V. Kryukova^{a, b}, S. M. Artemyeva^{a, c}, A. I. Isachenko^d, R. E. Lazareva^d, A. I. Shevelev^b, and V. V. Rozhnov^a

^aSevertsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

^bKamchatka Branch of the Pacific Geographical Institute, Far East Branch of Russian Academy of Sciences, Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000 Russia

^cZoological Museum of Moscow State University, Moscow, 125009 Russia

^dArctic Research Center, Moscow, 119333 Russia

The allelic diversity of the DQB gene of the major histocompatibility complex (MHC) in Atlantic walrus from the European part of the Arctic was analyzed for the first time. We studied animals from the haulouts located on the Franz Josef Land archipelago and near the northern tip of Novaya Zemlya. We demonstrated that there are significant differences for this locus between the two studied haulouts. Simultaneous analysis of microsatellite loci reveals a lower level of differentiation, and also suggest that animals from more than one spatial-geographical stock (population) gather at the summer haulout on Novaya Zemlya. It has been suggested that individuals with different MHC genotypes may prefer different feeding areas, regardless of the areas of residence during the breeding season.

Keywords: walrus, *Odobenus rosmarus rosmarus*, *Odobenus rosmarus divergens*, genetic structure, major histocompatibility complex (MHC), DQB, microsatellites, Franz Josef Land, Novaya Zemlya

УДК 574.64

ДОМОЕВАЯ КИСЛОТА В ЛАБОРАТОРНЫХ КУЛЬТУРАХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ РОДА *PSEUDO-NITZSCHIA* Н. PERAGALLO IN Н. PERAGALLO & М. PERAGALLO, 1900 И ПРОБАХ МОЛЛЮСКОВ ИЗ РОССИЙСКИХ ВОД ЯПОНСКОГО МОРЯ И ТИХООКЕАНСКИХ ВОД КАМЧАТКИ

© 2023 г. И. В. Стоник¹, * (ORCID: 0000-0003-1467-0374), Р. С. Попов² (ORCID: 0000-0002-1727-6164), А. П. Цурпало¹ (ORCID: 0000-0001-8162-8585), П. С. Дмитренко² (ORCID: 0000-0002-8191-6170), М. Ю. Щелканов^{1,3} (ORCID: 0000-0001-8610-7623), Т. Ю. Орлова¹ (ORCID: 0000-0002-5246-6967)

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

²Тихоокеанский институт биоорганической химии им. Г.Б. Елякова ДВО РАН, Владивосток, 690022 Россия

³НИИ эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова, Владивосток, 690087 Россия

*e-mail: innast2004@mail.ru

Поступила в редакцию 23.12.2022 г.

После доработки 21.04.2023 г.

Принята к публикации 08.06.2023 г.

Изучено содержание опасного амнестического токсина — домоевой кислоты (ДК) — в культурах диатомовых водорослей *Pseudo-nitzschia* и образцах двустворчатых моллюсков, собранных в российских водах Японского моря и в тихоокеанских водах п-ва Камчатка. Впервые подтверждено присутствие ДК в культурах *Pseudo-nitzschia pungens* (Grunow ex Cleve) G.R. Hasle, 1993 и *P. delicatissima* (Cleve) Heiden, 1928 из тихоокеанских вод п-ва Камчатка с помощью иммуноферментного анализа (ИФА). Относительно высокие концентрации ДК зарегистрированы в образцах модиолуса курильского *Modiolus kurilensis* F.R. Bernard, 1983 (2.92 мг/кг по данным высокоэффективной жидкостной хроматографии-масс-спектрометрии (ВЭЖХ-МС) и 2.8 мг/кг по данным ИФА) и мидии Грея *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) (0.07 мг/кг по данным ВЭЖХ-МС и 0.2 мг/кг по данным ИФА), собранных в Японском море. Показано, что при оценке относительно низких концентраций амнезиотоксина (менее 5 нг/мл в культурах микроводорослей и менее 0.05 мг/кг в моллюсках) ИФА является альтернативой ВЭЖХ, которая не позволяет идентифицировать ДК в таких пробах.

Ключевые слова: диатомовые водоросли *Pseudo-nitzschia*, двустворчатые моллюски, домоевая кислота, Японское море, тихоокеанские воды п-ва Камчатка

DOI: 10.31857/S013434752305011X, **EDN:** IIIUTW

Домоевая кислота (ДК) — амнестический токсин, который продуцируют красная водоросль *Chondria armata* (Kützing) Okamura, 1907 и диатомовые микроводоросли из родов *Pseudo-nitzschia* Н. Peragallo in Н. Peragallo & М. Peragallo, 1900 и *Nitzschia* А.Н. Hassall, 1845 (Pulido, 2008; Bates et al., 2018). Это соединение относится к классу возбуждающих аминокислот и известно как агонист ионотропных глутаматных рецепторов (Pulido, 2008). Воздействие высоких концентраций ДК, способной накапливаться в моллюсках и других морских животных и передаваться по пищевым цепям, стало причиной многочисленных случаев отравлений и гибели рыб, птиц и морских млекопитающих, зарегистрированных преимущественно у побережья США и Канады, реже Франции, Португалии, Вьетнама и др. стран (Lelong et al., 2012; Trainer et al., 2012; McCabe

et al., 2016; Bates et al., 2018, и др.). Диатомеи рода *Pseudo-nitzschia* — потенциальные продуценты ДК — известны как одна из доминирующих групп токсичного фитопланктона в дальневосточных морях России (Stonik et al., 2011, 2019; Orlova et al., 2014). Однако данные о содержании ДК в планктоне и моллюсках из морей России немногочисленны. В частности, для российских вод Японского и Охотского морей ранее было показано наличие ДК в моллюсках из зал. Петра Великого (Orlova et al., 2008; Stonik et al., 2019) и прибрежных вод о-ва Сахалин (Могильникова и др., 2007), а также подтверждено присутствие этого токсина в лабораторных культурах *Pseudo-nitzschia multiseries* (Hasle) Hasle, 1995, *P. multistriata* (Takano) Takano, 1995 и *P. calliantha* Lundholm, Moestrup & Hasle, 2003 из прибрежных вод г. Владивостока (Orlova et al., 2008; Stonik et al., 2019). Кроме того,

Таблица 1. Концентрации домоевой кислоты (пг/мл) в культурах *Pseudo-nitzschia* из российских вод Японского моря и тихоокеанских вод п-ва Камчатка, установленные с помощью ИФА-сELISA

Название клона	Вид (место сбора)	Возраст культуры (сут)	Суммарная концентрация домоевой кислоты
MBRU_PMS-21	<i>Pseudo-nitzschia multistriata</i> (Японское море)	19	ND
		26	1958.2
		33	611.3
		40	186.7 ± 31.98*
MBRU_PP-21	<i>Pseudo-nitzschia pungens</i> (тихоокеанские воды п-ва Камчатка)	19	ND
		26	2263.3
		33	2663.3
		40	ND
MBRU_PD-19	<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> (тихоокеанские воды п-ва Камчатка)	40	159.5

*Указано среднее значение ± стандартное отклонение. Примечание. ND – значения концентраций ниже предела определения.

наличие ДК было подтверждено в клетках *P. calliantha* из российских вод Черного моря в районе г. Севастополь (Рябушко и др., 2008; Besikterpe et al., 2008). Для других акваторий дальневосточных морей России, в особенности для прибрежных вод п-ва Камчатка – единственного региона, где отмечены достоверные случаи гибели людей вследствие токсичных “цветений” фитопланктона (Лебедев, 1968; Куренков, 1973; Коновалова, 1999), данные о концентрациях ДК в планктоне и моллюсках отсутствуют.

В настоящей работе мы применили два метода определения концентрации ДК – иммуноферментный анализ и высокоэффективную жидкостную хроматографию в сочетании с масс-спектрометрией – в культурах *Pseudo-nitzschia* и образцах двустворчатых моллюсков из российских вод Японского моря и северо-западной части Тихого океана у берегов п-ва Камчатка.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Культуры микроводорослей

Материалом послужили клоны двух видов диатомовых водорослей рода *Pseudo-nitzschia*: *P. delicatissima* (Cleve) Heiden, 1928 (MBRU_PD-19) и *P. pungens* (Grunow ex Cleve) G.R. Hasle, 1993 (MBRU_PP-21), изолированные из Авачинской бухты (53°0′ с.ш., 158°38′ в.д.) у тихоокеанского берега п-ва Камчатка в сентябре 2019 г. и октябре 2021 г. соответственно, а также клон *P. multistriata* (MBRU_PMS-21), изолированного из Амурского залива Японского моря вблизи мыса Красный (43°19′ с.ш., 131°54′ в.д. и 43°12′ с.ш., 131°50′ в.д.) в октябре 2021 г. в период “цветения” этого вида. Культуры поддерживали в ЦКП РК “Морской биобанк” НИЦМБ ДВО РАН (<http://marbank.dvo.ru/index.php/ru/>). Клоны выращивали в колбах Эрленмейера объемом 400 мл с культуральной средой

f/2 при температуре 18°C и освещенности 3500 лк в каждой колбе. Для анализа суммарной концентрации домоевой кислоты в суспензии клеток (клетки плюс среда) культуру тщательно перемешивали и отбирали пробу объемом 50 мл на 19-е, 26-е, 33-е и 40-е сут содержания в культуре для клонов MBRU_PP-21 и MBRU_PMS-21 и на 40-е сут – для клон MBRU_PD-19 (табл. 1). Пробы для определения суммарной концентрации ДК обрабатывали на ультразвуковой установке Branson Sonifier 450 (Branson Ultrasonics Corp., США) мощностью 100 Вт с помощью зонда диаметром 1 см, при охлаждении на льду в течение 2–4 мин, чтобы разрушить клетки, и затем проверяли результаты этого процесса под световым микроскопом. При необходимости повторяли процедуру. Пробу фильтровали через мембранный фильтр Millex-GS Syringe Filter Unit (смешанные эфиры целлюлозы) с размером пор 0.22 мкм (Merck, Германия). Суммарную концентрацию ДК в культурах (пг/мл) вследствие низких значений измеряли только методом прямого конкурентного иммуноферментного анализа.

ОБРАЗЦЫ МОЛЛЮСКОВ

Пробы *Mytilus trossulus* A. Gould, 1850 отбирали в Авачинской бухте в сентябре 2021 г., а *Modiolus kurilensis* F.R. Bernard, 1983 и *Crenomytilus grayanus* (Dunker, 1853) – в Амурском заливе вблизи мыса Красный в октябре 2021 г. (табл. 2). Навеску мягких тканей каждого вида массой 50 г гомогенизировали с помощью блендера, к навеске гомогената массой 4 г прибавляли 16 мл 50%-го раствора метанола. Материал перемешивали на вортексшейкере Heidolph Reax top (Heidolph, Германия) в течение 1 мин, затем центрифугировали при 3000 g в течение 10 мин (центрифуга NF 800R; Nuve, Турция) и отбирали надосадочную жидкость для анализа. Содержание ДК в моллюсках

Таблица 2. Концентрации домоевой кислоты (мг/кг) в пробах двустворчатых моллюсков из российских вод Японского моря и тихоокеанских вод п-ва Камчатка, установленные с помощью методов ВЭЖХ-МС и ИФА-cELISA

Место (дата) сбора	Вид	Метод ВЭЖХ-МС	Метод ИФА-cELISA
Тихоокеанские воды п-ва Камчатка, Авачинская бухта (23.09.2021)	<i>Mytilus trossulus</i>	ND	ND
Российские воды Японского моря, Амурский залив, у мыса Красный (21.10.2021)	<i>Modiolus kurilensis</i>	2.92	2.8
	<i>Crenomytilus grayanus</i>	0.07	0.2

Примечание. ND – значения концентраций ниже предела определения.

определяли с помощью прямого конкурентного иммуноферментного анализа (ИФА) и высокоэффективной жидкостной хроматографии в сочетании с масс-спектрометрией (ВЭЖХ-МС).

ИФА

ИФА выполняли с использованием набора реагентов ASP direct cELISA kit (Biosence Laboratories AS, Норвегия), прошедшего полную межлабораторную проверку в международном масштабе, по результатам которой утвержден официальный метод АОАС 2006.02 (Official methods..., 2006), рекомендованный Регламентом Комиссии (ЕС) No 1244/2007 (Commission Regulation..., 2007) для целей скрининга моллюсков на содержание ДК. Подготовку проб и анализ выполняли в соответствии с рекомендациями производителя (Domоic Acid ELISA, Microtiter Plate).

Непосредственно перед проведением анализа аликвоту проб моллюсков и культур микроводорослей разбавляли буферным раствором (10%-й метанол в фосфатном буфере с твином 20, рН 7.4). Каждую пробу анализировали в трех повторностях, которые соответствовали трем разным разбавлениям пробы буферным раствором. Для каждого разведения (повторности) анализировали попадание в рабочий диапазон калибровочной кривой 10–250 пг/мл. В одном случае (проба культуры MBRU_PMS-21 на 40-е сутки культивирования) были получены три значения, соответствующие рабочему диапазону калибровочной кривой, и на их основе вычислено среднее значение \pm стандартное отклонение (табл. 1). Измерения оптической плотности растворов выполняли с помощью ридера (микропланшетного фотометра) EI 800G (BioTek Instruments, США) с фильтром 450 нм. Предел количественного определения – 0.010 мг/кг согласно информации, размещенной на сайте поставщика (Экосистема Стайлаб).

ВЭЖХ-МС

Подготовку проб к анализу проводили методом твердофазной экстракции (ТФЭ). Для этого аликвоту экстракта моллюска объемом 4 мл упаривали при пониженном давлении, используя центрифугу-концентратор Eppendorf Concentra-

tor plus (Eppendorf, Германия), перерастворили в 2 мл 50%-го метанола и очищали при помощи ТФЭ. Картридж для ТФЭ Bond Elut C18 100 мг, 1 мл (Agilent Technologies, США) предварительно кондиционировали 3 мл метанола и 3 мл воды. Анализируемый экстракт медленно пропускали через картридж по каплям (скорость потока около 1 мл/мин), картридж с нанесенной пробой промывали 3 мл 0.5%-го раствора муравьиной кислоты. Элюирование ДК проводили 1.7 мл 50%-го метанола. Для ВЭЖХ использовали колонку Poroshell 120 SB-C18 2.1 \times 150 мм, размер частиц 1.9 мкм (Agilent Technologies, США). Хроматографическое разделение проводили в режиме градиентного элюирования, используя хроматограф Bruker Elute UHPLC (Bruker Daltonics, Германия), который состоял из блока насосов Elute Pump HPG 1300, автосамплера Elute Autosampler UHPLC и колоночного термостата Elute Column Oven. В качестве подвижной фазы использовали 0.1%-й водный раствор муравьиной кислоты (фаза А) и 0.1%-й раствор муравьиной кислоты в ацетонитриле (фаза Б) при скорости потока 0.4 мл/мин. Программа градиента: 0–1.5 мин – 5% фазы Б, до 10 мин – градиент до 40% фазы Б, до 21 мин – градиент до 100% фазы Б, 21–25 мин – 100% фазы Б; 25.1–28 мин – 5% фазы Б. Температура колонки 40°C, объем вводимой пробы 10 мкл. Выбор данной программы градиента был обусловлен дополнительной задачей обнаружения в тканях моллюсков липофильных токсинов – окадаиковой кислоты, динофизистоксина-1 и бреветоксина-3. Однако других известных токсинов, кроме домоевой кислоты, в изученных образцах обнаружено не было.

Масс-спектрометрическое детектирование ДК осуществляли на приборе Bruker impact II QTOF (Bruker Daltonics, Германия) при положительной ионизации электроспреем. Параметры работы источника ионизации: напряжение на капилляре 4500 В, газ-осушитель азот при объемном потоке 6 л/мин, давлении 2.5 бар, температуре 200°C. Запись масс-спектров проводили в режиме сканирования в диапазоне от 50 до 2000 m/z . Настройку масс-спектрометра выполняли при помощи смеси Agilent ESI-L Low Concentration Tuning Mix (Agilent Technologies, США). Анализ ВЭЖХ-МС хроматограмм проводили с помощью программ

otofControl (версия 4.1) и DataAnalysis (версия 4.4) (Bruker Daltonics, Германия). ДК детектировали по хроматографическому пику со временем удерживания 5.1 мин на хроматограмме, построенной по току иона $[M + H]^+$ при m/z 312.14 ± 0.02 .

Для подтверждения специфичности методики был проведен анализ образцов ткани мидии тихоокеанской *M. trossulus*, собранной в Амурском заливе в августе 2020 г., не содержащей ДК в пределах обнаружения метода. Количественное определение ДК в пробах моллюсков проводили с использованием метода внешнего стандарта. Калибровочные стандарты готовили путем добавления ДК к гомогенату ткани мидии. Исходный (стандартный) раствор ДК – NRC CRM-DA-f (National Research Council, Канада) – с концентрацией 101.8 мкг/мл (Thomas et al., 2008) добавляли к навескам гомогената массой 4 г в таких количествах, чтобы получить концентрации ДК в ткани 0.02, 0.04, 0.4, 2 и 4 мг/кг. После добавления ДК гомогенат перемешивали в течение 1 мин на вортексшейкере Heidolph Reax top и затем прибавляли 16 мл 50%-го раствора метанола. Дальнейшую подготовку проб к анализу методом ВЭЖХ-МС проводили как описано выше для ИФА.

Построение градуировочной кривой осуществляли по площади хроматографических пиков на хроматограммах, построенных по току иона домоевой кислоты $[M + H]^+$ при m/z 312.14 ± 0.02 ($R^2 = 0.9905$). Полученную калибровочную зависимость использовали для вычисления концентрации ДК в анализируемом образце, после чего вычисляли содержание ДК в исходной пробе по формуле $C = (C1 \times V \times 10^{-6})/m$, где $C1$ – концентрация домоевой кислоты в исходном образце (нг/мл), V – объем экстракта (16 мл), m – масса ткани моллюска, используемая для получения экстракта (0.004 кг).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Концентрации домоевой кислоты, определенные в культурах диатомовых водорослей методом ИФА-сELISA, в пробах моллюсков – ИФА-сELISA и ВЭЖХ-МС, приведены в табл. 1 и 2.

ДК в культурах микроводорослей

Суммарная концентрация ДК в клоне *Pseudo-nitzschia multistriata* из Амурского залива варьировала от 187 до 1958 пг/мл с максимумом на 26-е сут культивирования, в клоне *P. pungens* из Авачинской бухты изменялась от 2263 до 2663 пг/мл с максимумом на 33-и сут. Суммарная концентрация ДК в клоне *P. delicatissima* из Авачинской бухты на 40-е сут культивирования составила 159 пг/мл (табл. 1).

ДК в моллюсках

Хроматограммы по току иона ДК в образцах *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus kurilensis* представле-

ны на рис. 1. При анализе методом ВЭЖХ-МС ДК выходила несимметричным пиком, имеющим время удерживания 5.1 мин (рис. 1), тогда как на хроматограммах калибровочных стандартов присутствовал симметричный пик. Вероятно, наличие на хроматограммах несимметричных пиков может быть вызвано присутствием суммы ДК с примесью ее изомеров.

Относительно высокие концентрации ДК зарегистрированы в образцах моллюсков модиолуса курильского (2.92 мг/кг по данным ВЭЖХ-МС и 2.8 мг/кг по данным ИФА) и мидии Грея (0.07 мг/кг согласно ВЭЖХ-МС и 0.2 мг/кг согласно ИФА), собранных в Амурском заливе в конце октября 2021 г. (табл. 2) в период “цветения” *P. multistriata*. ДК не обнаружена в *Mytilus trossulus* из камчатских вод.

ОБСУЖДЕНИЕ

В материале, собранном у п-ва Камчатка, впервые подтверждено присутствие домоевой кислоты при относительно низких концентрациях в культурах двух видов диатомей (*Pseudo-nitzschia pungens* и *P. delicatissima*) методом ИФА (табл. 1, 2). Наиболее высокая суммарная концентрация ДК в изученных нами культурах найдена в клоне *Pseudonitzschia pungens* (2663 пг/мл), изолированном из тихоокеанских вод п-ва Камчатка.

ДК найдена и в пробах моллюсков из российских вод Японского моря.

Максимальное содержание токсина отмечено в *Modiolus kurilensis*, где наблюдали накопление ДК в конце октября 2021 г. (табл. 2) вследствие “цветения” воды, вызванного *P. multistriata*. Хотя концентрации ДК в модиолусе (2.8–2.92 мг/кг) оказались ниже утвержденного допустимого предела в 20 мг/кг (Технический регламент..., 2011), они приблизительно на порядок превышали значения (0.1–0.3 мг/кг), ранее отмеченные в пробах двустворчатых моллюсков из этого района (Stonik et al., 2019).

Относительно высокие концентрации ДК в моллюсках позволили нам наряду с ИФА впервые применить метод ВЭЖХ-МС для анализа этого токсина в моллюсках из российских вод Японского моря. Сходные концентрации ДК, полученные для двух видов моллюсков из Японского моря методами ИФА и ВЭЖХ-МС (табл. 2), указывают на возможность использования обоих этих методов для определения ДК в моллюсках из района исследования.

В отличие от анализа методом ИФА, ВЭЖХ-МС анализ показал возможное присутствие в некоторых случаях изодомоевых кислот (Saeed et al., 2017). Поскольку основной пик ДК хроматографически неотделим от сопутствующих пиков, а изомерные домоевые кислоты имеют аналогичные масс-спектры, полученные нами результаты представляют собой данные для суммы ДК и ее изомеров.

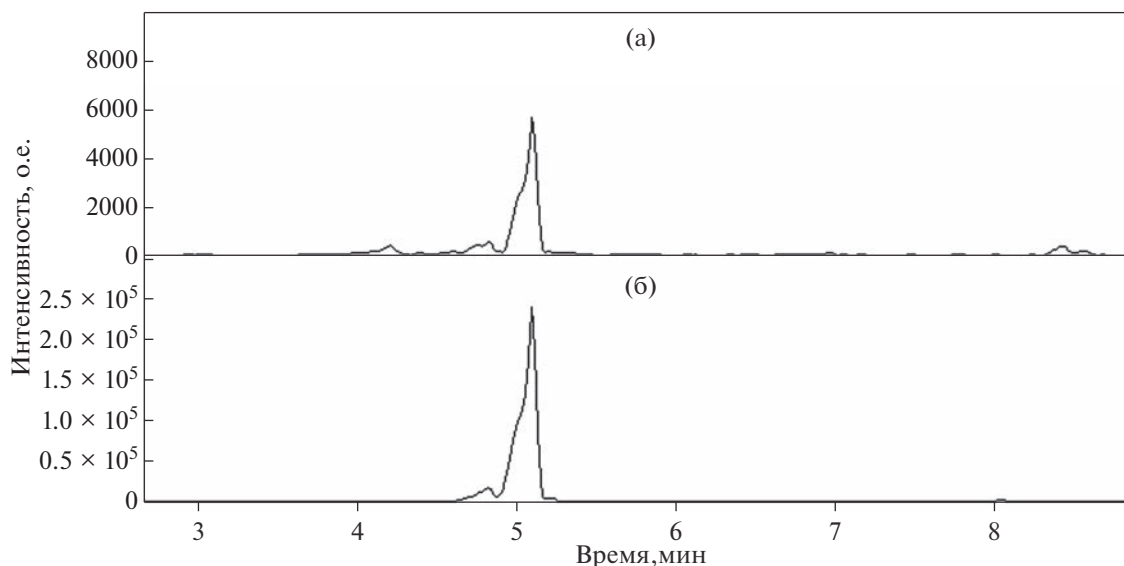


Рис. 1. Хроматограммы по току иона домоевой кислоты $[M + H]^+$ при m/z 312.14 ± 0.02 экстракта моллюсков мидии Грея *Crenomytilus grayanus* (а) и модиолуса курильского *Modiolus kurilensis* (б), полученные методом ВЭЖХ-МС. Условные обозначения: “о. е.” – относительные единицы.

Таким образом, ИФА, как более чувствительный из двух методов, оказался оптимальным для измерения относительно низкого содержания ДК в культурах диатомовых водорослей из прибрежных вод п-ва Камчатка. Метод ВЭЖХ-МС позволил выполнить измерения в образцах двух видов моллюсков из российских вод Японского моря, где содержание токсина превышало 0.05 мг/кг.

Методом, утвержденным перечнями международных и региональных (межгосударственных) стандартов, необходимыми для применения и исполнения требований ТР ТС 021/2011 для контроля ДК, является ВЭЖХ (Определение домоевой кислоты..., 2008), регламентированный ГОСТ EN 14176–2015. Однако при оценке относительно низких концентраций амнезиотоксина (менее 5 нг/мл в культурах микроводорослей и менее 0.05 мг/кг в моллюсках) ИФА является альтернативой ВЭЖХ, которая не позволяет идентифицировать ДК в таких пробах.

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

Исследования содержания амнезиотоксина методом ИФА поддержаны грантом Министерства науки и высшего образования РФ “Исследование организмов – продуцентов фикотоксина Камчатки”

(FWFE-2023-0001). Измерения содержания токсина методом ВЭЖХ-МС поддержаны грантом Министерства науки и высшего образования РФ “Развитие и применение методов химической характеристики токсических морских микроводорослей” (FWFZ-2022-0001).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Коновалова Г.В. “Красные приливы” и “цветение” воды в дальневосточных морях России и прилегающих акваториях Тихого океана // Биол. моря. 1999. Т. 25. С. 263–273.
- Куренков И.И. “Красный прилив” в Авачинской бухте в 1973 г. // Отчет № 6294818. Архив КО ТИПРО. Петропавловск-Камчатский. 1973. 23 с.
- Лебедев С.П. Внимание: “красный прилив” // Рыбное хозяйство. 1968. № 5. С. 19–20.
- Могильникова Т.А., Мотылькова И.В., Коновалова Н.В. О развитии массовых токсичных видов фитопланктона и содержании фикотоксина в тканях гребешка *Mizuhopecten yessoensis* Jay в прибрежных водах о. Сахалин // Тр. СахНИРО. 2007. Т. 9. С. 207–222.
- Определение домоевой кислоты в морепродуктах методом высокоэффективной жидкостной хроматографии. Методические указания. МУК 4.1.2229-07. М.: Федеральный центр гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора. 2008. 11 с.
- Рябушко Л.И., Бесиктене С., Едигер Д. и др. Токсичная диатомовая водоросль *Pseudo-nitzschia calliantha* Lundholm, Moestrup et Hasle из Черного моря: морфология, таксономия, экология // Мор. экол. журн. 2008. Т. 7. № 3. С. 51–60.
- Технический регламент Таможенного союза ТР ТС 021/2011 “О безопасности пищевой продукции” (с изменениями на 14 июля 2021 года). <https://docs.cntd.ru/document/902320560>.
- Экосистема Стайлаб. Фикотоксины. Домоевая кислота. Тест-система ASP Plate kit. <https://stylab.ru/directory/phyco toxins/domeovaya-acid/a31300401-096-asp/>.

- Bates S.S., Hubbard K.A., Lundholm N. et al. *Pseudo-nitzschia*, *Nitzschia*, and domoic acid: new research since 2011 // *Harmful Algae*. 2018. V. 79. P. 3–43. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2018.06.001>
- Besiktepe S., Ryabushko L., Ediger D. et al. Domoic acid production by *Pseudo-nitzschia calliantha* Lundholm, Moestrup et Hasle (Bacillariophyta) isolated from the Black Sea // *Harmful Algae*. 2008. V. 7. № 4. P. 438–442.
- Commission Regulation (EC) № 1244/2007 of 24 October 2007 amending Regulation (EC) № 2074/2005 as regards implementing measures for certain products of animal origin intended for human consumption and laying down specific rules on official controls for the inspection of meat // *Off. J. Eur. Union*. 25.10.2007. L 281. V. 50. P. 12–18. <http://data.europa.eu/eli/reg/2007/1244/oj>.
- Domoic acid (ASP) ELISA, microtiter plate. Enzyme-linked immunosorbent assay for the determination of domoic acid in water, seawater and shellfish samples. Product no. 520505. 4 p. <https://www.biosense.com/pdfs/L35000435.pdf>.
- Lelong A., Hégarret H., Soudant Ph., Bates S.S. *Pseudo-nitzschia* (Bacillariophyceae) species, domoic acid and amnesic shellfish poisoning: revisiting previous paradigms // *Phycologia*. 2012. V. 51. P. 168–216.
- McCabe R.M., Hickey B.M., Kudela R.M. et al. An unprecedented coastwide toxic algal bloom linked to anomalous ocean conditions // *Geophys. Res. Lett.* 2016. V. 43. P. 10366–10376.
- Official methods of analysis of AOAC International: 19th ed. Gaithersburg, Md.: AOAC International. 2006. Official method 2006.02.
- Orlova T.Yu., Stonik I.V., Aizdaicher N.A. et al. Toxicity, morphology and distribution of *Pseudo-nitzschia calliantha*, *P. multistriata* and *P. multiseriata* (Bacillariophyta) from the northwestern Sea of Japan // *Bot. Mar.* 2008. V. 51. № 4. P. 297–306.
- Orlova T., Morozova T., Kameneva P., Schevchenko O. Harmful algal blooms on the Russian east coast and their possible economic impacts // *PICES Sci. Rep.* 2014. № 47. P. 41–58.
- Pulido O.M. Domoic acid toxicologic pathology: a review // *Mar. Drugs*. 2008. V. 6. № 2. P. 180–219.
- Saeed A.F., Awan S.A., Ling S. et al. Domoic acid: Attributes, exposure risks, innovative detection techniques and therapeutics // *Algal Res.* 2017. V. 24. Part A. P. 97–110.
- Stonik I.V., Orlova T.Yu., Lundholm N. Diversity of *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo from the western North Pacific // *Diatom Res.* 2011. V. 26. № 1. P. 121–134.
- Stonik I.V., Orlova T.Yu., Chikalovets I.V. et al. *Pseudo-nitzschia* species (Bacillariophyceae) and the domoic acid concentration in *Pseudo-nitzschia* cultures and bivalves from the northwestern Sea of Japan, Russia // *Nova Hedwigia*. 2019. V. 108. № 1–2. P. 73–93. https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2018/0502
- Thomas K., Tremblay M.-L., Walter J.A., Quilliam M.A. NRC CRM-DA-f, a certified calibration solution reference material for domoic acid // *CRMP Tech. Rep. CRM-DA-f-20071205*. 2008.
- Trainer V.L., Bates S.S., Lundholm N. et al. *Pseudo-nitzschia* physiological ecology, phylogeny, toxicity, monitoring and impacts on ecosystem health // *Harmful Algae*. 2012. V. 14. P. 271–300. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.10.025>

Domoic Acid in Cultures of the Diatom Genus *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo in H. Peragallo & M. Peragallo, 1900 and in Bivalve Samples from the Russian Waters of the Sea of Japan and the Pacific Waters of Kamchatka

I. V. Stonik^a, R. S. Popov^b, A. P. Tsurpalo^a, P. S. Dmitrenok^b, M. Yu. Shchelkanov^{a,c}, and T. Yu. Orlova^a

^aA.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690041 Russia

^bG.B. Elyakov Pacific Institute of Bioorganic Chemistry, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia

^cSomov Research Institute of Epidemiology and Microbiology by Federal Service for Surveillance on Consumer Rights Protection and Human Wellbeing, Vladivostok, 690087 Russia

Content of a dangerous amnesic toxin – domoic acid (DA) – was determined in cultures of the diatom genus *Pseudo-nitzschia* and in bivalve samples collected in the Russian waters of the Sea of Japan and off the Pacific coast of Kamchatka. For the first time, the presence of DA has been confirmed in cultures of *Pseudo-nitzschia pungens* (Grunow ex Cleve) G.R. Hasle, 1993 and *P. delicatissima* (Cleve) Heiden, 1928 from the Pacific coast of Kamchatka with the use of the competitive enzyme-linked immuno-sorbent assay (cELISA). Relatively high concentrations of DA were recorded in the horse mussel *Modiolus kurilensis* F.R. Bernard, 1983 (2.92 mg/kg based on high-performance chromatography-mass spectrometry (HPLC-MS) and 2.8 mg/kg based on cELISA) and in the Gray mussel *Crenomytilus grayanus* (0.07 mg/kg based on HPLC-MS and 0.2 mg/kg based on cELISA) collected in the Sea of Japan. It has been shown that for assessing relatively low concentrations of amnesiotoxin (less than 5 ng/ml in microalgal cultures and less than 0.05 mg/kg in mollusks) cELISA assay is an alternative to HPLC that does not allow to detect DA in such samples.

Keywords: Diatom algae *Pseudo-nitzschia*, bivalve mollusks, domoic acid, the Sea of Japan, the Pacific waters of Kamchatka

УДК 597.553.2:575.17:575.86

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ АТЛАНТИЧЕСКОЙ ТРЕСКИ *GADUS MORHUA* L., 1758 (GADIFORMES: GADIDAE) МУРМАНСКОГО ПРИБРЕЖЬЯ: РАСОВЫЙ СОСТАВ И ПРОМЫСЕЛ

© 2023 г. А. Н. Строганов^{1,*} (ORCID: 000-0003-3334-7839), Н. А. Ярагина² (ORCID: 0000-0003-0621-9065), Е. А. Филина², Е. В. Пономарева¹ (ORCID: 0000-0002-3051-9044)

¹Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (МГУ), Москва, 119234 Россия

²Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии ("ПИНРО" им. Н.М. Книповича), Мурманск, 183038 Россия

*e-mail: andrei_str@mail.ru

Поступила в редакцию 29.12.2022 г.

После доработки 08.04.2023 г.

Принята к публикации 08.06.2023 г.

Изучены биологические особенности атлантической трески *Gadus morhua* L., 1758 прибрежных зон Мурманска за 1999–2006 гг. Проанализированы возрастной состав, темпы роста и полового созревания, особенности питания и структура отолитов. Проведены гистологические и генетические исследования. Показано, что в губах Западного Мурманска в основном обитает и нерестится молодая треска. Рыба старших возрастов из-за недостатка пищи покидает прибрежные зоны. Темп роста молодой трески прибрежья сопоставим с таковым у особей открытой части Баренцева моря. С возрастом треска открытых мористых акваторий заметно опережает в росте рыб, обитающих в прибрежной зоне. Отмечено, что в губах нерестится треска как с прибрежным, так и с атлантическим типами отолитов. Исследования генетического полиморфизма свидетельствуют о высокой степени генетического сходства группировок трески Норвежского и Баренцева морей, реализующейся в условиях воздействия течений (ветви Норвежского Атлантического течения и Мурманского Прибрежного течения) и на фоне миграций особей на разных стадиях онтогенеза из прибрежных и открытых акваторий.

Ключевые слова: треска, возраст, темп роста, половое созревание, питание, гаметогенез, структура отолитов, генетические исследования

DOI: 10.31857/S0134347523050121, **EDN:** ALBPYP

В начале XX века результаты Мурманской научно-промысловой экспедиции позволили сделать предположение о существовании у берегов Мурманска местной группировки атлантической трески *Gadus morhua* L., 1758, которая здесь держится и размножается (Брейтфус, Гебель, 1908). Весьма ценные наблюдения по треске прибрежных вод Мурманска были сделаны в Государственном океанографическом институте (ныне ВНИРО) (Дементьева и др., 1933; Расс, 1934; Месяцева, 1936). Однако, несмотря на обширный перечень статей, некоторые вопросы биологии остались дискуссионными, в том числе и расовый состав трески не только в прибрежных водах Мурманска, но и в пределах всего норвежско-баренцевоморского региона (Глебов, 1963; Пономаренко и др., 1970; Бараненкова и др., 1973; Зиланов и др., 2017; Nordeide, 1998; Fevolden, Sarvas, 2001; Shevelev et al., 2005; Wennevik et al., 2008; Nordeide et al., 2011).

Начиная с 1934 г. изучением сырьевой базы Баренцева моря стал заниматься Полярный институт, но основные усилия были направлены на изучение биологии промысловых рыб открытой части моря, а исследованиям прибрежной зоны Мурманска уделяли недостаточно внимания. Попытки возобновить изучение сырьевой базы прибрежных вод были предприняты во второй половине 1970-х гг., но неудовлетворительное состояние материально-технического обеспечения этих исследований не позволило развить данное направление.

В нынешнем столетии, в основном для решения социально-экономических задач, были предприняты попытки возродить прибрежный промысел на Мурмане, однако недостатки административно-правовой базы не привели к значительному расширению научно-исследовательских работ и увеличению промысла, хотя и проводилось изу-

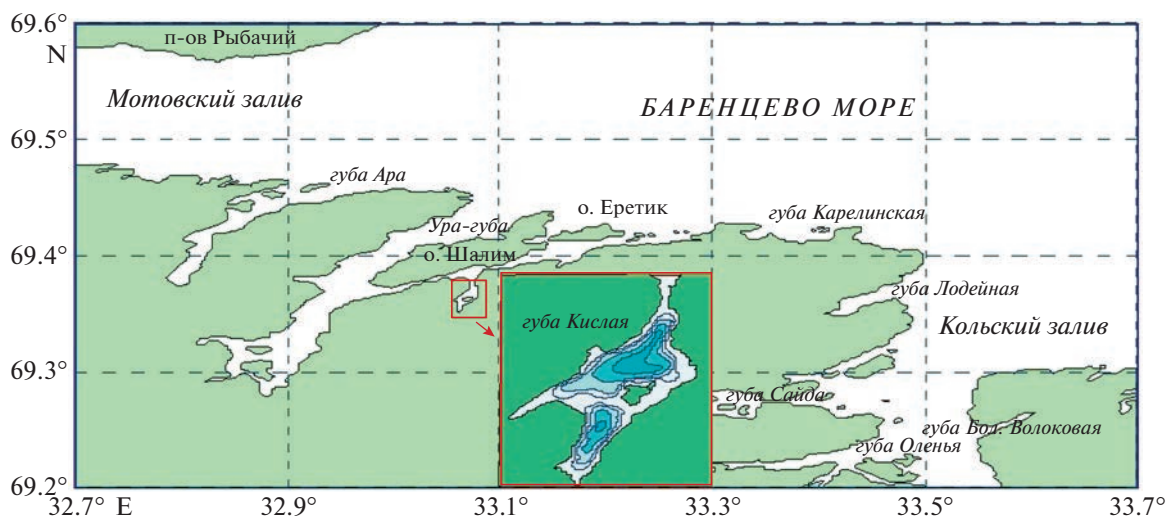


Рис. 1. Местоположение Ура-губы и губы Кислая (Западный Мурман).

чение внутривидовой изменчивости атлантической трески с использованием митохондриальных и ядерных ДНК-маркеров (Зеленина и др., 2016; Макеенко, 2016). Вопрос о рациональной эксплуатации запаса трески остается актуальным для современного развития прибрежного рыболовства. В этих условиях важно проведение комплексного анализа материала, полученного за несколько лет изучения атлантической трески, что дает возможность выявить общие тенденции изменений объекта исследований.

Цель настоящей работы – изучение морфо-биологических и генетических характеристик трески прибрежных акваторий Мурмана в условиях изменения температурного режима баренцевоморских вод и их сравнение с группировками трески Норвежского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в рамках исследовательских программ ПИНРО в 1999–2006 гг. в акватории Ура-губы и губы Кислая (Западный Мурман, Мотовский залив Баренцева моря) в нерестовый и постнерестовый периоды (рис. 1, табл. 1). Для сравнительного анализа особенностей роста (Рыбачья банка, 2000 г., 110 экз.) и питания (Рыбачья банка, 2004 г., 167 экз.) использовали выборки трески из открытых акваторий Баренцева моря.

В ходе биологического анализа трески фиксировали полную длину, массу, пол, стадию зрелости, жирность (гепатосоматический индекс); брали отоциты для определения возраста и их типа, отмечали особенности окраски.

При определении возраста трески отоциты, разломленные на две половинки по центру, рассматривали при затенении поверхности слома

Таблица 1. Количество обработанных проб *Gadus morhua* в губах Западного Мурмана (69°21'55" с.ш., 33°04'15" в.д.), экз.

Год	Полный биологический анализ	Исследования отоцитов	Генетические исследования	Гистологические исследования	Количественный анализ питания
1999	55	55	55	—	—
2000	28	—	28	—	—
2003	99	99	99	—	—
2004	124	124	50	13	124
2005	31	31	31	—	—
2006	31	31	31	—	—
Итого	368	340	294	13	124

Условные обозначения: “—” — данные отсутствуют.

при увеличении $\times 16$ под бинокляром. Дополнительной обработке (окрашивание, обжиг и т.п.) отолиты не подвергали. На основе анализа структуры отолита получили данные о нерестовой активности трески, выделении прибрежных и морских группировок. Изучение структуры отолитов проводили с использованием методических рекомендаций Э.М. Манкевич (Манкевич, 1966, 1971).

Зрелость половых продуктов определяли по 6-балльной шкале (Сорокин, 1957, 1960). Для получения информации о структурных изменениях гонад в нерестовый период проводили их гистологические исследования. Для фиксации материала из средней части гонады вырезали около 1 см^3 . В качестве фиксатора использовали раствор Буэна. Камеральную обработку гонад осуществляли по стандартным гистологическим методикам (Роскин, Левинсон, 1957).

Состав пищи и ее количественные характеристики анализировали согласно методическим рекомендациям по изучению питания рыб (Шорыгин, 1952; Берестовский и др., 1989; Изучение экосистем..., 2004). В качестве показателей использовали индекс наполнения желудков и индекс пищевого сходства (СП-коэффициент), а также данные о составе пищи, выраженные частотой встречаемости кормовых объектов (в % к общему числу проанализированных желудков с пищей) и массой отдельных пищевых объектов (в %). Статистический анализ данных проводили по стандартным методикам (Рокицкий, 1967; Ивантер, Коросов, 2003).

Для генетических исследований были взяты пробы белых мышц трески. Работы выполняли комплексным методом с использованием исследования полиморфизма аллозимов и ДНК (микросателлиты), что обеспечивало достаточно подробную характеристику генетического статуса отдельных популяций в пределах ареала обитания вида (Алтухов, Салменкова, 2002; Allendorf, Seeb, 2000). Анализировали унифицированные ферментные системы, применяемые для проведения популяционно-генетических исследований атлантической трески как в России, так и за рубежом (Jørstad, 1984; Mork et al., 1985; Mork, Giaever, 1999): α -глицерофосфатдегидрогеназа (*AGP**), фосфоглюкоизомеразы (*PGI-1**, *PGI-2**), лактатдегидрогеназа (*LDH**), изоцитратдегидрогеназа (*IDH**), фосфоглюкомутаза (*PGM**). Анализ ДНК проводили по стандартным методикам, использовали микросателлитные локусы *Gmo3*, *Gmo8*, *Gmo-G12*, *Gmo-G18*, *Gmo19*, *PGmo32*, *Gmo34*, *Gmo35* (Строганов и др., 2009; Miller et al., 2000; Jakobsdóttir et al., 2006).

Необходимо отметить, что в бассейне Норвежского и Баренцева морей на основе структуры отолита выделяют прибрежную и океаническую группировки атлантической трески (Строганов

и др., 2010; Rollefson, 1933), относительно степени репродуктивной самостоятельности которых мнения исследователей в значительной степени расходятся. Было проведено сравнение выборок, представленных особями с одним типом отолита: либо океаническим, либо прибрежным. Такой подход при анализе структуры норвежско-баренцевоморских популяций атлантической трески применяют как отечественные, так и зарубежные исследователи (Артемова, 1986; Shevelev et al., 2005; Wennevik et al., 2008). Для получения необходимого объема выборок при проведении анализа мультиаллельных аллозимных и, особенно, микросателлитных локусов в разделенных по типу отолитов выборках из Ура-губы и губы Кислая провели объединение образцов разных выборок с предварительным тестированием на гетерогенность в программном пакете METROP (Guo, Thompson, 1992; Zaykin et al., 1995).

С использованием программных пакетов GDA (Lewis, Zaykin, 2001) и Arlequin, версия 3.1 (Excoffier et al., 2005) определяли среднюю по выборке частоту аллелей на локус (*Ap*), соответствие распределению Харди–Вайнберга (распределение генотипов во всех вариантах было равновесным на уровне значимости $p > 0.05$; только в двух вариантах с аллозимами и в трех – с микросателлитами распределение генотипов было равновесным при $0.05 > p > 0.01$), гетерозиготность ожидаемую (H_E) и наблюдаемую (H_O) (различия ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности во всех случаях были недостоверными), генетическую идентичность (I), коэффициенты генетической дифференциации F_{ST} и θ (Nei, 1972; Weir, 1996). Анализ интенсивности генных потоков Nm (количество мигрантов на поколение) проводили методом на основе анализа генетической дифференциации с использованием уравнения Райта (Wright, 1951): $Nm = (1/F_{ST} - 1)/4$.

При анализе материала с целью сравнения также использовали полученные в ходе совместных российско-норвежских исследований и частично опубликованные данные по изменчивости локусов в выборках трески из Баренцева и Норвежского морей за 2002–2006 гг. (Shevelev et al., 2005). Краткое описание выборок представлено в табл. 4.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ биологических данных выборок трески из прибрежных акваторий Западного Мурмана показал присутствие особей в возрасте от одного до десяти лет (полная длина тела от 5 до 97 см). Основу в выборках составляли особи возрастом 2, 3, 4 года (22, 36 и 27% соответственно) и двух размерных групп 21–25 и 26–30 см (15 и 17% соответ-

Таблица 2. Состав пищевого комка *Gadus morhua*, выловленной в губах Западного Мурмана (69°21'55" с.ш., 33°04'15" в.д.) и на Рыбачьей банке (69°44'00" с.ш., 32°30'00" в.д.) Баренцева моря в 2004 г.

Объект	Губы Западного Мурмана		Рыбачья банка	
	<i>f</i>	<i>m</i>	<i>f</i>	<i>m</i>
Планктонные организмы				
<i>Calanus finmarchicus</i>	28.21	0.98	—	—
Euphausiacea	17.09	0.25	18.42	11.11
<i>Calanus hyperboreus</i>	9.40	0.04	—	—
Нупериідеа	6.84	0.02	—	—
Личинки рыб	5.13	0.38	—	—
Науплии Cirripedia	4.27	0.01	—	—
Mysida	2.56	+	—	—
Личинки Cirripedia	2.56	0.20	—	—
Stenophora	1.71	+	4.39	0.62
Личинки <i>Paralithodes camtschaticus</i>	1.71	+	—	—
Chaetognatha	0.85	0.01	—	—
Донные организмы				
<i>Pagurus pubescens</i>	50.43	10.04	—	—
Polychaeta	41.88	8.59	—	—
Креветки	27.35	2.59	31.58	5.53
<i>Ophiura</i> sp.	23.93	11.70	—	—
Gammaridea	7.69	0.18	—	—
Nemertea	4.27	0.83	—	—
<i>Paralithodes camtschaticus</i>	3.42	15.98	1.75	0.17
Isopoda	2.56	0.11	1.75	0.08
Bivalvia	2.56	0.05	—	—
<i>Strongylocentrotus droebachiensis</i>	1.71	0.03	—	—
Рыбы				
<i>Ammodytes hexapterus marinus</i>	7.69	3.68	—	—
<i>Mallotus villosus</i>	4.27	10.65	30.70	51.16
Молодь <i>Pollahius virens</i>	2.56	13.09	—	—
Остатки Pisces	1.71	0.01	—	—
<i>Pholis gunnellus</i>	1.71	2.58	—	—
<i>Clupea harengus harengus</i>	0.85	0.06	—	—
Молодь <i>Gadus morhua</i>	0.85	5.36	1.75	3.99
<i>Muхоcephalus scorpius</i>	0.85	12.37	—	—
Переваренные Pisces	—	—	11.40	4.68
<i>Maurolicus</i> sp.	—	—	0.88	0.04
Молодь <i>Melanogrammus aeglefinus</i>	—	—	9.65	19.78
Молодь <i>Sebastes</i>	—	—	0.88	0.55
<i>Lumpenus</i> sp.	—	—	2.63	1.21
<i>Hippoglossoides platessoides</i>	—	—	3.51	1.07
Индекс наполнения желудков, ‰	115.2		231.3	
Жирность, %	2.07		3.88	
Доля питавшихся особей, %	95.2		68.3	

Условные обозначения: *f* — частота встречаемости, % от числа питавшихся рыб; *m* — доля объекта, % от массы пищевого комка; “—” — данные отсутствуют.

Таблица 3. Биологические характеристики особей *Gadus morhua* (Западный Мурман), взятых для гистологического анализа в 2004 г.

№ рыбы	Длина, см	Вес, г	Возраст, лет	Тип отолита	Пол	Стадии зрелости	Вес гонад, г	Гонадосоматический индекс, %
1	29	246	3	Прибрежный	М	V	8.62	3.5
2	105	12440	—	Атлантический	F	IV	2358	19.0
3	83	5124	11	Прибрежный	F	V	258	5.0
4	65	2925	10	Прибрежный	F	IV	410	14.0
5	44	812	4	Прибрежный	F	V	22.07	2.7
6	36	452	5	Атлантический	М	VI	3.83	0.8
7	31	300	4	Прибрежный	М	V	3.33	1.1
8	50	1170	5	Атлантический	F	IV	68.23	5.8
9	45	984	5	Прибрежный	F	IV–V	159	16.2
10	45	794	5	Атлантический	М	VI	13.09	1.6
11	36	474	4	Прибрежный	F	V	59.44	12.5
12	40	695	4	Прибрежный	F	IV–V	107	15.4
13	37	498	4	Прибрежный	М	V	5.88	1.2

Условные обозначения: “—” — данные отсутствуют.

Таблица 4. Характеристика проанализированных выборок *Gadus morhua*

Локализация, географические координаты и индекс выборки	Тип отолита	Маркер — аллозимы	Маркер — микросателлиты
Баренцево море (2002–2006 гг.)			
губа Кислая (ВКГ) 69°21'55" с.ш., 33°04'15" в.д.	Атлантический	—	$n = 28 H_O = 0.633 A_p = 9.37$
губа Кислая (ВКГ) 69°21'55" с.ш., 33°04'15" в.д.	Прибрежный	—	$n = 55 H_O = 0.651 A_p = 10.37$
Ура-губа (BUG) 69°21'29" с.ш., 32°56'02" в.д.	Атлантический	$n = 30 H_O = 0.127 A_p = 2.00$	—
Ура-губа (BUG) 69°21'29" с.ш., 32°56'02" в.д.	Прибрежный	$n = 107 H_O = 0.177 A_p = 2.75$	—
р-н о-ва Кильдин (ВК) 69°18'20" с.ш., 34°09'40" в.д.	Атлантический	$n = 23 H_O = 0.184 A_p = 2.00$	$n = 23 H_O = 0.640 A_p = 8.62$
р-н о-ва Кильдин (ВК) 69°18'20" с.ш., 34°09'40" в.д.	Прибрежный	$n = 21 H_O = 0.198 A_p = 2.50$	$n = 20 H_O = 0.618 A_p = 7.75$
Норвежское море (2002–2003 гг.)			
Лофотены (NL1) 68°04'20" с.ш., 14°27'40" в.д.	Атлантический	$n = 39 H_O = 0.179 A_p = 2.33$	—
Лофотены (NL2) 68°04'20" с.ш., 14°27'40" в.д.	Атлантический	—	$n = 82 H_O = 0.563 A_p = 10.50$
р-н Викна (NV) 65°39'43" с.ш., 11°45'14" в.д.	Прибрежный	$n = 94 H_O = 0.168 A_p = 2.75$	$n = 47 H_O = 0.645 A_p = 10.37$
р-н Вега (NVg) 65°40'31" с.ш., 11°57'28" в.д.	Прибрежный	$n = 53 H_O = 0.198 A_p = 2.25$	$n = 48 H_O = 0.644 A_p = 9.75$
Сморфьорд (NS) 70°32'31" с.ш., 25°11'28" в.д.	Прибрежный	$n = 85 H_O = 0.186 A_p = 2.50$	$n = 40 H_O = 0.674 A_p = 9.00$

Условные обозначения: n — объем пробы, A_p — число аллелей на локус, H_O — наблюдаемая гетерозиготность. “—” — данные отсутствуют.

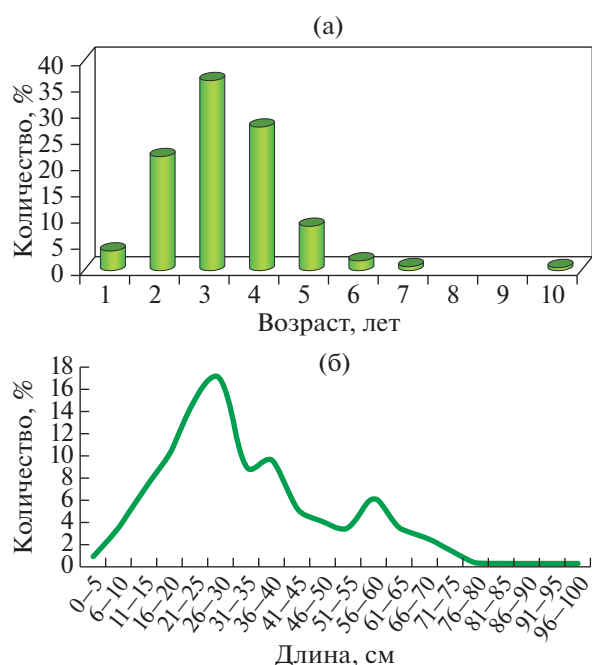


Рис. 2. Возрастной (а) и размерный (б) составы *Gadus morhua* в губах Западного Мурмана в 1999–2006 гг.

ственно) (рис. 2а, 2б). Масса трески изменялась от 19 до 5124 г, а средняя составляла 341 г.

Показано различие размерно-весовых (средние значения) характеристик между треской прибрежных и мористых акваторий, причем наблюдалась тенденция увеличения этих различий с возрастом (рис. 3). Так, например, если в возрасте 6 лет длина трески, выловленной в губах Западного Мурмана, была на четверть меньше, чем у трески из мористых акваторий Баренцева моря (Рыбачья банка), то 10-летняя “прибрежная” треска была меньше практически вдвое.

Более 20% особей из губы Кислая обладали яркой буровато-красной окраской (рис. 4). Впервые о такой треске упоминается в работе Е.К. Суворова и С.О. Чудинова (1927), где ей присвоено название “турянка”, от слова “тура”, означающего

морские водоросли, ламинарии (Есипов, 1931; Шмидт, 1947). Специфическая окраска, по-видимому, является следствием и свидетельством обитания в сублиторали, в зоне макрофитов, особенно бурых водорослей, за счет чего треска и приобретает защитную окраску.

Выполненный анализ состава пищи продемонстрировал различия у трески из прибрежных и мористых акваторий. В губах треска в основном питается бентосными организмами (62%) (рис. 5), среди которых чаще других встречались рак-отшельник *Pagurus pubescens*, *Polychaeta*, креветки и *Ophiura* sp. (от 24 до 50%) (табл. 2), суммарная доля этих объектов от массы пищевого комка была более 32%. Второстепенное значение в питании атлантической трески имел планктон (около 31%), в котором по нашим материалам доминировали копепода *Calanus finmarchicus* и *Euphausiacea*. Рыбные объекты в составе пищи трески в губах Западного Мурмана не превышали 7% (рис. 5). Напротив, в желудках трески мористых акваторий Баренцева моря (Рыбачья банка) преобладали рыбные объекты (более 82% от массы пищевого комка) (табл. 2). Индекс пищевого сходства между треской из прибрежной зоны и треской мористых участков составил всего 17%. При этом в губах треска питалась довольно активно. Здесь доля питающихся рыб составляла 95%, что почти в 1.4 раза превосходило аналогичный показатель для трески Рыбачьей банки (табл. 2). В тоже время индекс наполнения желудков и жирность трески прибрежной части были ниже в два раза, чем у трески мористых акваторий.

Основная масса особей в губах Мотовского залива была неполовозрелой с гонадами II стадии зрелости (рис. 6). В возрасте 1–2 года по численности доминировали самки, а в более старших группах количество рыб разного пола становилось примерно одинаковым (рис. 7). В губах Западного Мурмана небольшая часть особей созрела уже при длине тела 25–30 см в возрасте 3-х лет, а в массе становится половозрелой к 5–6 годам, достигнув 51–60 см (рис. 8).

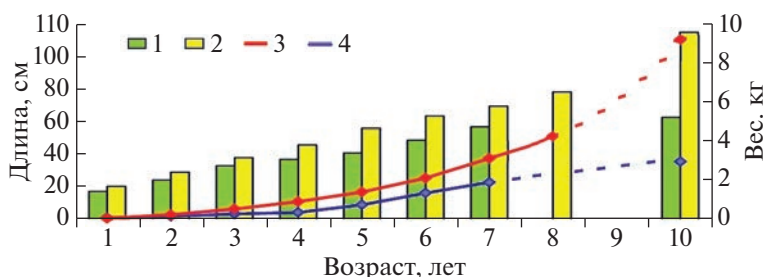


Рис. 3. Показатели длины (гистограмма) и веса (линейный график) *Gadus morhua*, выловленной в губах Западного Мурмана, и трески, обитающей в Баренцевом море (1 и 3 – Западный Мурман, 2 и 4 – Баренцево море, Рыбачья банка) в 1999–2006 гг.



Рис. 4. *Gadus morhua* с буровато-красной окраской (турянка).

Гистологические исследования гонад трески из прибрежных акваторий Западного Мурмана показали, что все особи в выборке конца марта—апреля 2004 г. были половозрелыми (табл. 3). У самок состояние яичников характеризовалось преимущественно как преднерестовое и нерестовое (стадии зрелости: IV, IV–V, V), также отмечены самцы VI стадии зрелости. Гонадосоматический индекс варьировал от 0,8 до 19%. В яичниках нерестовых самок обнаружены гидратированные ооциты, готовые к вымету, а также постовуляторные фолликулы, указывающие на то, что часть зрелых половых клеток уже была выметана. В яичнике самой маленькой половозрелой трески присутствовала последняя порция гидратированных ооцитов и многочисленные остатки постовуляторных фолликулов от вымета предыдущих порций (рис. 9а, 9б). Гонады самцов находились в нерестовом и посленерестовом состоянии. В семявыводящих протоках нерестящихся рыб отмечены многочисленные зрелые спермии, также присутствовали признаки, указывающие на то, что часть спермы уже выметана (рис. 10а, 10б). У посленерестовых особей в семенниках наблюдали восстановительные процессы и остаточные, невыметанные сперматозоиды, которые подвергались резорбции.

Изучение структуры отолитов показало, что в губах Западного Мурмана присутствовали особи трески с отолитами прибрежного, атлантического и промежуточного типов (рис. 11). Количество этих рыб в разные годы было неодинаково. Наиболее многочисленной была треска с отолитами прибрежного типа (в разные годы от 60 до 85%). Реже встречалась треска с отолитами атлантического типа (максимально до 25% в 2004 г.). Самой малочисленной была треска с отолитами промежуточного типа (не более 5%).

Результаты проведенных генетических исследований демонстрировали различный уровень изменчивости аллозимных и микросателлитных локусов, что, например, отразили значения H_o и A_p (табл. 4). Все примененные микросателлитные локусы были высокополиморфными, из шести аллозимных маркеров, напротив, высокий уро-

вень изменчивости демонстрировали только два локуса: *PGI-1** и *LDH**.

Уровень дифференциации тестированных выборок атлантической трески отличался по селективным и нейтральным маркерам. Несмотря на более высокий уровень селективного воздействия факторов среды в прибрежных акваториях Баренцева и Норвежского морей на фоне их сезонных изменений, выражающийся, в том числе, в структуре отолитов, выявлено достаточно высокое сходство по исследованным аллозимным локусам между выборками вне зависимости от локализации и типа отолита. Это подтвердили высокий уровень идентичности между выборками ($I = 0,994 - 0,999$) и низкие недостоверные значения коэффициента генетической дифференциации θ как в выборках с прибрежным и океаническим типами отолитов, так и между группами выборок с атлантическим и прибрежным типами (табл. 5).

По микросателлитным маркерам результаты при сравнении группировок с атлантическим и прибрежным типами отолитов были сходны с результатами по аллозимам: значение коэффициента дифференциации оказалось низким и недостоверным (табл. 6). О высокой степени генетического сходства, отражающего в определенной степени генетическое единство трески норвежско-баренцевоморского стада (Животовский, 1991), свидетельствуют низкие значения генетической

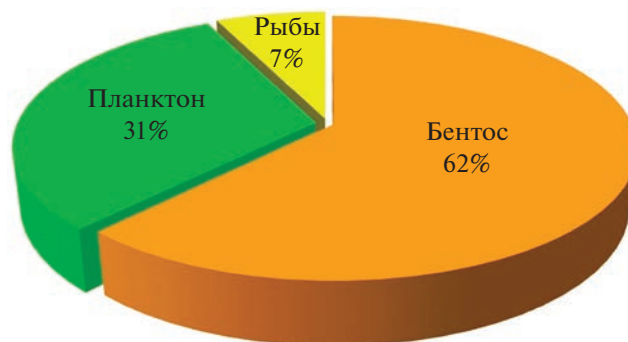


Рис. 5. Состав пищи *Gadus morhua* в губах Западного Мурмана в 2004 г. (% массы пищевого комка).

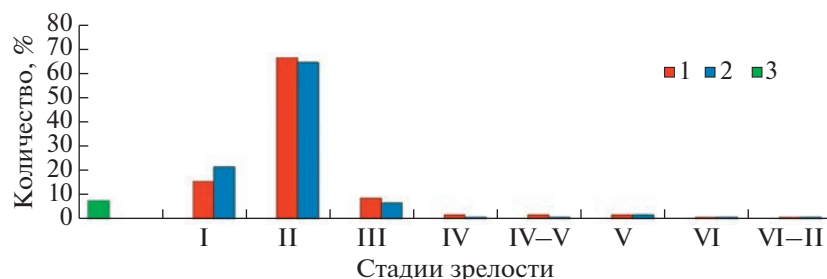


Рис. 6. Стадии зрелости гонад *Gadus morhua* в губах Западного Мурмана в 1999–2006 гг. Обозначения: 1 – самки (177 экз.); 2 – самцы (147 экз.); 3 – неполовозрелые (27 экз.).

дифференциации как внутри группировки с прибрежным типом отолита, так и группировки с океаническим (табл. 7, 8).

Значения интенсивности миграции генов между группировками трески с океаническим и прибрежными типами отолитов, полученные на основе дифференциации по аллозимным и микросателлитным маркерам имели сходные высокие значения (66.8 и 52.9 мигрантов на поколение соответственно), отражающие интенсивный обмен генетическим материалом между группировками атлантической трески открытых и прибрежных акваторий как Баренцева, так и Норвежского морей.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение особенностей роста трески из прибрежья Западного Мурмана и открытой части Баренцева моря показало, что треска открытых акваторий заметно превосходит как по линейным, так и по весовым показателям треску, обитающую в прибрежной зоне. Особенно хорошо эти различия заметны по мере взросления рыб. Интересно отметить, что подобные тенденции описаны и для акваторий Норвежского моря: океаническая треска имеет более высокий темп роста по сравнению с особями из прибрежья и фиордов (Berg, Albert, 2003).

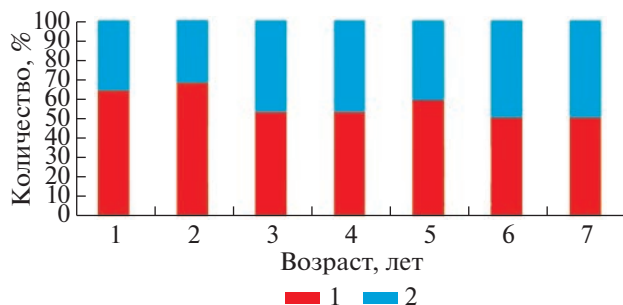


Рис. 7. Соотношение самок (1) и самцов (2) среди атлантической трески губ Западного Мурмана в 1999–2006 гг.

В соответствии с полученными данными, различия в темпе роста между треской прибрежных и открытых акваторий демонстрировали тенденцию увеличения с возрастом. Объяснением этого может быть то, что при относительно одинаковой обеспеченности пищей, молодь трески на мористых участках и в прибрежной зоне растет достаточно ровно, а наблюдаемые с возрастом различия в темпах роста обусловлены выявляемыми различиями в питании. Лучшая обеспеченность пищей (о чем свидетельствовали представленные результаты о большем значении индекса наполнения желудка), более высокая калорийность рыбной диеты (по сравнению с донными беспозвоночными, преобладающими в питании трески в прибрежной зоне) (Макарихина, <http://econf.rae.ru/article/5674>) – все это способствует более высокому темпу роста трески открытых акваторий Баренцева моря.

Характеристики питания и темпа роста, по-видимому, оказывают влияние и на различия в сроках полового созревания трески открытых и прибрежных акваторий: на фоне более высокого темпа роста отмечено позднее созревание трески открытых акваторий. Если в губах Западного Мурмана треска начинает созревать в 3 года, а в массе становится половозрелой к 5–6 годам, то в Баренцевом море (мористые акватории) в этом возрасте созревает только небольшая часть трески, а большинство особей становятся половозрелыми в 8–10 лет (Треска Баренцева моря..., 1996).

Известно, что основные нерестилища трески норвежско-баренцевоморского стада расположены у побережья Норвегии. Оптимальными условиями для размножения считается температура придонного слоя от 4 до 6°C (Световидов, 1948; Треска Баренцева моря..., 1996). При этом температура воды в этом регионе подвержена циклическим изменениям. Так, в течение XX века было два холодных (1900–1920 гг. и 1960–1970 гг.) и два теплых (1930–1950 гг. и с середины 1980-х гг.) периода (Sundby, Nakken, 2008). В периоды потеплений в западной части Баренцева моря складывались температурные условия, способствовавшие

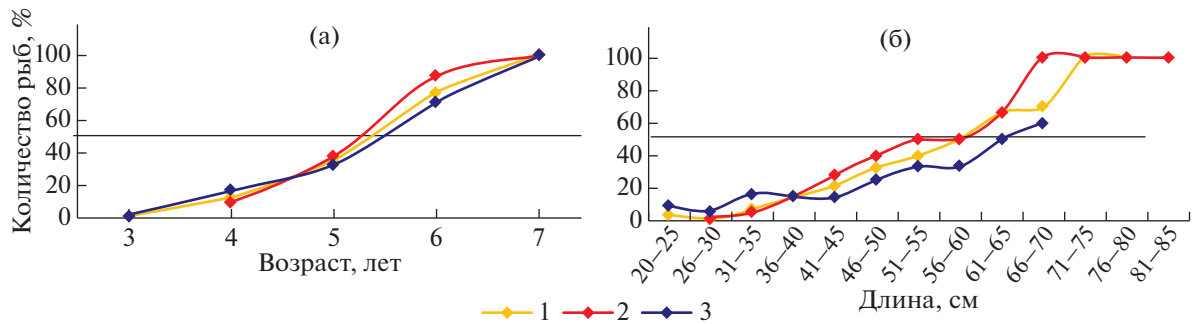


Рис. 8. Огивы созревания *Gadus morhua* губ Западного Мурмана в зависимости от возраста (а) и длины (б) в 1999–2006 гг. (1 – самки и самцы, 2 – самки, 3 – самцы).

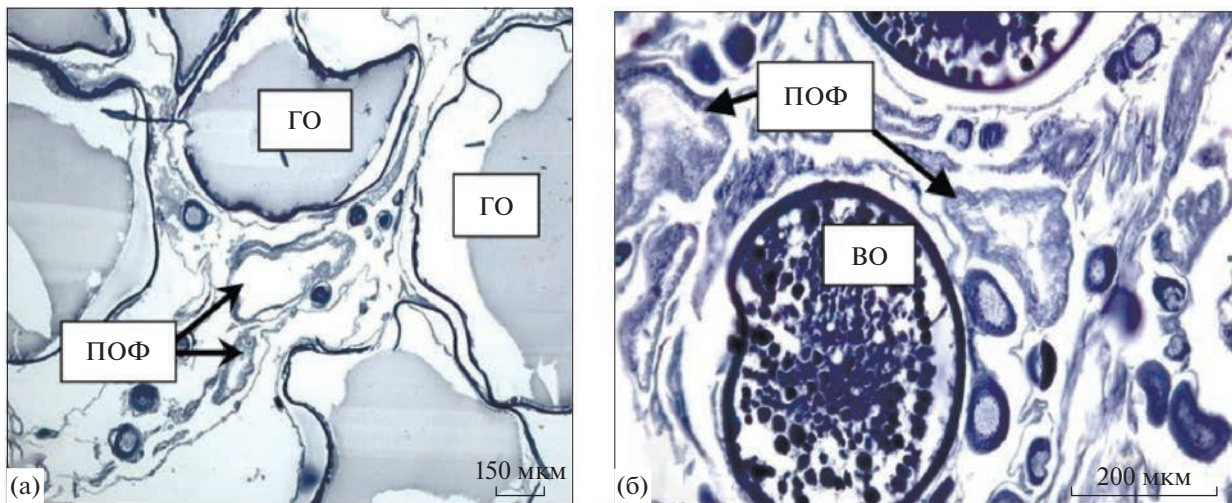


Рис. 9. Фрагменты яичников нерестящихся самок *Gadus morhua*, длина рыб 36 (а) и 44 (б) см. Видны гидратированные (ГО – стадия зрелости V) и вителлогенные (ВО – стадия зрелости IV) ооциты, а также постовуляторные фолликулы (ПОФ).

активному нересту трески также и в водах Западного Мурмана (губы и фиорды Мотовского залива) (Пономаренко, 1996; Борисов и др., 1999; Филина, Тростянский, 2007; Sundby, Nakken, 2008). Считается, что в губах Западного Мурмана нерестится преимущественно молодая, впервые со-

зревающая треска, а старшие, повторно нерестующие особи, покидают губы и заливы Кольского полуострова, предпочитая нерестилища у Лофотенских островов (Пономаренко, 1996). При этом результаты проведенных гистологических исследований позволили уточнить представления о со-

Таблица 5. Уровень дифференциации *Gadus morhua* бассейнов Норвежского и Баренцева морей (по шести аллозимным локусам) на основных уровнях иерархии популяций (значения показателя θ , %)

Статистика	Выборки трески с прибрежным типом отолита	Выборки трески с атлантическим типом отолита	Между треской с прибрежным и атлантическим типами отолитов
Уровень дифференциации, θ	–0.007 недостаточно	–1.457 недостаточно	0.372 недостаточно
95%-й доверительный бутстреп-интервал	[0.516; –0.211]	[–0.516; –1.539]	[0.882; –0.178]
Наиболее дифференцирующие локусы	<i>PGM*</i> (1.1673)	<i>PGM*</i> (–0.0002)	<i>LDH*</i> (0.9461)

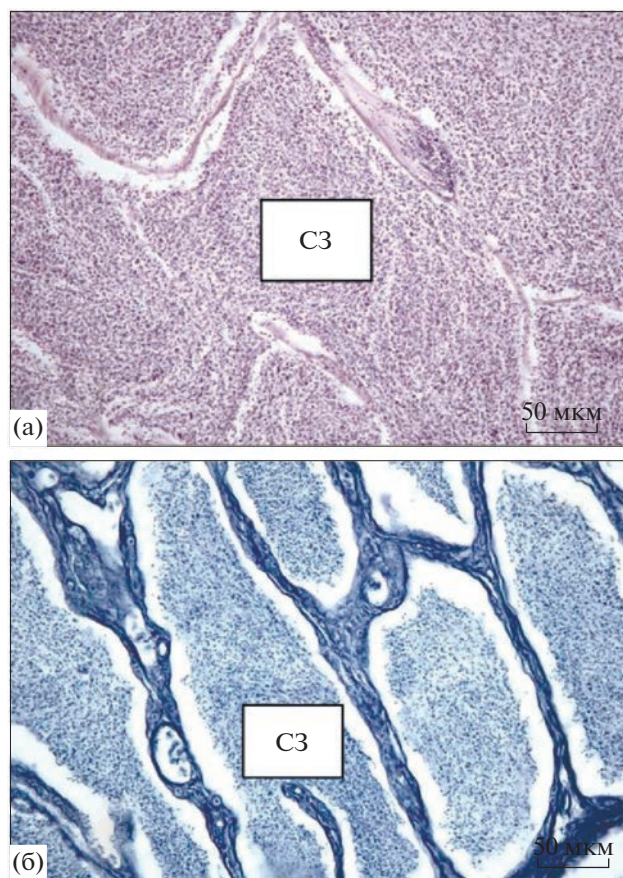


Рис. 10. Фрагменты семенников нерестящихся самцов *Gadus morhua*, длина рыб 29 (а) и 31 (б) см. Видны многочисленные зрелые сперматозоиды (С3).

ставе нерестовой группировки трески в прибрежье Западного Мурмана. Показано, что из всей выборки 77% составила треска в непосредственно нерестовом или посленерестовом состоянии. Действительно, в основном это была впервые нерестующая треска в возрасте 3–4 лет. Но также в нерестовом состоянии находилась и 11-летняя треска. Еще одно важное наблюдение состоит в том, что четвертую часть нерестовой группировки

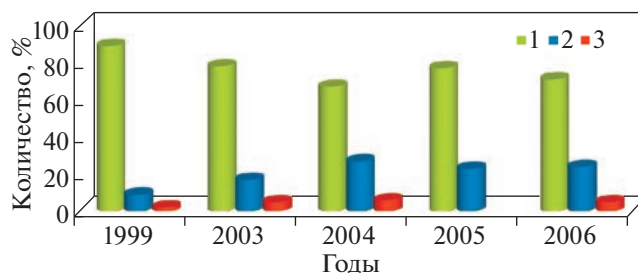


Рис. 11. Соотношение *Gadus morhua* с отолидами различных типов в губах Западного Мурмана (1 – прибрежный, 2 – атлантический и 3 – промежуточный типы отолидов).

из фиорда Ура-губа составляли особи с атлантическим типом отолида, что указывало на их обитание в открытых акваториях Баренцева моря и приход на нерестилище в прибрежной зоне.

Результаты исследования аллозимной изменчивости и полиморфизма ядерной ДНК свидетельствуют, по-видимому, о генетическом сходстве трески прибрежных и открытых акваторий. Так, по белковым маркерам нами не выявлено достоверных различий ни между выборками с прибрежным типом отолида, ни с атлантическим, ни между группами выборок с атлантическим и прибрежными типами отолидов. Это вполне соответствует результатам ранее проведенных по подобной схеме исследований (Артемьева, 1986, 1988), хотя в нашем варианте применено большее количество полиморфных маркерных локусов.

Полученные с использованием микросателлитных маркеров результаты при сравнении трески из открытых и прибрежных акваторий (с атлантическим и прибрежным типом отолидов соответственно) были сходны с данными по аллозимам. Как указывалось выше, генетические исследования были расширены путем дополнительного использования выборок трески из прибрежных и открытых акваторий Норвежского моря для охвата всего норвежско-баренцевоморского стада атлантической трески. Полученные низкие значе-

Таблица 6. Уровень дифференциации *Gadus morhua* бассейнов Норвежского и Баренцева морей (по восьми микросателлитным локусам) на основных уровнях иерархии популяций (значения показателя θ , %)

Статистика	Выборки трески с прибрежным типом отолида	Выборки трески с атлантическим типом отолида	Между треской с прибрежным и атлантическим типами отолидов
Уровень дифференциации, θ	0.585	1.465	0.471
95%-й доверительный бутстреп-интервал	достоверно [0.140; 1.194]	достоверно [0.326; 3.254]	недостоверно [1.610; -0.109]
Наиболее дифференцирующие локусы	<i>Gmo-G12</i> (0.020)	<i>Gmo34</i> (0.090)	<i>Gmo34</i> (0.047)

Таблица 7. Оценки по восьми микросателлитным локусам генетической идентичности (I) (Nei, 1972) (над диагональю) и генетической дифференциации (F_{ST}) (под диагональю) среди выборок *Gadus morhua* с атлантическим типом отолита бассейнов Норвежского и Баренцева морей

Выборки	NL2	BKG	BK
NL2		0.952	0.972
BKG	0.015		0.940
NS	0.002нд	0.022	

Примечание. По значениям F_{ST} : жирным шрифтом выделены значения, достоверные с учетом поправки Бонферрони; нд – значения недостоверны.

Таблица 8. Оценки по восьми микросателлитным локусам генетической идентичности (I) (Nei, 1972) (над диагональю) и генетической дифференциации на основе F_{ST} (под диагональю) среди выборок *Gadus morhua* с прибрежным типом отолита бассейнов Норвежского и Баренцева морей

Выборки	NVg	NV	NS	BKG	BK
NVg		0.975	0.965	0.979	0.950
NV	0.003нд		0.959	0.975	0.975
NS	0.009	0.013		0.976	0.951
BKG	0.002нд	0.005*	0.003нд		0.961
BK	0.014	0.001нд	0.007нд	0.006нд	

*Значения достоверны при $p < 0.05$. Примечание. По значениям F_{ST} : жирным шрифтом выделены значения, достоверные с учетом поправки Бонферрони; нд – значения недостоверны.

ния генетической дифференциации внутри группировки с прибрежным типом отолита, внутри группировки с океаническим типом, между группировками с прибрежным и океаническим (атлантическим) типами отолитов свидетельствуют о сходстве, единстве на генетическом уровне атлантической трески норвежско-баренцевоморского стада (Животовский, 1991).

Таким образом, исследование с применением двух групп характеристик (биологических и генетических) дало, на первый взгляд, противоречивые результаты: дифференциация по комплексу биологических параметров и сходство как по селективным, так и нейтральным генетическим маркерам. В определенной степени противоречие может разрешить обращение к показателю генной миграции. Его высокое значение свидетельствует об интенсивном уровне обмена генетическим материалом между группировками атлантической трески, “выравнивающему” даже небольшие различия на генетическом уровне. Этому соответствуют результаты ихтиопланктонных сборов на нерестилищах, демонстрирующие постепенный вынос в весенние месяцы пелагической икры и личинок атлантической трески (денатантные миграции) из фиордовых и прибрежных акваторий в открытые районы со смешиванием впоследствии трески океанических и прибрежных популяций (Расс, 1949; Sundby, Nakken, 2008), а также активные миграции молоди и взрослых особей между

прибрежными и открытыми районами (Mork, Giæver, 1999).

Успешность промысла трески в прибрежной зоне Кольского полуострова зависит от многих факторов, основными из которых являются состояние популяций, характер миграций рыб в зависимости от гидрологических условий в данном году, способствующих или, наоборот, препятствующих образованию плотных и устойчивых концентраций кормовой базы (Руднев и др., 2006). Исследования ПИНРО показали, что сырьевая база прибрежной акватории Мурмана позволяет вести рациональный промысел донных рыб с длительной перспективой, при этом биомасса трески в разные сезоны года варьирует от 22 до 43 тыс. т (Исаев и др., 2002).

В холодные годы весной треска мигрирует на восток преимущественно по Прибрежной ветви Мурманского течения, образуя у берегов плотные промысловые скопления. В теплые – по Основной ветви, когда промысел трески в прибрежной зоне обычно бывает малоэффективным (Руднев и др., 2006). Кроме того, мощные подходы мойвы к берегам в разные по тепловому состоянию водных масс годы являются причиной активной миграции зимовальных скоплений трески в прибрежную зону.

В настоящее время промысел трески в прибрежной зоне Кольского полуострова возможен при использовании тралового, ярусного и удебного лова. Особенности распределения рыб в раз-

ные по гидрологическому режиму годы и сезоны могут стать определяющей причиной в выборе орудия лова (Руднев и др., 2006).

Таким образом, проведенные исследования показали, что у берегов Мурмана, в основном обитает атлантическая треска младших и средних возрастных групп, крупная треска старших возрастных групп встречается реже. Наиболее вероятной причиной меньшей продолжительности обитания трески в водах Мурмана является миграция рыб старших возрастов в мористые районы для улучшения условий откорма, способствующих повышению темпа роста трески открытых акваторий. Хотя треска в исследуемом районе питается достаточно активно, основу ее питания все же составляют достаточно низкокалорийные донные организмы, результатом чего является относительно низкий темп роста.

В период исследования большинство особей у берегов Мурмана была неполовозрелой. Здесь также присутствовали рыбы в преднерестовом, нерестовом и постнерестовом состоянии. Отмечен высокий процент созревших рыб младших возрастных групп. Вероятно, здесь нерестятся преимущественно впервые созревающие особи. При этом повторно нерестующие особи, по-видимому, в результате поиска лучших условий для откорма, покидают губы и заливы Кольского полуострова, предпочитая открытые акватории, и впоследствии мигрируют на нерестилища у Лофотенских о-вов. Можно предположить, что количество молодых половозрелых рыб в нерестовом стаде трески в прибрежных водах Западного Мурмана на фоне благоприятных температурных условий будет определяться урожайностью поколений.

Присутствие в губах Западного Мурмана трески с отолитами как прибрежного, так и атлантического типов свидетельствует об отсутствии строгой приуроченности этих рыб к определенным местам обитания и о наличии постоянного обмена генетическим материалом между ними в результате миграций. Подтверждением этому может служить нерест в губах трески с отолитами атлантического типа, что доказывает происхождение трески прибрежных районов не только от обитающих здесь особей прибрежной группировки, но и от трески открытых морских акваторий.

Проведенные популяционно-генетические сравнительные исследования прибрежной и океанической группировок атлантической трески бассейнов Норвежского и Баренцева морей продемонстрировали относительно высокое их сходство на генетическом уровне. Таким образом, изучение генетического полиморфизма трески мористых участков и губ Западного Мурмана (как составная часть популяции баренцевоморской трески) в сравнении с популяциями трески Норвежского

моря свидетельствуют о высоком уровне генетического единства, формируемого в результате как совместного нереста трески с атлантическим и прибрежным типом отолитов в акваториях Западного Мурмана, так и в результате перемешивания океанической и прибрежной (фиордовой) трески на разных этапах онтогенеза в акваториях Норвежского и Баренцева морей (Борисов и др., 1999; Ponomarenko, 1970; Vikebø et al., 2005, 2007; Yarina et al., 2011).

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.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Госзаданий ФГБНУ “ВНИРО” (“ПИНРО” им. Н.М. Книповича) и МГУ.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают признательность и благодарность сотрудникам “ПИНРО” им. Н.М. Книповича Н.Н. Тростянскому, В.Б. Матюшкину, С.В. Долгову за помощь в сборе материала в губах Западного Мурмана; Н.В. Зуйковой, Н.А. Лепесевич – за участие и помощь в обработке материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А. Полиморфизм ДНК в популяционной генетике // Генетика. 2002. Т. 38. № 9. С. 1173–1195.
- Артёмьева К.Ф. Биохимические характеристики внутривидовых группировок трески Баренцева моря // Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря. Тез. докл. всесоюз. конф. Мурманск. 1986. С. 223–225.
- Артёмьева К.Ф. Некоторые особенности экологии и генетической изменчивости трески в районах Северо-Восточной Атлантики. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Мурманск: ПИНРО. 1988. 21 с.
- Бараненкова А.С., Сорокина Г.Б., Хохлина Н.С. Распределение икринок и личинок основных промысловых рыб Баренцева моря в апреле–июне 1969 г. на путях дрейфа от мест нереста // Тр. ПИНРО. 1973. Вып. 33. С. 34–81.
- Берестовский Е.Г., Анисимова Н.А., Денисенко С.Г. и др. Зависимость между размерами и массой тела некоторых беспозвоночных и рыб Северо-Восточной Атлантики (справочно-информационный материал) // Петрозаводск: КНЦ АН СССР. 1989. 23 с.

- Борисов В.М., Пономаренко В.П., Ярагина Н.А. Критический анализ популяционного статуса прибрежной трески *Gadus morhua* норвежско-баренцево-морского региона // Вопр. ихтиологии. 1999. Т. 39. № 1. С. 22–33.
- Брейтфус Л., Гебель Г. Материалы по естественной истории трески и пикши // Экспедиция для научно-промысловых исследований у берегов Мурмана. Отчет о работах в 1904 г. СПб.: Русская Скоропечатня. 1908. Ч. 1. С. 111–159.
- Глебов Т.И. Треска Мурманского побережья // Тр. ПИНРО. 1963. Вып. 15. С. 69–130.
- Дементьева Т.Ф., Плечкова Е.К., Розанова М.И., Танасийчук В.С. Расовый состав трески Баренцева моря // Докл. первой сессии Гос. океаногр. ин-та. 1933. № 2. С. 49–78.
- Есинов В.К. К вопросу о расах трески Баренцева моря (мурманская туранка) // Изв. научно-промысл. ст. Тр. ин-та по изуч. Севера. 1931. Вып. 48. Т. 1. С. 75–94.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука. 1991. 276 с.
- Зеленина Д.А., Макеенко Г.А., Волков А.А., Мюге Н.С. Полиморфизм митохондриальной ДНК трески Баренцева и Белого морей // Изв. РАН. Сер. Биол. 2016. № 3. С. 286–294.
- Зиланов В.К., Борисов В.М., Лука Г.И. Рыбное хозяйство Норвегии. 2017. М.: ВНИРО. 296 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: ПетрГУ. 2003. 302 с.
- Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. Вып. 1. Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в морях Европейского Севера и Северной Атлантики. М.: Изд-во ВНИРО. 2004. 300 с.
- Исаев Н.А., Зубов В.И., Москаленко В.П. Сырьевая база промысла трески и пикши в прибрежной зоне Кольского полуострова в 1999–2000 гг. // Биоресурсы и аквакультура в прибрежных районах Баренцева и Белого морей. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 2002. С. 45–54.
- Макарихина С.С. Определение калорийности питания американской норки в естественных местообитаниях // Научный электронный архив. <http://econf.rae.ru/article/5674> (дата обращения: 25.12.2022)
- Макеенко Г.А. Генетическая изменчивость атлантической трески (*Gadus morhua* L.) на северо-востоке ареала. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИБР РАН. 2016. 22 с.
- Манкевич Э.М. К методике сбора и обработки возрастных проб трески // Матер. рыбохоз. исслед. Сев. бас. Мурманск. 1966. Вып. 8. С. 53–58.
- Манкевич Э.М. Инструкция по определению популяций трески по структуре отолитов. Отчет за 1970 г. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 1971. 20 с.
- Месяцева Е.В. О биологии трески прибрежных вод Мурмана // Рыбное хозяйство СССР. 1936. № 4. С. 27–35.
- Пономаренко В.П. Роль мурманских нерестилищ в воспроизводстве популяции трески в Баренцевом море // Океанология. 1996. Т. 36. № 2. С. 268–276.
- Пономаренко В.П., Хохлина Н.С., Сорокина Г.Б. Нерест трески у берегов Мурмана в 1967 и 1968 гг. // Матер. рыбохоз. исслед. Сев. бас. 1970. Вып. 16. Ч. 1. С. 132–142.
- Расс Т.С. Нерест, икра и мальки промысловых рыб Баренцева моря // Карело-Мурманский край. 1934. № 3–4. С. 57–60.
- Расс Т.С. Материалы о размножении трески *Gadus morhua morhua* L. и о распределении ее икринок, личинок и мальков в Баренцевом море // Тр. ВНИРО. 1949. Т. 17. С. 67–155.
- Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. Минск: Высшэйш. школа. 1967. 327 с.
- Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. Микроскопическая техника. М.: Советская наука. 1957. 467 с.
- Руднев В.Г., Бойцов В.Д., Тростянский Н.Н. Сезонная и межгодовая динамика распределения донных рыб в прибрежье Мурмана и ее влияние на рыболовство // Рыбное хоз-во. 2006. № 1. С. 66–68.
- Световидов А.Н. Трескообразные // Фауна СССР. Рыбы. Т. 9. Вып. 4. М., Л.: Изд-во АН СССР. 1948. 221 с.
- Сорокин В.П. Овогенез и половой цикл у трески (*Gadus morhua* L.) // Тр. ПИНРО. 1957. Вып. 10. С. 125–144.
- Сорокин В.П. Половой цикл и сперматогенез у трески // Тр. ПИНРО. 1960. Вып. 12. С. 71–87.
- Строганов А.Н., Орлов А.М., Афанасьев К.И. и др. Предварительные данные по изменчивости трех микросателлитных локусов у тихоокеанской *Gadus macrocephalus* и атлантической *G. morhua* трески (Gadidae) // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49. № 2. С. 191–199.
- Строганов А.Н., Лепесевич Н.А., Шевелев М.С., Новиков Г.Г. Атлантическая треска *Gadus morhua* (Gadiformes: Gadidae) из Ура-губы: морфобиологическая характеристика // Вопр. ихтиологии. 2010. Т. 50. № 2. С. 184–190.
- Суворов Е.К., Чудинов С.О. О тресковых мальках на Мурмане // Изв. отд. приклад. ихтиологии и научно-промысл. исслед. 1927. Т. 6. Вып. 2. С. 233–235.
- Треска Баренцева моря (биолого-промысловый очерк). Мурманск: Изд-во ПИНРО. 1996. 285 с.
- Филина Е.А., Тростянский Н.Н. О нересте северо-восточной арктической трески *Gadus morhua* (Gadidae) в прибрежных водах Мурмана // Вопр. ихтиологии. 2007. Т. 47. № 1. С. 113–116.
- Шмидт П.Ю. Миграции рыб. М., Л.: Изд-во АН СССР. 1947. 362 с.
- Шорыгин А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря (осетровых, карповых, бычковых, окуневых и хищных сельдей). М.: Пищепромиздат. 1952. 268 с.
- Allendorf F.W., Seeb L.W. Concordance of genetic divergence among sockeye salmon populations at allozyme, nuclear DNA, and mitochondrial DNA markers // Evolution. 2000. V. 54. № 2. P. 640–651.
- Berg E., Albert O.T. Cod in fjords and coastal waters of North Norway: distribution and variation in length and maturity at age // ICES J. Mar. Sci. 2003. V. 60. P. 787–797.
- Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis // Evol. Bioinf. Online. 2005. V. 1. P. 47–50.
- Fevolden S.-E., Sarvas T. Distinct genetic divergence between cod (*Gadus morhua*) in fjords and cod in offshore waters in northern Norway // ICES CM 2001/L:04. P. 1–10.
- Guo S.W., Thompson E.A. Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportion for multiple alleles // Biometrics. 1992. V. 48. № 2. P. 361–372.
- Jakobsdóttir K.B., Jörundsdóttir Th.D., Skírnisdóttir S. et al. Nine new polymorphic microsatellite loci for the am-

- plification of archived otolith DNA of Atlantic cod, *Gadus morhua* L. // Mol. Ecol. Notes. 2006. V. 6. P. 337–339.
- Jørstad K.E. Genetic analyses of cod in northern Norway // The propagation of cod *Gadus morhua* L.: An international symposium, Arendal, 14–17 June 1983. Flødevigen rapportserie. 1 / Eds E. Dahl, D.S. Danielsen, E. Moksness. Bergen, Norway: IMR. 1984. P. 745–760.
- Lewis P.O., Zaykin D. Genetic data analysis: computer program for the analysis of allelic data. Version 1.0. 2001. Free program distributed by the authors over the Internet from <http://lewis.eeb.uconn.edu/lewishome/software.html>.
- Miller K.M., Le K.D., Beacham T.D. Development of tri- and tetranucleotide repeat microsatellite loci in Atlantic cod (*Gadus morhua*) // Mol. Ecol. 2000. V. 9. № 2. P. 238–239.
- Mork J., Ryman N., Stahl G. et al. Genetic variation in Atlantic cod (*Gadus morhua*) throughout its range // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1985. V. 42. P. 1580–1587.
- Mork J., Giaever M. Genetic structure of cod along the coast of Norway: results from isozyme studies // Sarsia. 1999. V. 84. P. 157–168.
- Nei M. Genetic distance between populations // Am. Nat. 1972. V. 106. P. 283–292.
- Nordeide J.T. Coastal cod and north-east Arctic cod – do they mingle at the spawning grounds in Lofoten? // Sarsia. 1998. V. 83. P. 373–379.
- Nordeide J.T., Johansen S.D., Jørgensen T.E. et al. Population connectivity among migratory and stationary cod *Gadus morhua* in the Northeast Atlantic – a review of 80 years of study // Mar. Ecol.: Prog. Ser. 2011. V. 435. 269–283.
- Ponomarenko V.P. The structure of otoliths and reasons for changing the ratio between the abundances of population of the Barents Sea cod // ICES CM 1970F:19. P. 1–5.
- Rollefsen G. The otoliths of cod // Fiskeridir. Skr. Ser. Havunders. 1933. V. 4. P. 1–14.
- Shevelev M.S., Novikov G.G., Stroganov A.N. Ecology and genetic studies of local cod groups (Russian provisional report) // Arctic Fisheries Working Group WD. № 15. Murmansk. April 2005. P. 1–12.
- Sundby S., Nakken O. Spatial shifts in spawning habitats of Arcto-Norwegian cod related to multidecadal climate oscillations and climate change // ICES J. Mar. Sci. 2008. V. 65. P. 953–962.
- Vikebø F.B., Sundby S., Adlandsvik B. Possible connectivity between Arcto-Norwegian cod and Norwegian coastal cod – a model approach // GLOBEC Int. Newslett. 2005. V. 11. № 1. P. 27.
- Vikebø F., Jørgensen C., Kristiansen T., Fiksen Ø. Drift, growth, and survival of larval Northeast Arctic cod with simple rules of behavior // Mar. Ecol.: Prog. Ser. 2007. V. 347. P. 207–219.
- Weir B.S. Genetic data analysis II: Methods for discrete population genetic data. Sunderland, Mass.: Sinauer Ass. 1996. 445 p.
- Wennevik V., Jørstad K.E., Dahle G., Fevolden S.-E. Mixed stock analysis and the power of different classes of molecular markers in discriminating coastal and oceanic Atlantic cod (*Gadus morhua* L.) on the Lofoten spawning grounds, Northern Norway // Hydrobiologia. 2008. V. 606. P. 7–25.
- Wright S. The genetical structure of populations // Ann. Eugen. 1951. V. 15. P. 323–354.
- Yaragina N.A., Aglen A., Sokolov K.M. Cod // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation / Eds T. Jakobsen, V.K. Ozhigin. Trondheim, Norway: Tapir Academic Press. 2011. P. 225–270.
- Zaykin D., Zhivotovsky L., Weir B.S. Exact tests for association between alleles at arbitrary number of loci // Genetica. 1995. V. 96. P. 169–178.

Biological Features of Atlantic Cod *Gadus Morhua* L., 1758 (Gadiformes: Gadidae) of the Murmansk Coast: Race Composition and Fishing

A. N. Stroganov^a, N. A. Yaragina^b, E. A. Filina^b, and E. V. Ponomareva^a

^aBiological Faculty of the Lomonosov Moscow State University (MGU), Moscow, 119234 Russia

^bPolar Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (PINRO named after N.M. Knipovich), Murmansk, 183038 Russia

The biological features of Atlantic cod in the coastal zones of the Murman for 1999–2006 were studied. The age composition, growth rate and maturation, feeding habits and structure of otoliths were analyzed. Histological and genetic studies were carried out. It was shown that young cod mainly lives and spawns in Western Murman bays. Older cod leaves the bays due to insufficient food supply. The growth rate of young coastal cod is comparable to that of cod in the open part of the Barents Sea. With age, the cod of open sea areas noticeably overtakes the cod that lives in the coastal zone in growth. It was noted that cod spawns in the bays with both coastal and Atlantic types of otoliths. Studies of genetic polymorphism indicate a high degree of genetic similarity between cod groups in the Norwegian and Barents Seas, which is evidenced under the influence of currents (branches of the Norwegian Atlantic Current, the Murmansk Coastal Current) and against the background of migrations at different stages of ontogeny of cod individuals from coastal and open water areas.

Keywords: cod, age, growth rate, maturation, nutrition, gametogenesis, otoliths structure, genetic studies

УДК 598.243.8(571.63)

КОЛОНИАЛЬНО ГНЕЗДЯЩИЕСЯ ПТИЦЫ (РЖАНКООБРАЗНЫЕ CHARADRIIFORMES: ЧАЙКОВЫЕ LARIDAE) ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2023 г. И. М. Тиунов¹, * (ORCID: 0000-0001-8394-6245),
И. О. Катин², ** (ORCID: 0000-0002-9601-7100)

¹Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
Владивосток, 690022 Россия

²Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН,
Владивосток, 690041 Россия

*e-mail: ovsianka11@yandex.ru

**e-mail: katinpelis@gmail.com

Поступила в редакцию 23.01.2023 г.

После доработки 10.04.2023 г.

Принята к публикации 08.06.2023 г.

Приведены современные данные о распределении и численности монгольской, тихоокеанской, чернохвостой чаек и речной крачки, гнездящихся в границах зал. Петра Великого Японского моря. За последние 30 лет чайки значительно увеличили свою численность, а речная крачка почти перестала гнездиться на островах залива.

Ключевые слова: морские колониальные птицы, численность, распределение, залив Петра Великого, чайки, речная крачка

DOI: 10.31857/S0134347523050133, EDN: ENGOEW

Изучение морских птиц в зал. Петра Великого Японского моря было начато в 1960-е гг. В 1987 г. вышла работа Ю.В. Шибаева (Шибаев, 1987), обобщающая все имеющиеся данные по распределению и численности колоний в границах залива. Для многих колоний эти данные более не обновлялись. Так, например, последние материалы о числе гнездящихся чернохвостой и тихоокеанской чаек на о-ве Стенина датируются 1970 и 1979 гг. (Шибаев, 1987), для чернохвостой чайки на о-ве Карамзина – 1972 г. (Шибаев, 2016а, 2016б, 2016в), для речной крачки по всей акватории залива – 1982 г. (Шибаев, 1987). При этом, судя по некоторым работам, в том числе об освоении монгольской чайкой восточной периферии Азиатского континента (Шибаев, 2014), а также кадастра морских ключевых орнитологических территорий (Шибаев, 2016а, 2016б, 2016в), некоторые острова зал. Петра Великого периодически посещали специалисты, а на о-ве Фуругельма проводили стационарные орнитологические наблюдения. Но, к сожалению, опубликованная информация о численности и распределении чаек (за исключением монгольской) крайне скудна и порой повторяет сведения, полученные несколько десятилетий назад. Эта ситуация во многом повлияла на наше желание прояснить современное

распределение и численность чайковых птиц в границах зал. Петра Великого. Кроме того, в 1978 г. на акватории залива был создан Дальневосточный морской биосферный государственный природный заповедник, основными научными направлениями которого являлись инвентаризация и мониторинг животного мира. Полученные нами данные о размещении колоний чайковых птиц, а также их численности на акватории залива, в том числе в границах заповедника, являются значимыми и могут быть использованы для последующих сравнений и выводов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В пределах зал. Петра Великого (от мыса Островок Фальшивый до мыса Поворотный) все колонии и небольшие поселения чайковых были отмечены нами в 2017 и 2018 гг. во время подробного обследования всей береговой линии залива, включая острова (рис. 1). В эти годы численность гнездящихся чаек определяли попутно, без учета птиц крупных колоний. В периоды с 21 по 30 мая 2019 г. и с 20 по 30 мая 2021 г. учет проводили целенаправленно.

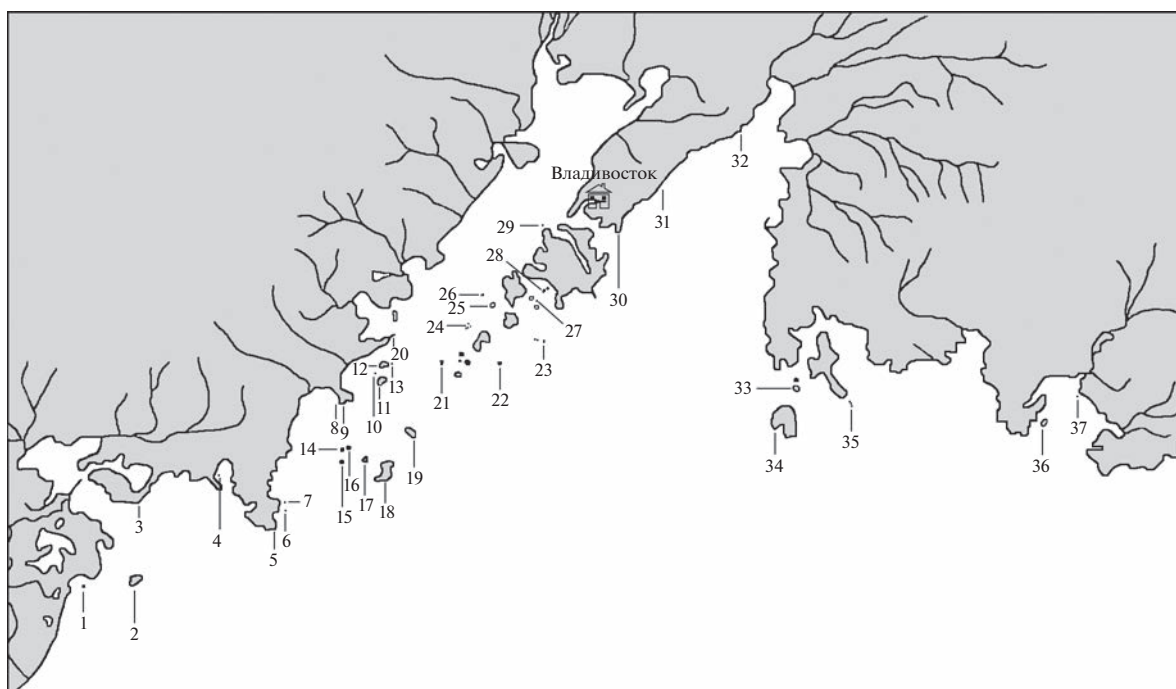


Рис. 1. Карта-схема мест проведения учета птиц, гнездящихся в границах зал. Петра Великого. 1 — камни Бутакова, 2 — о-в Фуругельма, 3 — мыс Дегера, 4 — о-в Браузера, 5 — мыс Гамова, 6 — о-в Максимова, 7 — о-ва Астафьева, 8 — о-в Клерка, 9 — мыс Клерка, 10 — кекур Колонна, 11 — о-в Сибириякова, 12 — о-в Антипенко, 13 — о-в Птичий, 14 — о-в Гильдебрандта, 15 — о-в Дурново, 16 — о-в Де-Ливрона, 17 — Матвеевская гряда, 18 — о-в Большой Пелис, 19 — о-в Стенина, 20 — п-ов Брюса, 21 — о-в Циволько, 22 — о-в Карамзина, 23 — о-ва Верховского, 24 — о-ва Пахтусова, 25 — о-в Козлова, 26 — о-ва Два Брата, 27 — о-в Малый, 28 — о-в Лаврова, 29 — о-в Уши, 30 — п-ов Басаргина, 31 — мыс Три Брата, 32 — мыс Вилкова, 33 — камни Унковского, 34 — о-в Аскольд, 35 — кекуры Пять Пальцев, 36 — о-в Лисий, 37 — о-в Створный.

Численность птиц в небольших поселениях учитывали с моторной лодки с помощью бинокля Olympus 12 × 50 Exps I и фотоаппарата Panasonic Lumix FZ 50 с дальнейшей камеральной обработкой данных, а также пешими маршрутами путем учета всех гнезд. В крупных колониях (на о-вах Фуругельма, Стенина, Карамзина, Аскольд и некоторых других) для подсчета числа гнездящихся птиц применялся квадрокоптер Phantom 4 Pro. Фотосъемку проводили с высоты 50–80 м, покрывая всю площадь колонии. В 2019 г. съемку с квадрокоптера осуществляли вручную. Сшивку фотографий выполняли в программе Photoshop CS6 путем определения точек пересечений на каждой фотографии с последующим подсчетом птиц на гнездах. При этом выяснилось, что при ручной съемке больших площадей с квадрокоптера некоторые фрагменты колонии не удавалось охватить, что затрудняло в дальнейшем сшивку фотографий и занижало численность гнездящихся птиц.

В 2021 г. колонии чаек были отсняты квадрокоптером в режиме автономной работы с помощью программы DroneDeploy, позволяющей заранее задать необходимую площадь облета, высоту, частоту перекрытия фотоснимков. Это позволило

отснять площади, занимаемые поселениями чаек без пропусков каких-либо участков. Высота съемки также составляла от 50 до 80 м, а площадь перекрытия фотографий — 70%, что хоть и увеличивало число кадров, но исключало пропуски фрагментов колонии при перепаде высот на местности.

Всего в 2019 г. сделано и обработано 1800 фотографий, в 2021 г. — 4450. Временной промежуток фотосъемки колоний в 2019 и 2021 гг. был выбран с учетом того, что в это время чернохвостая чайка насиживает полные кладки. Поэтому при подсчете числа пар на снимках, за одну пару принимали чайку, сидящую на гнезде, или две птицы, одна из которых насиживала кладку, а вторая находилась рядом. Птиц, находящихся в колонии, но не насиживающих кладку, как и птиц в скоплениях вне колонии, не учитывали.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На побережье и островах зал. Петра Великого гнездятся три вида чаек и один вид крачки.

Численность монгольской чайки *Larus mongolicus* Sushkin, 1925, размножающейся только на о-вах Фуругельма и Верховского (Большой Верховский), по данным 2021 г. составляла 133 пары.

Таблица 1. Численность тихоокеанской чайки *Larus schistisagus* (пары) на островах и побережье зал. Петра Великого Японского моря

Место	Год		
	2017/2018	2019	2021
О-в Створный	1/1	Нет	Нет
Камни Унковского	140/214	340	328
О-в Аскольд	?/2	?	?
О-в Козлова	3/?	?	?
О-ва Два Брата	5/?	?	?
О-ва Верховского	82/102	232	224
О-в Карамзина	30/?	34	27
О-в Циволько	15/?	76	82
П-ов Брюса	3/?	?	?
О-в Птичий	3/?	?	?
Кекур Колонна	1/?	?	?
О-в Сибирякова	1/?	?	?
Мыс Клерка	1/?	?	?
О-в Клерка	3/?	?	?
Мыс Гамова	1/?	?	?
О-в Максимова	1/?	?	?
О-в Браузера	2/?	?	?
О-в Стенина	3/?	6	5
О-в Большой Пелис	Нет	3	3
Матвеевская гряда	9/?	16	16
О-в Гильдебрандта	2/?	2	2
О-в Де-Ливрона	5/?	9	9
Камни Бутакова	Нет	1	?
О-в Фуругельма	—	74	81
Всего	—	793	777

Примечание. Здесь и в табл. 2: “?” — остров не посещали в этот год; “нет” — колонию посещали, но птиц на гнездовании не отмечено; “—” — колонию посещали, но учет численности не проводили.

Тихоокеанская чайка *Larus schistisagus* Stejneger, 1884 образовала наиболее крупные колонии на камнях Унковского, о-вах Верховского, Циволько и Фуругельма (табл. 1). Суммарная численность птиц, размножающихся в границах зал. Петра Великого, в 2019 г. составляла 793 пары, в 2021 г. — 777 пар. С учетом птиц, отмеченных нами в 2017 и 2018 гг. на о-вах Аскольд, Козлова, Два Брата, Браузера и др., но не проверенных в 2019 и 2021 гг., общая численность гнездящихся чаек может достигать 800–850 пар.

Согласно данным 2017–2021 гг., фактическая численность чернохвостой чайки *Larus crassirostris* Vieillot, 1818 составляла 93.229 пар. С учетом неминуемого пропуска гнезд из-за слетевших птиц, особей на гнездах, скрытых густой растительностью, и птиц, чьи гнезда были разорены к моменту работ, число гнездящихся чаек в преде-

лах зал. Петра Великого может составлять 94.5–95.5 тыс. пар. Наиболее крупные колонии чернохвостой чайки расположены на о-вах Фуругельма, Карамзина и Аскольд. Помимо ранее известных поселений нами было отмечено гнездование этого вида на о-вах Створный, Циволько, Браузера и некоторых других (табл. 2).

Единственное поселение речной крачки *Sterna hirundo* Linnaeus, 1758 в границах зал. Петра Великого обнаружено на о-ве Браузера. Число гнездящихся птиц варьировало от 6 пар в 2017 г. до 8 пар в 2018 г.

ОБСУЖДЕНИЕ

Монгольская чайка является локально обычной пролетной, гнездящейся перелетной и, вероятно, малочисленной зимующей птицей При-

Таблица 2. Численность чернохвостой чайки *Larus crassirostris* (пары) на островах и побережье зал. Петра Великого Японского моря

Место	Год			
	1967–1986	2017/2018	2019	2021
О-в Створный	Нет	140/340	?	474
О-в Лисий	До 100	Нет	Нет	Нет
О-в Аскольд	Нет	Нет	8764	19531
Камни Унковского	1500–2000	Нет	Нет	Нет
Кекуры Пять Пальцев	До 1000	Нет	Нет	Нет
Мыс Три Брата	Нет	70/?	68	Нет
Мыс Вилкова	Нет	60/?	131	Нет
П-ов Басаргина	Нет	1895/–	3582	1163
О-в Уши	Нет	10/12	?	?
О-ва Верховского	100	15/нет	Нет	Нет
О-ва Два Брата	Нет	2/7	?	?
О-в Карамзина	4500–10000	9868/?	13675	13655
О-в Циволько	Нет	15/?	12	9
П-ов Брюса	Нет	30/нет	?	?
О-в Антипенко	684	Нет	Нет	Нет
О-в Стенина	2500	–	6064	8593
О-в Большой Пелис	1	Нет	Нет	Нет
Матвеевская гряда	15–30	Нет	Нет	Нет
О-в Гильдебрандта	5–20	Нет	Нет	Нет
О-в Дурново	Нет	1/нет	Нет	Нет
О-в Де-Ливрона	43–70	Нет	Нет	Нет
О-в Браузера	Нет	540/547	1083	1147
О-в Фуругельма	22500–42500	–	37310	48657
Всего	32948–59005	–	70689	93229

Примечание. Обозначения, как в табл. 1.

морского края. В зал. Петра Великого ее размножение впервые зарегистрировано в 2004 г. на о-ве Фуругельма, когда было найдено одно гнездо, а в 2005 г. здесь гнездились уже 11–12 пар. В последующие годы динамика численности была положительной, и в 2012 г. количество гнездящихся пар выросло до 72 (Шибяев, 2014). В 2019 г. на этом острове мы насчитали 124 гнезда (Глушенко и др., 2022а), в 2021 г. – 127 гнезд монгольской чайки.

В 2012 г. два гнезда монгольской чайки были обнаружены на о-вах Верховского (Шибяев, 2014), а в 2015 г. также два гнезда – на одном из небольших островков Матвеевской гряды (Глушенко, Коробов, 2015). В 2021 г. на о-вах Верховского было учтено уже 6 гнезд, а на Матвеевской гряде (о-в Матвеева, два безымянных островка, три надводных камня и несколько кекуров) в 2017–2021 гг. гнездования этого вида не наблюдались.

Тихоокеанская чайка – редкий гнездящийся, обычный кочующий и зимующий вид акватории Японского моря. В зал. Петра Великого его размножение было зарегистрировано впервые на о-ве Карамзина в 1967 г. (Лабзюк и др., 1971). При посещении острова 5 мая 2011 г. отмечены 18–20 территориальных птиц (Глушенко и др., 2016). К 2016 г. численность вида для о-вов Карамзина и Верховского составляла в сумме 75–80 пар (Шибяев, 2016а). Кроме того, по 1–3 пары тихоокеанской чайки гнездились в 1979 г. на о-вах Стенина и Большой Пелис (Шибяев, 1987), а в 1993 г. и позднее были обнаружены 20–22 гнезда этого вида на о-ве Фуругельма (Литвиненко, Шибяев, 1996; Шибяев, 2016в; Litvinenko, Shibaev, 2001).

Учет тихоокеанской чайки, гнездящейся на о-ве Фуругельма, мы проводили 23 мая 2019 г. и 24 мая 2021 г. Всего было отмечено 74 и 81 гнездо соответственно. Кроме того, крупные колонии этого вида были зарегистрированы на камнях Ун-

ковского и о-вах Верховского, где по результатам учетов, проведенных с моторной лодки и пешими маршрутами, в 2017 и 2018 гг. было обнаружено меньше гнездящихся птиц, чем по фотографиям, полученным с квадрокоптера в 2019 и 2021 гг. (табл. 1).

Небольшие поселения тихоокеанской чайки нами были отмечены на о-вах Карамзина, Циволько и на Матвеевской гряде. Одиночные пары и небольшие группы птиц обычно гнездятся у колоний уссурийских *Temmincs cormorout* (*Phalacrocorax capillatus*) и беринговых *Pelagic cormorout* (*Phalacrocorax pelagicus*) бакланов на о-вах Аскольд, Козлова, Большой Пелис, Гильдебрандта, Стенина, Де-Ливрона, на мысах Клерка и Гамова, на камнях Бутакова и др. (табл. 1).

На о-ве Циволько наибольшее число гнездящейся тихоокеанской чайки (82 пары) отмечено в 2021 г. (табл. 1). При этом на фоне увеличения численности этого вида наблюдалось уменьшение количества гнездящихся пар чернохвостой чайки (табл. 2). Вероятнее всего это произошло из-за разорения ее гнезд тихоокеанской чайкой, а также охотой сапсана, гнездящегося на этом острове, на взрослых птиц.

Чернохвостая чайка является многочисленным гнездящимся видом Приморского края. По данным Н.М. Литвиненко и Ю.В. Шибаева, численность чайки на островах зал. Петра Великого составляла более чем 50 тыс. пар (Литвиненко, Шибаев, 1976; Шибаев, 1987), а размеры самой крупной колонии, размещенной на о-ве Фуругельма, в разные годы варьировали от 20–22.5 тыс. пар в 1972 г. (Литвиненко, 1980) до 42.5 тыс. пар в 1983 г. (Litvinenko, Shibaev, 1991). Последние сведения о количестве размножающихся здесь чаек датируются 1993 г., когда было учтено 73.440 тыс. особей, то есть 36.720 тыс. пар (Литвиненко, Шибаев, 1996). Однако в публикации Ю.В. Шибаева за 2016 г. указано, что согласно его неопубликованной информации, численность чаек в колонии заметно снизилась к настоящему времени (вероятно, к 2016 г.) по сравнению с 1993 г. (Шибаев, 2016в).

Согласно нашим данным, полученным с использованием квадрокоптера, в 2019 г. на о-ве Фуругельма гнездились не менее 37.310 тыс. пар. Однако это число занижено из-за несовершенства методики и пропуска нескольких фрагментов колонии. Во время повторного учета в 2021 г. было отмечено 48.657 тыс. гнезд (табл. 2), что с учетом погрешности свидетельствовало о гнездовании 49–49.5 тыс. пар.

Крупные колонии чернохвостой чайки были обнаружены также на о-вах Карамзина и Стенина (табл. 2). По данным учета 1967 г. на о-ве Карамзина гнездились около 10 тыс. пар, в 1968 г. – 7 тыс. пар (Лабзюк и др., 1971), в 1970 г. – 4.5 тыс.

пар, в 1972 г. – 5.5 тыс. пар (Литвиненко, 1980; Шибаев, 1987), по другим данным (Шибаев, 2016а) – 5.6 тыс. пар. Мы обследовали о-в Карамзина 31 мая 2017 г., 26 мая 2019 г. и 28 мая 2021 г. В 2017 г. остров был сфотографирован по периметру, и, благодаря его конфигурации, а также высокому качеству фотоснимков, были учтены чайки практически по всей колонии. Учет числа гнездящихся птиц при съемке с квадрокоптера в 2019 и 2021 гг. показал несколько большее число пар чаек (табл. 2) по сравнению с 2017–2018 гг.

На о-ве Стенина в 1967–1968 гг. численность чернохвостой чайки составляла несколько десятков пар (Лабзюк и др., 1971), по данным учетов 1970 г. – 2.5 тыс. пар (Шибаев, 1987). Согласно нашим наблюдениям, проведенным в 2019 и 2021 гг., площадь, занятая колонией заметно увеличилась, возросло общее число гнездящихся птиц (табл. 2).

На о-ве Браузера число гнездящейся чернохвостой чайки в 2017 и 2018 гг. учитывали во время пеших челночных маршрутов через всю колонию. В 2019 и 2021 гг. численность определяли с помощью квадрокоптера. Прошедший в 2020 г. циклон уничтожил заросли шиповника на острове, что благоприятно сказалось на числе размножающихся там особей в 2021 г. (табл. 2).

Согласно учетам 1986 г. на камнях Унковского гнездились 1.5–2 тыс. пар чернохвостой чайки (Шибаев, 1987). При их посещении в 2017–2021 гг., этот вид на гнездовании не отмечен, но зарегистрирована колония тихоокеанской чайки.

Ранее чернохвостую чайку отмечали на гнездовании в Уссурийском заливе, на о-ве Лисий и кекурах Пять Пальцев (Шибаев, 1987). В период наших работ на этой территории вид не был отмечен, однако мы обнаружили колонии на о-вах Створный и Аскольд, мысах Три Брата, Вилкова и п-ове Басаргина. На о-ве Аскольд были отмечены 2 колонии общей численностью почти в 20 тыс. пар (табл. 2). Одна из них, расположенная в б. Наездник, насчитывала в 2021 г. не менее 17 тыс. пар. В 2021 г. вид не гнезвился на мысах Три Брата и Вилкова, а для п-ова Басаргина было отмечено снижение его численности. Установлено, что чайки строили гнезда лишь в труднодоступных участках, не используя значительную часть пригодного пространства, что связано с усилившимся фактором беспокойства или уничтожением гнезд собаками, кошками и лисами, сбором яиц людьми.

На о-вах Верховского, где в 1985–1986 гг. была отмечена колония чернохвостой чайки в 100 пар (Шибаев, 1987), мы наблюдали единичных гнездящихся птиц (15 пар) лишь в 2017 г. При посещении этих островов в 2018, 2019 и 2021 гг. гнезда чернохвостой чайки нами обнаружены не были (табл. 2), однако появилось несколько пар монгольской. Кроме того, на о-ве Дурново в 2017 г.

была встречена только одна гнездящаяся пара. В 2017–2021 гг. исчезли колонии, отмеченные в 1982 г. на о-ве Антипенко, в 1973 и 1979 гг. – на о-ве Гильдебрандта, в 1972–1983 гг. – на о-ве Девлибронна (Шибаяев, 1987). Небольшое число гнездящихся птиц было отмечено нами на о-вах Уши, Циволько, Два Брата, на п-ове Брюса (табл. 2).

Речная крачка – обычный, локально гнездящийся перелетный вид Приморского края. Согласно сообщению Ю.Н. Назарова, в 1950-е гг. на островах зал. Петра Великого некоторое число пар обитало на о-ве Уши (Шибаяев, 1987). В 1960-е гг. этот вид отмечали на гнездовании на о-вах Циволько (около 10 пар), Малый (около 20 пар), Лаврова (около 50 пар), Стенина, а также на кекурах, расположенных между о-вами Матвеева и Большой Пелис (21 пара) и безымянном островке у о-ва Антипенко (Лабзюк и др. 1971). В 1970-е гг. несколько птиц гнездились на отдельном кекуре у о-вов Верховского, на скале у островов Пахтусова (20 пар), на кекурах у о-вов Астафьева (20 пар) и о-ва Гильдебрандта (1 пара) (Шибаяев, 1987). При этом на о-ве Стенина и кекурах, расположенных между о-вами Матвеева и Большой Пелис, крачка уже не гнездилась. В 1980-х гг. общая численность на обследованной территории составляла около 300 пар, а самые крупные из поселений, расположенные на о-ве Малый и скалах у о-ва Антипенко, насчитывали 141 и 123 пары соответственно. Кроме уже известных поселений, некоторое число крачек обитало в эти годы на о-вах Два Брата и на кекуре у мыса Дегера (п-ов Краббе) (Шибаяев, 1987).

По итогам обследования островов и побережья зал. Петра Великого, проведенного нами с 2017 г., речная крачка была отмечена на гнездовании лишь на о-ве Браузера (Глуценко и др., 2022б), где расположена колония чернохвостой чайки. Крачки заняли мелкогалечниковую оконечность острова, где чернохвостая чайка не гнездится. Число размножающихся пар речной крачки составило в 2017, 2018, 2019 и 2021 гг. – 6, 8, 7 и 7 соответственно.

Таким образом, в результате проведенных работ были получены оригинальные данные о численности гнездящихся чаек и речной крачки на островах и побережье зал. Петра Великого после 30-летнего перерыва в исследованиях морских птиц. Нам удалось найти способ учета чаек в крупных колониях, позволяющий с высокой точностью учитывать гнездящихся птиц. Даже небольшие колонии чайковых, расположенные на скалистых островах и кекурах, не позволяющих достоверно определить численность птиц с лодки или при высадке на берег, могут быть обследованы с использованием квадрокоптера, что, как показала практика, дает возможность учета практически всех чаек и не является для них фактором

беспокойства. Полученные нами данные отличаются от информации, представленной в литературе, и послужат хорошей основой для дальнейшего мониторинга.

Небольшой рост численности был отмечен у монгольской чайки на о-ве Фуругельма. Кроме того, вид закрепился на о-вах Верховского и может в дальнейшем начать гнездиться на камнях Унковского, где существует колония тихоокеанской чайки. Ее численность на островах зал. Петра Великого в конце прошлого столетия составляла не более чем 30 пар, а по отрывочным сведениям последнего десятилетия – около 100 пар, согласно нашим учетам – порядка 800 пар. При этом отмечены как значительные моновидовые колонии на камнях Унковского, о-вах Циволько, Верховского, так и смешанные поселения с чернохвостой и монгольской чайками на о-вах Фуругельма и Карамзина. Кроме того, отдельные пары или небольшие группы тихоокеанской чайки обнаружены на гнездовании по всей акватории зал. Петра Великого близ колоний уссурийского *Temmincs Cormorout* (*Phalacrocorax capillatus*) и берингова *Pelagic Cormorout* (*Phalacrocorax pelagicus*) бакланов. Численность чернохвостой чайки, оценивавшаяся в конце XX века в 48–54 тыс. пар, по итогам наших учетов составляла в 2021 г. 94.5–95.5 тыс. пар. Помимо самой крупной колонии на о-ве Фуругельма, численность которой увеличилась со времени последнего учета более чем на 10 тыс. пар, на акватории зал. Петра Великого отмечены новые значительные колонии на о-вах Аскольд, Браузера, на п-ове Басаргина. Гнездовая популяция речной крачки, оцениваемая в 1980-х гг. почти в 300 пар, сократилась до 6–8 пар и сохранилась только на о-ве Браузера.

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.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000116-2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Глуценко Ю.Н., Коробов Д.В. Новые данные к изучению орнитофауны Дальневосточного морского за-

- поведника // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2015. № 5. С. 22–45.
- Глуценко Ю.Н., Нечаев В.А., Редькин Я.А. Птицы Приморского края: краткий фаунистический обзор. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2016. 523 с.
- Глуценко Ю.Н., Тиунов И.М., Коробов Д.В. и др. Гнездящиеся птицы Приморского края: монгольская чайка *Larus mongolicus* // Русский орнитологический журнал. 2022а. Т. 31. Экспресс-выпуск 2190. С. 2299–2325.
- Глуценко Ю.Н., Коробов Д.В., Тиунов И.М. и др. Гнездящиеся птицы Приморского края: речная крачка *Sterna hirundo* // Русский орнитологический журнал. 2022б. Т. 31. Экспресс-выпуск 2148. С. 87–100.
- Лабзюк В.И., Назаров Ю.Н., Нечаев В.А. Птицы островов северо-западной части залива Петра Великого // Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1971. С. 52–78.
- Литвиненко Н.М. Чернохвостая чайка *Larus crassirostris* Vieill. Распространение, биология, эпидемиологическое значение. М.: Наука. 1980. 144 с.
- Литвиненко Н.М., Шibaев Ю.В. Колониальные птицы в заливе Петра Великого // Охрана природы на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1976. С. 181–183.
- Литвиненко Н.М., Шibaев Ю.В. Значение низовий реки Туманган для поддержания разнообразия птиц (Материалы для создания национального парка и представления нового водно-болотного угодья международного значения) // Птицы пресных вод и морских побережий юга Дальнего Востока России и их охрана. Владивосток: Дальнаука. 1996. С. 49–75.
- Шibaев Ю.В. Кадастр колоний и мониторинг некоторых видов птиц залива Петра Великого (Японское море) // Распространение и биология морских птиц Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. 1987. С. 43–59.
- Шibaев Ю.В. Освоение монгольской чайкой *Larus (smithsonianus) mongolicus* Sushkin, 1925 восточной периферии Азиатского континента // Дальневосточный орнитологический журнал. 2014. № 4. С. 3–19.
- Шibaев Ю.В. Острова Верховского и Карамзина // Морские ключевые орнитологические территории Дальнего Востока России / Отв. ред. Ю.Б. Артюхин. М.: РОСИП. 2016а. С. 118–119.
- Шibaев Ю.В. Архипелаг Римского-Корсакова // Морские ключевые орнитологические территории Дальнего Востока России / Отв. ред. Ю.Б. Артюхин. М.: РОСИП. 2016б. С. 120–121.
- Шibaев Ю.В. Остров Фуругельма и дельта реки Туманная // Морские ключевые орнитологические территории Дальнего Востока России / Отв. ред. Ю.Б. Артюхин. М.: РОСИП. 2016в. С. 122–124.
- Litvinenko N.M., Shibaev Yu.V. Status and conservation of the seabirds nesting in southeast USSR // Seabird status and conservation: a supplement. Cambridge, U.K.: International Council for Bird Preservation. Tech. Publ. 1991. № 11. P. 175–204.
- Litvinenko N.M., Shibaev Yu.V. Birds of the wetland “Tumangan” (Biodiversity and problems of protection) // The state of environment and biota of the southwestern part of Peter the Great Bay and the Tumen River mouth. Vladivostok: Dalnauka. 2001. V. 2. P. 5–19.

Colonial Nesting Sea Birds (Charadriiformes: Laridae) of Peter the Great Bay, the Sea of Japan

I. M. Tiunov^a and I. O. Katin^b

^aFederal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia

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

The paper presents the recent data on the distribution and breeding abundance and distribution of the Mongolian Gull, Slaty-backed Gull, Black-tailed Gull and the Common Tern nesting within Peter the Great Bay of the Sea of Japan. Over the past 30 years, all species of gulls increased their abundance, while the Common Tern has almost ceased to nest on the islands of the bay.

Keywords: colonial sea birds, abundance, distribution, Peter the Great Bay, Sea of Japan, Gulls, Common Tern

УДК 597.556.331.1:636.05(262.5)

СОВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЕ ПОПУЛЯЦИИ СРЕДИЗЕМНОМОРСКОЙ СТАВРИДЫ *TRACHURUS MEDITERRANEUS* (STEINDACHNER, 1868) НА ЮГО-ЗАПАДНОМ ШЕЛЬФЕ КРЫМА

© 2023 г. Е. Б. Мельникова¹, * (ORCID: 0000-0001-7988-2541),
Н. С. Кузьмина² (ORCID: 0000-0001-5453-0136), А. В. Мельников³ (ORCID: 0000-0002-3732-0791)

¹Институт природно-технических систем, Севастополь, 299011 Россия

²Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь, 299011 Россия

³Севастопольский государственный университет, Севастополь, 299053 Россия

*e-mail: helena_melnikova@mail.ru

Поступила в редакцию 16.01.2023 г.

После доработки 08.04.2023 г.

Принята к публикации 08.06.2023 г.

Показано влияние среднегодовой температуры поверхности моря (ТПМ) на развитие ставриды *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868) на юго-западном шельфе Крыма. Найдены изменения основных показателей популяции и их связь с изменением среднегодовой ТПМ (0.055°C/год) в 2000–2020 гг. На фоне наблюдаемого повышения ТПМ в последние годы состояние популяции ставриды улучшилось: наблюдалось увеличение среднего возраста и соответственно доли более крупных, упитанных особей, и в целом – средних размеров и массы рыбы. Показано, что по характеру изменения среднегодовой ТПМ можно выделить три периода: 2000–2007, 2008–2013 и 2014–2020 гг.

Ключевые слова: Черное море, температура, ставрида *Trachurus mediterraneus*, уравнения роста, возраст

DOI: 10.31857/S013434752305008X, **EDN:** YVIJND

Одним из массовых обитателей Черного моря является средиземноморская ставрида *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868). Это пелагический вид с выраженной флуктуацией численности (Салехова, Гордина, 2005), широко распространенный в Средиземном море и вдоль всего побережья Черного моря, один из основных промысловых объектов причерноморских государств – Турции, Болгарии, Румынии, Украины и России. Вылов ставриды в Черноморско-Крымском промысловом районе колебался в широких пределах: от 0.5 т в 2001 г. до 1971 т в 2017 г. (Кожурин и др., 2018; Шляхов и др., 2018). Кроме того, ставриду постоянно вылавливают местные рыбаки в бухтах и защищенных участках моря. В ряде работ (Кожурин и др., 2018; Шляхов и др., 2018; Kasaroglu, 2018) отмечены положительные тренды годовых уловов средиземноморской ставриды в последние годы.

Определение и изучение возраста, скорости роста, анализ уравнений роста рыб имеют большое значение в ихтиологических исследованиях, так как эти показатели являются одними из основных характеристик, определяющих состояние

популяции и промысловый запас (Mikhailov, Prodanov, 1983; Bellido et al., 2000; Claramunt, Wahl, 2000; Yankova, Raykov, 2006; Yankova et al., 2010). Параметры уравнения “масса–длина” используют для преобразования длины отдельной рыбы в массу в условиях промысла, оценки средней массы рыбы в определенном размерном классе и других ключевых характеристик важных для оценки популяций рыб (Sinovčić, 2003; Froese, 2006; Erdoğan et al., 2016). Колебания параметров окружающей среды влияют на численность пелагических видов рыб и могут приводить к изменениям жизненного цикла и моделей роста (Зуев, Мельникова, 2003; Куцын и др., 2021; Bellido et al., 2000). Данные, полученные в результате долгосрочных исследований, имеют важное значение для определения тенденций изменения параметров рыб, что особенно важно при разработке мер устойчивого промысла с учетом наблюдаемых климатических изменений.

Цель наших исследований – оценка состояния популяции средиземноморской ставриды и ее изменений, вызванных воздействием температур-

ных факторов за последние 20 лет в районе юго-западного шельфа Крыма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Особь средиземноморской ставриды отбирали из уловов ставных неводов в северной части прибрежных вод Гераклеийского полуострова, (между 44.61° N и 44.63° N, 33.47° E и 33.52° E; в бухтах Александровская, Карантинная, Стрелецкая, в открытой акватории напротив б. Песочная), а также в районе Балаклавской бухты (между 44.491° N и 44.496° N, 133.596° E и 33.599° E), расположенной у южного края Гераклеийского полуострова. Материал собирали в 2000–2020 гг. в весенне-осенний период (апрель–сентябрь). В основу статьи положены результаты собственных многолетних исследований, а также данные из литературных источников.

При обработке проб общую длину тела (TL) измеряли с погрешностью до 0.1 см. Весовые характеристики (массу тела) определяли взвешиванием на электронных весах Sartorius excellence E2000D с погрешностью, не превышающей сотых долей грамма. Возраст рыб определяли по отолитам, согласно стандартным методикам (Правдин, 1966). Среднюю длину и средний популяционный возраст определяли как среднее взвешенное значение размерных (возрастных) групп.

При описании линейного и весового роста применяли уравнения Берталанфи (Рикер, 1979; Bertalanffy, 1938): $L = L_{\infty}(1 - e^{-k(t-t_0)})$ и $W = W_{\infty}(1 - e^{-k(t-t_0)})^b$; индексы роста линейных (ϕ) и весовых (ϕ') показателей рассчитывали по формулам: $\phi = \lg k + 2 \lg L_{\infty}$ и $\phi' = \lg k + (2 \lg W_{\infty})/3$, где L_{∞} – асимптотическая длина, W_{∞} – асимптотическая масса, k – константа скорости роста, t_0 – возраст рыбы, когда ее длина и масса в рассматриваемой модели равны нулю; b – показатель степени зависимости “масса–длина”.

Размерно-весовые соотношения вычисляли по формуле: $W = aTL^b$, где W – общая масса тела, г; TL – общая длина рыбы, см; a – коэффициент, связанный с формой тела; b – показатель роста (показатель аллометрического роста).

Информация о температуре поверхности моря (ТПМ) в районе исследования получена из Севастопольского центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. Дополнительно ТПМ в районе исследования определяли, используя спутниковые данные с сайта Global Sea Temperature.

Достоверность различий средних показателей по длине, массе рыб, возрастному составу популяций определяли с помощью t -критерия Стьюдента. Достоверность линий трендов рассчитывали

с помощью критерия Пирсона χ^2 . Нормальность распределений экспериментальных данных оценивали методом Шапиро–Уилка. Математическую обработку результатов проводили на персональном компьютере с использованием программ Microsoft Excel 5.0, Statistica 6.0, SigmaPlot 12.5, Surfer 13.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Температура воды

Температура воды является важным показателем, определяющим продуктивность всех компонентов экосистемы Черного моря, включая развитее рыб. Многолетняя изменчивость ТПМ за последние два десятилетия (2000–2020 гг.) на юго-западном шельфе Крыма характеризовалась значительной вариабельностью среднегодовых значений. Из линии тренда (рис. 1) видно, что за последние 20 лет наблюдалась общая тенденция повышения среднегодовых значений ТПМ по сравнению со средней многолетней. Получено (см. уравнение тренда на рис. 1), что средняя скорость повышения ТПМ за 20 лет в прибрежных водах юго-западного Крыма составляет $k = 0.055 \pm 0.017^{\circ}\text{C}/\text{год}$. Отличие угла наклона тренда от нуля статистически достоверно (t -критерий, $t = 3.119$, $p > 95\%$). Расчеты с использованием теста Шапиро–Уилка подтвердили нормальность отклонения среднегодовой температуры от линии тренда (тест SW, $n = 21$, $W_{\text{крит}} = 0.703$, $W_{\text{расчет}} = 0.968$, $\alpha = 0.05$). Экспериментальные данные изменения ТПМ статистически не отличаются от теоретической линии тренда (критерий χ^2 , $\chi^2 = 0.297$, $df = 20$, $\alpha < 0.05$).

Анализ изменений ТПМ показывает, что условно 20-летние наблюдения по характеру изменения температуры можно разбить на три периода. Первый период с 2000 по 2007 гг.; в этот период линия, отображающая изменения среднегодовой ТПМ (рис. 1), располагалась в целом во все годы ниже, чем средняя за 20-летний период ($15.5 \pm 0.128^{\circ}\text{C}$). Размах изменений температуры был наибольшим и составлял 1.5°C (табл. 1). Второй период с 2008 по 2013 гг.; линия изменения среднегодовой ТПМ почти ежегодно колебалась в положительную и отрицательную сторону от средней многолетней температуры, а среднегодовая ТПМ ($15.7 \pm 0.190^{\circ}\text{C}$) была на 0.2°C выше относительно средней за 20-летний период. Наблюдалось также снижение размаха изменения температуры до 1.4°C . Третий период с 2014 по 2020 гг.; линия изменения среднегодовой ТПМ (рис. 1) находилась выше средней многолетней ТПМ (кроме 2017 г.), и среднегодовая ТПМ ($15.9 \pm 0.148^{\circ}\text{C}$) была на 0.3°C выше, чем средняя за 20-летний период. На фоне общего повышения ТПМ размах

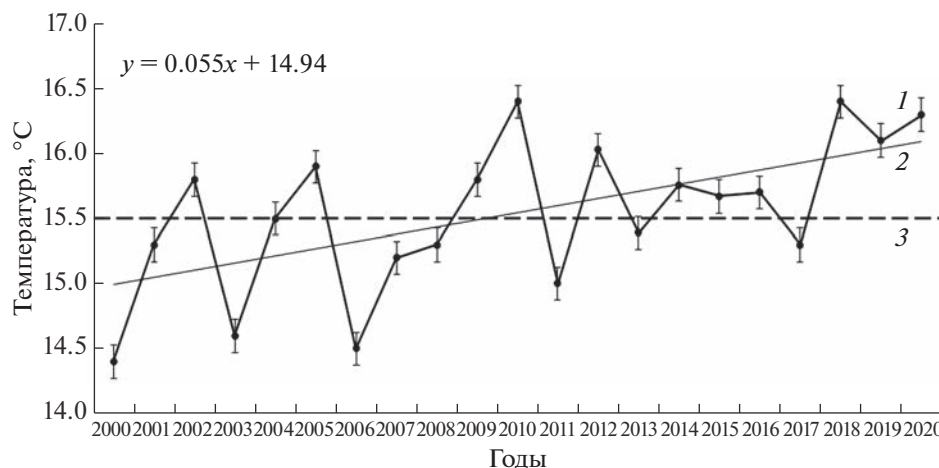


Рис. 1. Изменения среднегодовой температуры воды на юго-западном шельфе Крыма (1), среднеквадратические отклонения, линия тренда (2), средняя температура поверхности моря за период 2000–2020 гг. (3).

колебаний в третий период уменьшился до 1.1°C (табл. 1).

Для рассматриваемых временных периодов также были найдены линии трендов, которые позволили определить среднегодовые усредненные изменения ТПМ и составить уравнения линий трендов (табл. 1), из которых видно, что самый большой коэффициент при параметре “ x ” $k = 0.114$ (табл. 1), характеризующий угол наклона линии тренда, наблюдался в 2014–2020 гг. В это время повышение среднегодовой ТПМ было наибольшим. Усредненное повышение ТПМ за период возросло от 0.231°C (первый период) до 0.684°C (третий период) (табл. 1). Повышение ТПМ за третий период было более значительным, чем за первый и второй периоды (в 2.2–3.0 раза), то есть в последние годы (2014–2020 гг.) повышение ТПМ происходило более высокими темпами.

Проведено сопоставление среднегодовых значений температуры воды как в целом за последние 20 лет, так и отдельно по периодам – 2000–2007, 2008–2013 и 2014–2020 гг., с параметрами роста средиземноморской ставриды для выявления связи между изменением температурного режима морской среды на юго-западном шельфе Крыма и особенностями развития этого вида рыб.

Вылов

Trachurus mediterraneus является пелагической, теплолюбивой, промысловой рыбой. С 2003 г. ставрида восстанавливается в качестве промыслового объекта (Шляхов, Гришин, 2009). Выловы этой рыбы увеличились от 0.6 т в 2000 г. до 2064 т в 2020 г. (рис. 2). Построена линия тренда, характеризующая увеличение вылова ставриды в исследуемый период (рис. 2). Получен коэффициент корреляции $r = 0.4$ между объемами вылова и ТПМ. Из линии тренда видно, что средняя скорость повышения уловов за 20 лет в прибрежных водах юго-западного шельфа Крыма высока и составляет $k = 103.5 \pm 0.171$ т/год.

Нерест

Средиземноморская ставрида относится к лет-ненерестующим видам. Полученные Т.В. Дехник и Р.М. Павловской эмпирические данные по интенсивности нереста теплолюбивых рыб (Дехник, Павловская, 1979) мы подвергли статистической обработке, что позволило провести интерполяцию и построить график зависимости интенсивности нереста ставриды и изменения ТПМ (рис. 3). Анализ показал, что нерест проходит в летний пе-

Таблица 1. Основные показатели изменения температуры поверхности моря на юго-западном шельфе Крыма

Период исследования	Среднегодовая температура, $^{\circ}\text{C}$	Min–max температура, $^{\circ}\text{C}$	Повышение температуры, $^{\circ}\text{C}/\text{год}$	Повышение температуры за период, $^{\circ}\text{C}$	Уравнения трендов
2000–2007 гг.	15.2 ± 0.208	14.4–15.9	0.033	0.231	$y = 0.033x + 15.0$
2008–2013 гг.	15.7 ± 0.190	15.0–16.4	0.044	0.308	$y = 0.044x + 15.41$
2014–2020 гг.	15.9 ± 0.148	15.3–16.4	0.114	0.684	$y = 0.114x + 15.44$

Примечание. “ x ” – номер года.

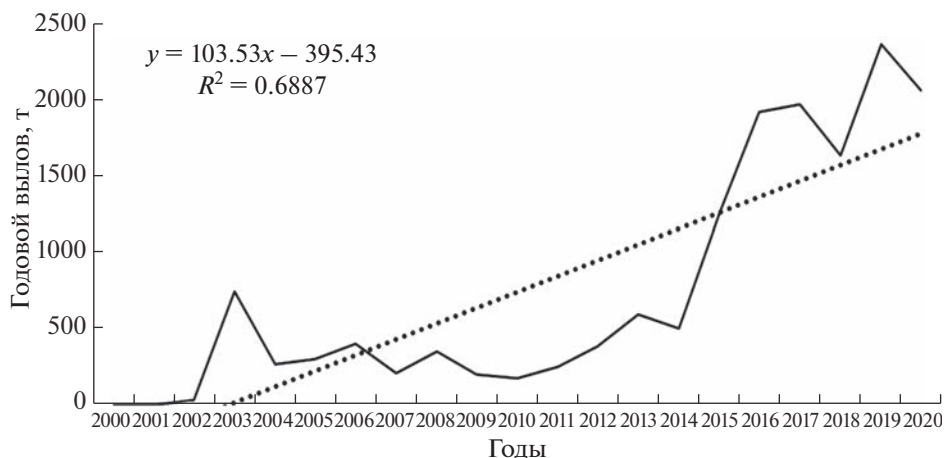


Рис. 2. Среднегодовой вылов средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* на юго-западном шельфе Крыма с 2000 по 2020 г.

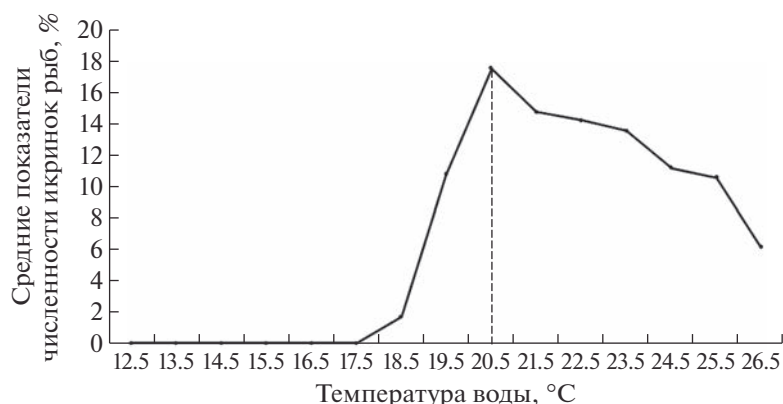


Рис. 3. Зависимость относительной численности икротетаний средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* от температуры поверхности моря на юго-западном шельфе Крыма.

риод при температуре воды 17.5–26.5°C, с пиком нереста при 20.5°C. Получена достаточно высокая корреляционная связь между изменением ТПМ и интенсивностью нереста (численностью икринок), коэффициент корреляции $r = 0.7$. *T. mediterraneus* обладает повышенной экологической чувствительностью, сильно подвержена влиянию климатических факторов. При повышении температуры воды выше 20.5°C интенсивность нереста снижалась, а при ТПМ 26.5°C нерест фактически прекращался (рис. 3).

Размерно-весовая структура

Проведены исследования многолетней (2000–2020 гг.) динамики размерно-весовой и возрастной структуры *T. mediterraneus* в весенне-осенний период с учетом климатических изменений. Установлено, что размерное распределение рыб каждой из возрастных групп в каждом из исследуемых

временных периодов подчиняется нормальному закону (тест SW, $n = 50–100$, $\alpha = 0.05$).

В 2000–2020 гг. популяция *T. mediterraneus* была представлена рыбами длиной 8.9–20.5 см, ее основой являлись особи от 13 до 15 см. Средняя длина ставриды в исследуемый период составляла 13.70 ± 0.13 см, средняя масса – 22.18 ± 0.308 г, средний возраст – 2.14 ± 0.110 года.

При изучении многолетней динамики размерно-весовой структуры использовали показатели по длине и массе рыб, усредненные за 2000–2007, 2008–2013 и 2014–2020 гг. (табл. 2). Установлено, что на протяжении последних 20 лет изменение размерно-весовой структуры *T. mediterraneus* последовательно происходило в сторону увеличения доли крупных особей в стаде. Средняя длина рыбы за 2000–2020 гг. достоверно увеличилась в 1.2 раза (с 12.50 ± 0.302 до 14.70 ± 0.273 см) (t -критерий, $t = 12.63$, $p > 95\%$), а средняя масса – в

Таблица 2. Динамика возрастной и размерно-весовой структуры средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* на юго-западном шельфе Крыма

Периоды, гг.	Среднегодовая температура, °С	Относительная численность рыб разных возрастов, %						Средний возраст, годы	Средняя длина, см	Средний вес, г
		0+...1	1+...2	2+...3	3+...4	4+...5	5+...6			
2000–2007	15.2 ± 0.208	22.5 ± 0.782	50.8 ± 6.226	21.7 ± 2.462	3.76 ± 0.644	1.2 ± 0.018	–	2.10 ± 0.124	12.5 ± 0.302	17.10 ± 0.230
2008–2013	15.7 ± 0.190	17.0 ± 0.644	51.3 ± 5.734	25.1 ± 2.234	5.30 ± 1.201	1.23 ± 0.017	–	2.16 ± 0.135	13.9 ± 0.291	23.10 ± 0.345
2014–2020	15.9 ± 0.148	12.2 ± 0.933	53.3 ± 4.329	28.4 ± 2.537	6.11 ± 2.241	0.2 ± 0.025	0.1 ± 0.02	2.2 ± 0.142	14.7 ± 0.273	26.4 ± 0.458

Таблица 3. Параметры уравнений линейного и весового роста средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus* на юго-западном шельфе Крыма

Годы	L_{∞}	k	t_0	W_{∞}	ϕ	ϕ'	a	b	R^2
2000–2007	18.80	0.427	–0.223	56.749	2.179	0.800	0.0055	3.15	0.86
2008–2013	19.50	0.440	–0.400	60.751	2.224	0.832	0.0048	3.18	0.88
2014–2020	20.80	0.482	–0.360	66.049	2.319	0.896	0.0040	3.20	0.92

Примечание. R^2 – коэффициент детерминации, остальные обозначения см. раздел “Материал и методика”.

1.5 раза (с 17.10 ± 0.230 до 26.40 ± 0.458 г) (t -критерий, $t = 8.9$, $p > 95\%$).

Зависимость массы (W) от длины тела (TL) ставриды хорошо аппроксимируется следующими уравнениями: 2000–2007 гг. – $W = 0.0056 TL^{3.15}$; 2008–2013 гг. – $W = 0.0048 TL^{3.18}$; 2014–2020 гг. – $W = 0.0039 TL^{3.20}$ (табл. 3). Асимптотическая масса W_{∞} ставриды с возрастанием ТПМ от 15.2°C (2000–2007 гг.) до 15.9°C (2014–2020 гг.) увеличилась в 1.2 раза (табл. 3). Показатели степени b в этих уравнениях последовательно повышались от 2000–2007 к 2014–2020 гг. Значение показателя степени $b > 3$ у ставриды свидетельствует о ее аллометрическом росте. Увеличение показателя b в 2014–2020 гг. ($b = 3.2$ при ТПМ 15.9°C) указывает на более высокий темп наращивания массы, что хорошо согласуется с динамикой линейного роста и большей интенсивностью генеративного роста по сравнению с другими периодами, когда ТПМ была ниже. Известно, что показатель степени b связан с упитанностью (Рикер, 1979; Vagenal, Tesch, 1978), вследствие этого можно констатировать, что от периода с 2000 по 2007 гг. к периоду с 2014 по 2020 гг. упитанность ставриды возрастала.

Установлено, что среднемесячный прирост массы ставриды зависит от возраста и значений ТПМ (рис. 4). В 2000–2007 гг. (ТПМ 15.2°C) максимальный месячный прирост массы *T. mediterraneus* происходил в возрасте 2.4 года и составлял 0.888 г/мес. В этом возрасте масса особей составляла 16.40 г, TL – 12.7 см. В последующие периоды с дальнейшим повышением ТПМ в 2014–2020 гг. (ТПМ 15.9°C) максимальный месячный прирост массы рыб увеличился до 1.058 г/мес. и отмечен в более раннем возрасте – 2.0 года, составив 19.16 г, TL – 14.1 см. Отсюда следует, что с повышением

ТПМ увеличивались месячный прирост массы тела рыбы и ее длина. В дальнейшем темп линейного роста половозрелых особей замедлялся. К концу жизненного цикла (6 лет) ставрида, обитающая в прибрежных водах юго-западного Крыма, достигала в среднем длины 19.8 см при массе 56.65 г. Прирост в этом возрасте в среднем составлял 0.380 мм/мес., массы – 0.317 г/мес. (2014–2020 гг. при ТПМ 15.9°C) (рис. 4).

Рост

До начала полового созревания у *T. mediterraneus* наблюдался наиболее высокий темп линейного роста. К концу 1-го года созревали первые особи обоих полов (Алеев, 1959; Овен, 1976;

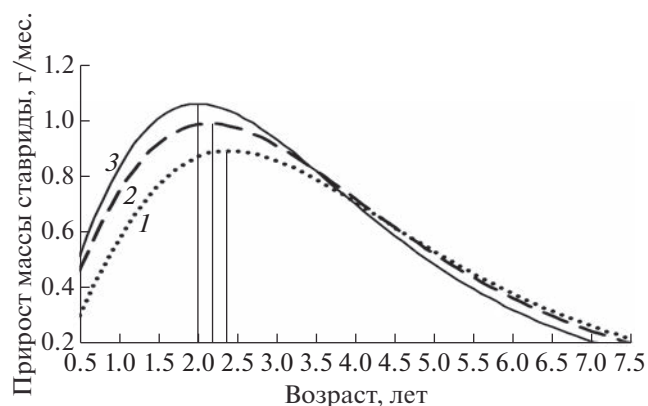


Рис. 4. Прирост массы средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus*, обитающей в прибрежных водах юго-западного Крыма в периоды: 1 – 2000–2007, 2 – 2008–2013, 3 – 2014–2020 гг.

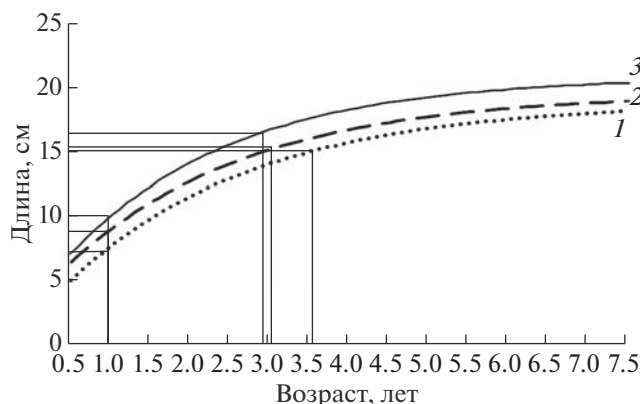


Рис. 5. Рост средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus*, обитающей в прибрежных водах юго-западного Крыма в периоды: 1 – 2000–2007, 2 – 2008–2013, 3 – 2014–2020 гг.

Зуев, Мельникова, 2003). В 2000–2007 гг. при ТПМ 15.2 средняя длина ставриды в этом возрасте составляла 7.6 см и масса – 3.40 г. В 2008–2013 гг. при ТПМ 15.7°C ее размеры и масса увеличились до 9.0 см и 5.20 г соответственно. В 2013–2020 гг. размерно-весовые параметры рыб составляли $TL = 10.0$ см, $W = 6.20$ г. В период от 2000–2007 до 2014–2020 гг. длина годовалых особей увеличилась в 1.3, а масса в 1.8 раза (рис. 5).

Ставрида при более высоких среднегодовых температурных показателях – 15.9°C (2014–2020 гг.) достигла длины 15 см в возрасте 2.3 года при массе 23.30 г, тогда как при температуре воды 15.2°C (2000–2007 гг.) наблюдался ее более медленный рост, и длины $TL = 15$ см она достигала в более позднем возрасте – 3.5 года при массе 27.80 г (рис. 5).

Изменение температуры среды обитания проявляется в изменчивости параметров уравнения роста. В составленных уравнениях роста Бергаланфи для популяции средиземноморской ставриды, обитающей в прибрежных водах юго-западного Крыма, коэффициент k , характеризующий скорость линейного и весового роста, оказался самым высоким – $k = 0.482$ в 2014–2020 гг. (табл. 3). Увеличение коэффициента k в периоды, характеризующиеся более высокими среднегодовыми ТПМ, показывает положительное влияние температуры на скорость роста *T. mediterraneus*. Это можно объяснить тем, что ставрида является теплолюбивым видом. Значения индексов линейного (ϕ) и весового (ϕ') роста у нее также увеличивались при повышении ТПМ и достигли наибольших значений $\phi = 2.319$, $\phi' = 0.896$ в 2014–2020 гг., характеризующихся более высокой ТПМ (табл. 1, 3).

Установлена положительная корреляционная связь между предельной длиной L_∞ и ТПМ ($r = 0.89$, $p < 0.001$). Среднее значение асимптотической

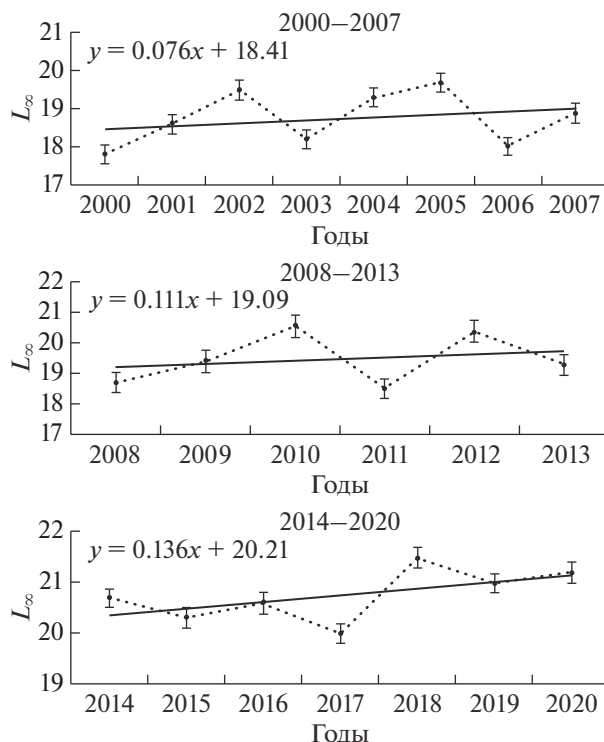


Рис. 6. Изменение асимптотической длины средиземноморской ставриды *Trachurus mediterraneus*, обитающей в прибрежных водах юго-западного Крыма. “•” – расчетные значения L_∞ соответствующего года.

длины за весь период (2000–2020 гг.) составляло 19.6 ± 0.235 см. Для каждого из рассматриваемых периодов были найдены линии трендов (рис. 6), анализ которых показал, что асимптотическая длина ставриды увеличивалась. Наибольшая скорость роста наблюдалась в 2014–2020 гг. (угол наклона тренда $k = 0.14$ см/год) по сравнению с предыдущими периодами ($k = 0.08$ см/год в 2000–2007 и $k = 0.11$ см/год в 2008–2013 гг.) (рис. 6).

Проанализировав изменения показателей линейного L_∞ , k , ϕ и весового W_∞ , ϕ' роста, установили, что повышение ТПМ положительно сказывается на состоянии популяции ставриды – скорость роста, длина и масса увеличиваются, рыба становится крупнее.

Возрастная структура

Максимальная продолжительность жизни ставриды у крымского побережья не превышает 6 лет, средняя – 2–2.5 года (Алеев, 1959; Зуев, Мельникова, 2003; Kuzminova et al., 2014). Наряду с изменениями размерно-весового состава *T. mediterraneus*, изменения претерпела и его возрастная структура. В 2000–2020 гг. в составе уловов ставриды у крымского побережья преобладали двухлетки и двухгодовики (1+...2), их доля со-

ставляла более 50%, от 51% (2000–2007 гг.) до 53% (2014–2020 гг.). Второй по численности возрастной группой были трехлетки и трехгодовики (2+...3), их доля в среднем за 2000–2020 гг. составляла 25.1%, варьируя от 21.7% (2000–2007 гг.) до 28.4% (2014–2020 гг.). Третья по численности возрастная группа – сеголетки и годовики (0+...1), их доля в среднем за 2000–2020 гг. была 17.2%, варьируя от 22.5% (2000–2007 гг.) до 12.2% (2014–2020 гг.). Четвертую по численности возрастную группу составляли четырехлетки и четырехгодовики (3+...4), их доля в среднем за 2000–2020 гг. – 5.1%, варьируя от 3.8% (2000–2007 гг.) до 6.1% (2014–2020 гг.). В исследуемый период около 1.0% от общей численности составляли пятилетки и пятигодовики (4+...5), единично и не каждый год встречались особи 5+...6.

Средний возраст ставриды увеличивался от 2.10 (2000–2007 гг.) до 2.20 (2014–2020 гг.) и в целом за весь период исследований составил 2.15 года. Наши исследования показали, что в 2000–2020 гг. возрастная структура *T. mediterraneus* претерпела изменения, которые характеризовались в общей численности сокращением относительной численности сеголеток и годовиков (0+...1) в 1.8 раза (t -тест $\alpha < 0.05$, $p > 95\%$) и увеличением трехлеток и трехгодовиков (2+...3), а также четырехлеток и четырехгодовиков (3+...4) более чем в 1.3 и 1.6 раза соответственно (t -тест $\alpha < 0.05$, $p \geq 90\%$). С повышением средней ТПМ изменения возрастной структуры ставриды выразились в последовательном преобладании в уловах доли старших возрастных групп и уменьшении младших (сеголеток). При этом средний возраст ставриды в целом за исследуемый период увеличился в 1.1 раза.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ литературных данных показал, что в юго-восточной части Черного моря (Trabzon и Rize, Турция) в 1991–1992 и 1996–1997 гг. в уловах преобладали особи ставриды длиной до 13 см, составляя в среднем 60% от вылова (Kalauci, 1998). В летний период 2004–2005 гг. в этом же районе доля особей с длиной менее 13 см уменьшилась до 54%, и возросла доля более крупных особей (Şahin et al., 2009). По нашим данным, в 2000–2007 гг. преобладали младшие возрастные группы (сеголетки-двухлетки) и средняя длина особей в уловах была не высокой – 12.5 см, что согласуется с предыдущими исследованиями (Kalauci, 1998; Yankova, Raykov, 2006; Şahin et al., 2009).

Преобладание в уловах рыб младших возрастных групп ранее объясняли переловом (Şahin et al., 2009). В то же время отмечено улучшение условий обитания и состояния ставриды. Средние длина и масса рыб в промысловых уловах составляли от 11.80 см и 14.76 г в 1991–1992 гг. до

13.52 см и 19.10 г в 2004–2005 гг. (Şahin et al., 2009). В водах Болгарии в 2004–2005 гг. по сравнению с 1994–1999 гг. также отмечали увеличение средней длины ставриды в разных возрастных группах (Yankova, Raykov, 2006). С 2007 по 2011 гг. увеличились размеры сеголеток и годовиков (0+...1) (Кузьмина, 2012) и с ростом объемов вылова возросли средняя длина и масса особей *T. mediterraneus*.

Рост рыб тесно связан с температурой окружающей среды, что проявлялось в изменении параметров уравнения роста Бергаланфи. Отмечено увеличение коэффициента k от 0.287 (1994–1999 гг.), далее 0.307 (2000–2004 гг.), 0.440 (2009 г.) до 0.53–0.61 (2012 г.) объясняя это быстрым ростом ставриды (Yankova, Raykov, 2006; Yankova, 2013). Показано, что асимптотическая длина $L_\infty = 18.90$ см ($k = 0.440$) увеличивалась до значения $L_\infty = 19.10$ см с повышением коэффициента k ($k = 0.53$) (Yankova, 2013). Чем больше коэффициент k , тем быстрее ставрида достигала предельной длины. В наших исследованиях на юго-западном шельфе Крыма с повышением ТПМ также зарегистрировано увеличение коэффициента k и асимптотической длины ($k = 0.427$ $L_\infty = 18.80$ см в 2000–2007 гг., $k = 0.482$ $L_\infty = 20.80$ см в 2014–2020 гг.).

Возрастной состав *T. mediterraneus* в юго-восточной части Черного моря с 1991 по 2005 гг. не менялся и был представлен 5 возрастными группами (Şahin et al., 2009). Увеличение возрастных групп до 7 в популяции ставриды отмечали в 2011–2012 гг. (Ordu, Турция) (Aydin, Karadurmuş, 2012). В наших исследованиях (2014–2020 гг.) *T. mediterraneus* представлен 6 группами, что согласуется с авторами других работ (Yankova et al., 2010; Куцын, 2021).

Значения коэффициента b позволяют сопоставить относительное изменение продольного размера (длины) особи и его поперечных размеров в процессе роста. Сравнительный анализ коэффициента b уравнения зависимости “масса–длина”, полученных для ставриды, обитающей в различных акваториях, может позволить выявить отклонения в развитии рыб, связанные с региональными климатическими особенностями. По данным статистического анализа установлено, что в материалах 1991–2005 гг. коэффициент b варьировал (в доверительных пределах 95%): $b = 2.87–3.025$ (Şahin et al., 2009). В наших исследованиях коэффициент b находился в пределах 3.15–3.20, что согласуется с рядом работ: $b = 3.14$ в 2008–2011 гг. (Kasapoğlu, 2018), $b = 3.17$ в 2011–2012 гг. (Aydin, Karadurmuş, 2012), но от некоторых коэффициентов несколько отличался: $b = 3.3$ (Yankova et al., 2010) и $b = 3.4$ (Куцын, 2021). Это можно объяснить тем, что коэффициент соотношения “масса–длина” изменялся в зависимости от времени года, времени вылова и физиологиче-

ского состояния рыбы, места нагула популяций, пола, зрелости гонад.

Таким образом, расчеты показали, что с 2000 по 2020 гг. температура поверхности моря на юго-западном шельфе Крыма повышалась в среднем со скоростью $0.055^{\circ}\text{C}/\text{год}$. По характеру изменения ТПМ условно можно выделить 3 периода: 2000–2007 гг. (средняя ТПМ 15.2°C), 2008–2013 гг. (средняя ТПМ 15.7°C) и 2014–2020 гг. (средняя ТПМ 15.9°C). Повышение ТПМ оказало влияние на параметры роста ставриды: возросли индексы линейного (ϕ) и весового (ϕ') роста, увеличились асимптотические длина (L_{∞}) и масса (W_{∞}), возросли константа скорости роста (k) и показатель аллометрического роста (b), изменился и сам характер роста. Так, если наибольший ежемесячный прирост массы особей в 2000–2007 гг. составлял 0.888 г/мес. в возрасте 2.4 года, то в 2014–2020 гг. он возрос до 1.058 г/мес. и наблюдался в более раннем возрасте (2.0 года). Установлено, что на фоне повышения ТПМ состояние популяции *T. mediterraneus* улучшилось: увеличились средний возраст рыб, доля более крупных и упитанных особей и средние размеры и масса средиземноморской ставриды на юго-западном шельфе Крыма.

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.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Госзадания Института природно-технических систем “Фундаментальные исследования процессов в климатической системе, определяющих пространственно-временную изменчивость природной среды глобального и регионального масштабов”, № госрегистрации 121122300074-7, а также государственного гранта, выделенного Институту биологии южных морей по проекту “Молисмологические и биогеохимические основы гомеостаза морских экосистем” (№ 075-007-44-21-00, регистрационный номер 121031500515-8).

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН с. н. с., к. б. н. Л.П. Салеховой, с. н. с., к. б. н. Н.Ф. Шевченко, с. н. с., к. б. н. И.И. Чесноковой, ведущему инженеру Ю.В. Самотой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю.Г. О размножении черноморской ставриды южного стада в северных районах Черного моря // Тр. Севастопольской биол. ст. 1959. Т. 12. С. 271–284.
- Дехник Т.В., Павловская Р.М. Сезонные изменения видового состава, распределения и численности ихтиопланктона // Основы биологической продуктивности Черного моря / Под общ. ред. В.Н. Грезе. Киев: Наукова думка. 1979. Гл. 12. Рыбы и их воспроизводство. С. 268–272.
- Зуев Г.В., Мельникова Е.Б. Эколого-географическая гипотеза происхождения крупной черноморской ставриды (Carangidae, Pisces) // Мор. экол. журн. 2003. Т. 2. № 1. С. 59–73.
- Кожурин Е.А., Шляхов В.А., Губанов Е.П. Динамика уловов промысловых рыб Крыма в Черном море // Тр. ВНИРО. 2018. Т. 171. С. 157–169.
- Кузьминова Н.С. Современное состояние молоди масовых промысловых видов рыб в прибрежной зоне Черного моря // Вісник Запорізького національного університету. 2012. № 3. С. 57–65.
- Куцын Д.Н. Жизненный цикл ставриды *Trachurus mediterraneus* (Carangidae) Крыма (Черное море) // Вопр. ихтиологии. 2021. Т. 61. № 2. С. 143–152.
- Куцын Д.Н., Аблязов Э.Р., Чыонг Ба Хай, Ку Нгуен Динь. Размерно-возрастная структура, рост и созревание пятнистого сома *Arius maculatus* (Thunberg, 1792) (Siluriformes: Ariidae) из эстуария реки Меконг (Вьетнам) // Биол. моря. 2021. Т. 47. № 1. С. 54–62.
- Овен Л.С. Особенности оогенеза и характер нереста морских рыб. Киев: Наукова Думка. 1976. 132 с.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-ть. 1966. 391 с.
- Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-ть. 1979. 408 с.
- Салехова Л.П., Гордина А.Д. О современном состоянии крымской популяции черноморской ставриды (*Trachurus mediterraneus ponticus*) у юго-западного побережья Крыма // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. Спеціальний випуск “Гідроекологія”. 2005. № 4 (27). С. 207–208.
- Шляхов В.А., Гришин А.Н. Состояние планктонного сообщества и промысла пелагических рыб в Черном море после вселения гребневиков *Mnemiopsis leidyi* и *Beroe ovata* // Рыбное хозяйство Украины. 2009. № 5 (64). С. 53–61.
- Шляхов В.А., Шляхова О.В., Надолинский В.П., Перевалов О.А. Промыслово-биологические показатели рыболовства для важнейших распределенных запасов водных биоресурсов Черного моря как основа их регионального оценивания // Водные биоресурсы и среда обитания. 2018. Т. 1. № 1. С. 86–103.
- Aydin M., Karadurmuş U. Age, growth, length-weight relationship and reproduction of the Atlantic horse mackerel (*Trachurus trachurus* Linnaeus, 1758) in Ordu (Black Sea) // Ordu Univ. J. Sci. Technol. 2012. V. 2. № 2. P. 68–77.

- Bagenal T.B., Tesch F.W. Age and growth // Methods for assessment of fish production in fresh waters / Eds T.B. Bagenal. Oxford: Blackwell Scientific Publ. 1978. P. 101–136.
- Bellido J.M., Pierce G.J., Romero J.L., Millan M. Use of frequency analysis methods to estimate growth of anchovy (*Engraulis encrasicolus* L. 1758) in the Gulf of Cádiz (SW Spain) // Fish. Res. 2000. V. 48. P. 107–115.
- Claramunt R.M., Wahl D.H. The effects of abiotic and biotic factors in determining larval fish growth rates: a comparison across species and reservoirs // Trans. Am. Fish. Soc. 2000. V. 129. № 3. P. 835–851.
- Erdoğan Z., Torcu Koç H., Ulunehir G., Joksimović A. Some biological properties of different populations of the Atlantic horse mackerel *Trachurus trachurus* (L.) in Turkish Seas // Acta Adriatica. 2016. V. 57. № 1. P. 51–62.
- Froese R. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations // J. Appl. Ichthyol. 2006. V. 22. P. 241–253.
- Kasapoğlu N. Age, growth, and mortality of exploited stocks: anchovy, sprat, Mediterranean horse mackerel, whiting, and red mullet in the southeastern Black Sea // Aquat. Sci. Eng. 2018. V. 33. № 2. P. 39–49.
- Kayalı E. Doğu Karadeniz'deki İstavrit (*Trachurus mediterraneus* Steindachner, 1868) ve Hamsi (*Engraulis encrasicolus* Linnaeus, 1758) Balıklarının Bazı Populasyon Parametreleri ve Beslenme Ekolojileri. Yüksek Lisans Tezi. KTÜ Fen Bilimleri Enstitüsü. Bal. Tekn. Müh. Anabilim Dalı. Trabzon. 1998. 238 p.
- Kuzminova N., Dorokhova I., Rudneva I. Age-dependent changes of Mediterranean *Trachurus mediterraneus* male and female from coastal waters of Sevastopol (Black Sea, Ukraine) // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. 2014. V. 14. P. 183–192.
- Mikhailov K., Prodanov K. Approximate assessment of the natural mortality rate of the anchovy in the Bulgarian Black Sea coast // Proceedings of Institute of Fish Resources. Varna. 1983. V. 20. P. 173–182.
- Şahin C., Kasapoğlu N., Gözler A.M. et al. Age, growth, and gonadosomatic index (GSI) of Mediterranean horse mackerel (*Trachurus mediterraneus* Steindachner, 1868) in the eastern Black Sea // Turk. J. Zool. 2009. V. 33. P. 157–167.
- Sinovčić G. The length-weight relationship of anchovy, *Engraulis engrasicolus* (L.), in the eastern Adriatic Sea // Acta Adriat. 2003. V. 44. P. 183–191.
- Von Bertalanffy L. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II) // Hum. Biol. 1938. V. 10. P. 181–213.
- Yankova M. A study on the growth of horse mackerel (*Trachurus mediterraneus* Aleev, 1956) from Bulgarian waters of the Black Sea using length frequency analysis // J. Black Sea/Mediterr. Environ. 2013. V. 19. № 1. P. 111–120.
- Yankova M., Raykov V. Approximate assessment of the horse mackerel natural mortality rate, *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev, in the Bulgarian Black Sea territorial waters // Cercetări marine INCDM. 2006. V. 36. P. 341–348.
- Yankova M.H., Raykov V.S., Gerdzhikov D.B., Frateva P.B. Growth and length-weight relationships of the horse mackerel, *Trachurus mediterraneus ponticus* (Aleev, 1956), off the Bulgarian Black Sea coast // Turk. J. Zool. 2010. V. 34. P. 85–92.

Recent Variations in the Size and Age Structure of the Population of Horse Mackerel *Trachurus mediterraneus* (Steindachner, 1868) on the South-Western Shelf of Crimea

E. B. Melnikova^a, N. S. Kuzminova^b, and A. V. Melnikov^c

^aInstitute of Natural and Technical Systems, Sevastopol, 299011 Russia

^bA.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, RAS, Sevastopol, 299011 Russia

^cSevastopol State University, Sevastopol, 299053 Russia

The influence of the average annual sea surface temperature (SST) on the development of horse mackerel *Trachurus mediterraneus* on the south-western Crimean shelf has been shown. The changes in the main indicators of the population and their relationship with the change in the average annual SST (0.055°C/year) in 2000–2020 have been identified. Against the background of the observed increase in SST in recent years, the state of the horse mackerel population has improved: there has been an increase in the average age and, accordingly, the proportion of larger, well-fed individuals, and, in general, the average size and weight of fish. It has been shown that according to the nature of the change in the average annual SST, three periods can be distinguished: 2000–2007, 2008–2013 and 2014–2020.

Keywords: Black Sea, temperature, horse mackerel *Trachurus mediterraneus*, growth equations, age

УДК 576.895.122(262.5)

СЛУЧАЙ ОБНАРУЖЕНИЯ У МОЛЛЮСКА *HYDROBIA ACUTA* (DRAPARNAUD, 1805) МЕТАЦЕРКАРИЙ ТРЕМАТОДЫ РОДА *PYGIDIOPSIS* LOOSS, 1907 В ЧЕРНОМ МОРЕ

© 2023 г. Ю. В. Белоусова* (ORCID: 0000-0002-2627-8727)

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

*e-mail: julls.belousova@gmail.com

Поступила в редакцию 23.07.2022 г.

После доработки 21.04.2023 г.

Принята к публикации 08.06.2023 г.

В экстрапалиальной полости брюхоногого моллюска *Hydrobia acuta* (Draparnaud, 1805) из б. Казачья (Черное море) обнаружено 5 экз. инцистированных метацеркарий трематоды рода *Pygidiopsis* Looss, 1907, находившихся вне тканей хозяина, в свободном состоянии. Приведены рисунок, фотография и промеры эксцистированных личинок.

Ключевые слова: трематоды, метацеркарии, Heterophyidae, моллюск *Hydrobia acuta*, Черное море

DOI: 10.31857/S0134347523050030, **EDN:** EOUSH

В июне 2011 г. при гельминтологическом исследовании брюхоногого моллюска *Hydrobia acuta* (Draparnaud, 1805) из б. Казачья (Черное море, район Севастополя) были обнаружены метацеркарии, которые ранее не регистрировали у моллюсков этого вида в Черном море (Синицын, 1911).

Цель настоящего исследования — идентифицировать обнаруженных личинок трематод на основе изучения их морфологических характеристик с использованием методов световой микроскопии.

Материал и методика. Моллюсков *Hydrobia acuta* собирали ручным дночерпателем в б. Казачья на глубине 0.1 м. В лаборатории животных содержали в кристаллизаторах объемом 200 мл, в холодильнике при температуре +4°C. Морскую нефилтрованную воду в кристаллизаторах меняли один раз в 2–3 дня. В лабораторных условиях моллюски находились 10 дней.

35 экз. *H. acuta* исследовали на наличие гельминтов компрессорным методом под микроскопом МБС-10 (ЛЗОС, Россия) при увеличении ×98 (Быховская-Павловская, 1969): животных аккуратно продавливали между двумя предметными стеклами, избегая размозжения мягких тканей, остатки раковин убирали пинцетом.

Фотографии метацеркарий сделаны с использованием микроскопа XY-B2 (БИОМЕД, Россия) и цифровой фотокамеры Canon PowerShot A650 IS (Canon, Япония) с программным обеспечением Infinity Analyze. Рисунки выполнены в редак-

торе векторной графики Scalable Vector Graphics (SVG) в программе Inkscape 0.48.2.-1. Показатели описательной статистики рассчитаны с использованием программного пакета Statistica 6.0. Морфометрия метацеркарий изучена на живых личинках. Промеры приведены в микронах, рассчитаны пределы значений (min–max), средние арифметические и стандартная ошибка средней ($\pm SE$).

Результаты. Пять инцистированных метацеркарий были обнаружены в экстрапалиальной полости одного моллюска *Hydrobia acuta* (экстенсивность инвазии = 3%) в свободном, не прикрепленном состоянии.

Циста метацеркарий тонкая, однослойная, прозрачная (рис. 1), 171–195 (185 ± 7) × 200–232 (217 ± 9) мкм.

Тело эксцистированных метацеркарий грушевидное, общей длиной 200–381 (264 ± 28) мкм (рис. 2). Тело личинки имеет вытянутую переднюю и округлую заднюю часть, оно покрыто мелкими чешуевидными шипиками, достигающими до заднего конца тела. Ротовая присоска субтерминальная, без придатков ($22.5–38.5$ (33 ± 2) × $34.6–57.2$ (44 ± 3) мкм). Околоротовых шипов нет. Префаринкс имеется, его длина 8–12 (10 ± 0.9) мкм. Фаринкс размерами 28–30 (29 ± 1) × 20–26 (23 ± 3) мкм. Пигментные глазки расположены на уровне фаринкса. Пищевод длиной 7.3–9.2 (8 ± 0.9) мкм, на уровне границы передней и средней частей тела червя он разветвляется на две кишечные ветви, слепо заканчивающиеся у переднего края экскре-

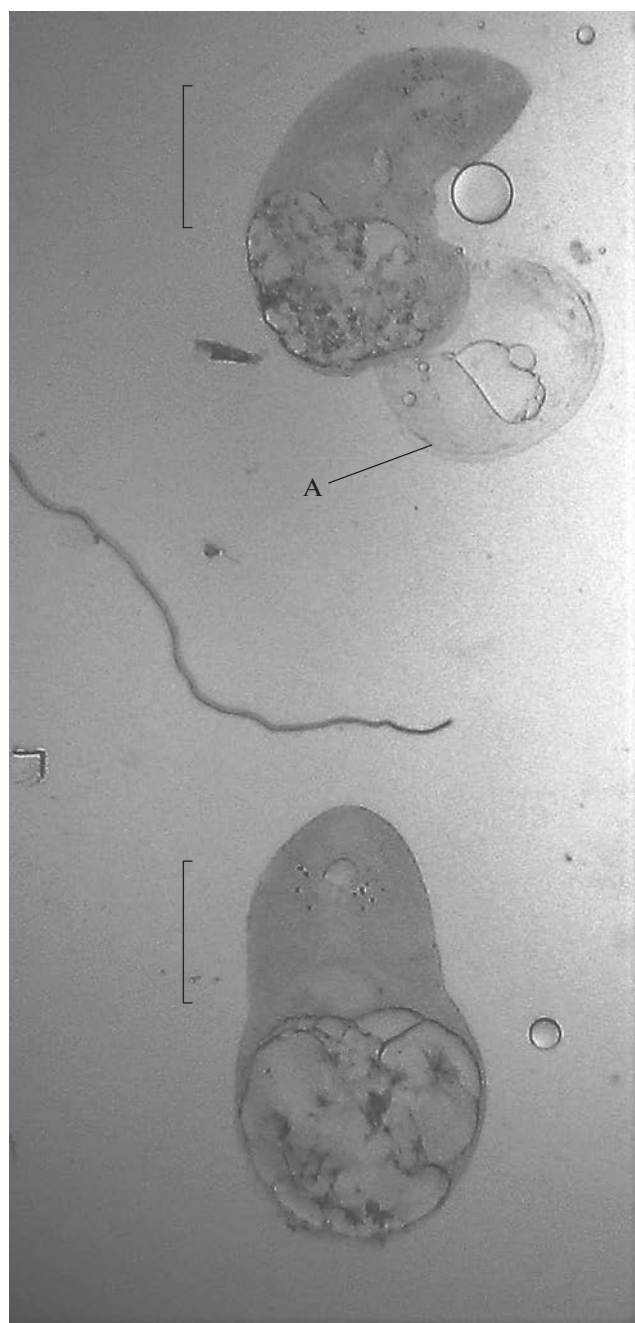


Рис. 1. Вышедшая из цисты метацеркария *Pygidiopsis* sp. в экстрапалиальной полости брюхоногого моллюска *Hydrobia acuta* (б. Казачья, Черное море). А – циста. Масштаб 200 мкм.

торного пузыря на уровне яичника. Брюшная присоска (13.5–38 (25 ± 3) × 21–30 (27 ± 2) мкм) хорошо развита. Округлый яичник (16–18 (17 ± 0.7) × 31–34 (32 ± 1) мкм) расположен перед экскреторным пузырем. Экскреторный пузырь темноокрашенный, содержит множество экскреторных гранул, его ветви по длине равны стволу. Семенники и железы проникновения у метацеркарий не просматривались.

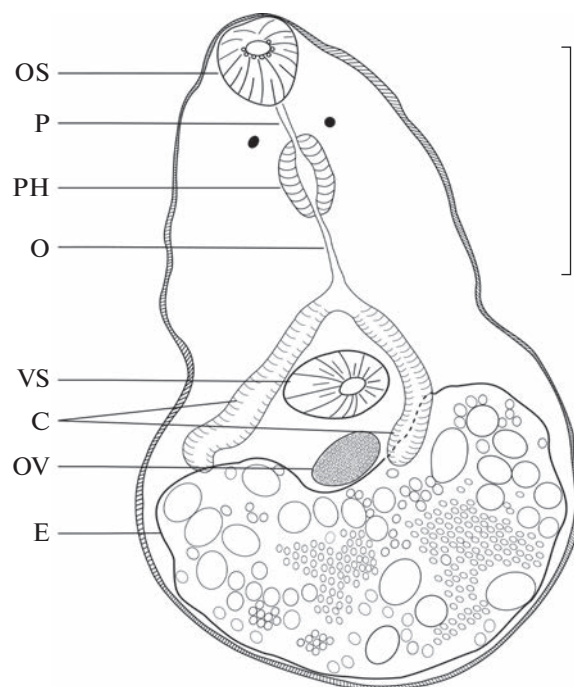


Рис. 2. Метацеркария трематоды *Pygidiopsis* sp. из брюхоногого моллюска *Hydrobia acuta* (б. Казачья, Черное море): OS – ротовая присоска, P – префаринкс, PH – фаринкс, O – пищевод, VS – брюшная присоска, C – кишечник, OV – яичник, E – экскреторный пузырь. Масштаб 200 мкм.

Обсуждение. Грушевидная форма тела с почти округлой задней частью и вытянутой передней, ротовая присоска без придатков, длинный префаринкс, короткий пищевод, форма и размеры выделительного пузыря позволяют отнести обнаруженных метацеркарий к семейству Heterophyidae (см.: Witenberg, 1929). Загнутые кишечные ветви у исследованных экземпляров достигали верхних границ яичника, что характерно для рода *Pygidiopsis* (см.: Yamaguti, 1971).

Анализ литературных данных (Koie, 1990; Dronen et al., 2005; Simões et al., 2009; Sohn et al., 2016) показал, что представителей этого рода можно разделить на три группы по важному диагностическому признаку – наличию околоротовых шипов. К группе I относятся не имеющие околоротовых шипов семь видов трематод: *Pygidiopsis anterouteria*, *P. himantopae*, *P. piclaumoreli*, *P. plana*, *P. macrostomum*, *P. phalacrocoracis*, *P. cambodiensis*; к группе II (с одним рядом шипов) принадлежат *P. marivillai* и *P. summus*; к группе III (с двумя рядами шипов) – *P. ardeae* и *P. genata*.

Обнаруженные нами метацеркарии не имеют шипов на ротовой присоске и, таким образом, относятся к группе I видов рода *Pygidiopsis*. Сравнительный анализ морфологических признаков трематод этой группы показал, что описанные метацеркарии четко отличаются от 5 видов трематод

из данной группы. Исследованные нами экземпляры имели шипики на тегументе в виде чешуек, простирающиеся до заднего конца тела vs *P. cam-bodiensis* (шипики не доходят до заднего конца тела). *P. himantopae* и *P. anterouteria* отличаются от обнаруженных метацеркарий Y-образной, а *P. piclaimoreli* T-образной формами экскреторного пузыря. Кишечные ветви обнаруженных особей слепо заканчиваются у переднего края экскреторного пузыря на уровне яичника vs *P. plana*, у которых кишечные ветви доходят до брюшной присоски. Проведенные исследования и дифференциальный диагноз показали, что найденные метацеркарии наиболее близки к трематоды *P. macrostomum* (см.: Simões et al., 2009): кишечные ветви достигают уровня яичника, шипики на тегументе простираются до задней части тела.

Установлено, что первым промежуточным хозяином для трематоды *P. macrostomum* является брюхоногий моллюск *Heleobia australis* (см.: Simões et al., 2009), который не обитает на крымском шельфе Черного моря.

В качестве вторых промежуточных хозяев трематоды рода *Pygidiopsis* используют десятки видов морских, солоноватоводных, проходных, полупроходных и даже пресноводных рыб (Yamaguti, 1971; Youssef et al., 1987; Kõie, 1990; Dzikowski et al., 2004; Simões et al., 2009; Ibrahim, Soliman, 2010; Hegazi et al., 2014). Однако в настоящей работе мы обнаружили инцистированных метацеркарий этого рода в экстрапалиальной полости моллюска *Hydrobia acuta*, что является уникальной находкой.

Подобный случай обнаружения инцистированных метацеркарий трематод семейства Gynporhallidae в экстрапалиальной полости моллюсков описан В.К. Мачкевским (1989), но у черноморских двустворчатых моллюсков *Mytilus galloprovincialis*.

Все перечисленные отличительные морфологические признаки и специфичность к первому промежуточному хозяину дают возможность предполагать, что обнаруженные нами метацеркарии относятся к новому виду трематод. Утверждение, является ли находка метацеркарий трематоды рода *Pygidiopsis* в гастроподе *Hydrobia acuta* казусным случаем, или они действительно могут паразитировать в моллюсках, требует дополнительных исследований.

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

Исследование выполнено в рамках государственного задания ФГБУН ФИЦ “Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН” (тема № 121030100028-0).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность научному сотруднику отдела экологии бентоса ФИЦ ИнБЮМ М.В. Макарову за помощь в отборе проб гастропод в акватории Севастопольских бухт и видовую идентификацию обнаруженных моллюсков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Быховская-Павловская И.Е. Паразитологическое исследование рыб. Л.: Наука. 1969. 108 с.
- Мачкевский В.К. Особенности биологии трематоды *Parvatrema duboisi* – паразита черноморской мидии // Паразитология. 1989. Т. 23. Вып. 1. С. 60–67.
- Синицын Д.О. Партеногенетическое поколение трематод и его потомство в черноморских моллюсках. Записки императорской академии наук. VIII серия. Т. 30. № 5. СПб. 1911. 127 с.
- Dronen N.O., Blend Ch.K., Davis A.J. *Caiguiria himantopae* n. sp. (Digenea: Heterophyidae) and other endohelminths from the black-necked stilt, *Himantopus mexicanus* (Recurvirostridae), from the Galveston area of the Texas Gulf Coast, U.S.A. // Comp. Parasitol. 2005. V. 72. P. 22–27.
- Dzikowski R., Levy M.G., Poore M.F. et al. Use of rDNA polymorphism for identification of Heterophyidae infecting freshwater fishes // Dis. Aquat. Org. 2004. V. 59. P. 35–41.
- Hegazi M.A., Hassan A.T., Al-Nashar T.M. et al. Encysted metacercariae of family Heterophyidae in infected fish in Dakahlia Governorate, an endemic focus in Egypt // J. Egypt. Soc. Parasitol. 2014. V. 44. P. 547–558.
- Ibrahim M.M., Soliman M.F.M. Prevalence and site preferences of heterophyid metacercariae in *Tilapia zillii* from Ismailia fresh water canal, Egypt // Parasite. 2010. V. 17. P. 233–239.
- Kõie M. The life cycle of *Pygidiopsis ardeae* Kõie, 1990 (Digenea, Heterophyidae) // J. Parasitol. 1990. V. 76. P. 537–541.
- Simões S.B.E., Barbosa H.S., Santos C.P. The life history of *Pygidiopsis macrostomum* Travassos, 1928 (Digenea: Heterophyidae) // Mem. Inst. Oswaldo Cruz. 2009. V. 104. P. 106–111.
- Sohn W.-M., Kim D.-G., Jung B.-K. et al. *Pygidiopsis cambodiensis* n. sp. (Digenea: Heterophyidae) from experimental hamsters infected with metacercariae in mullets from Cambodia // Parasitol. Res. 2016. V. 115. P. 123–130.
- Witenberg G. Studies on the trematode – family Heterophyidae // Ann. Trop. Med. Parasitol. 1929. V. 23. P. 131–239.
- Yamaguti S. Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates. Tokyo: Keigaku. 1971. V. I. 1074 p.
- Youssef M.M., Mansour N.S., Awadalla H.N. et al. Heterophyid parasites of man from Idku, Maryut and Manzala lakes areas in Egypt // J. Egypt. Soc. Parasitol. 1987. V. 17. P. 475–479.

A Case of Detection of Trematode Metacercaria *Pygidiopsis* Looss, 1907 in the mollusc *Hydrobia acuta* (Draparnaud, 1805) in the Black Sea

Yu. V. Belousova^a

*^aA.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas,
Russian Academy of Sciences, Sevastopol, 299011 Russia*

Five specimens of encysted trematode metacercariae of *Pygidiopsis* Looss, 1907, located outside the tissues of the host, in a free state, were found in the extrapaleal cavity of the gastropod mollusc *Hydrobia acuta* (Draparnaud, 1805) from Cossack Bay (Black Sea). A figure, an image, and measurements of excised larvae were given.

Keywords: trematodes, metacercariae, Heterophyidae, mollusc *Hydrobia acuta*, Black Sea

УДК 639.4.09

ЗАБОЛЕВАНИЕ ПРИМОРСКОГО ГРЕБЕШКА *MIZUHOPECTEN YESSOENSIS* (JAY, 1857) В ХОЗЯЙСТВАХ МАРИКУЛЬТУРЫ ПРИМОРЬЯ, ВЫЗЫВАЕМОЕ ПРОСТЕЙШИМИ РОДА *PERKINSUS* LEVINE, 1978

© 2023 г. Т. Е. Буторина¹, * (ORCID: 0000-0001-5914-4234), Е. Д. Дегтева¹ (ORCID: 0009-0007-0989-4599)

¹Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет,
Владивосток, 690087 Россия

*e-mail: boutorina@mail.ru

Поступила в редакцию 01.12.2022 г.

После доработки 14.04.2023 г.

Принята к публикации 08.06.2023 г.

Приведены результаты обследования культивируемого гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) в Приморском крае в 2014–2021 гг. Отмечена гибель моллюсков в хозяйствах марикультуры, изучены симптомы болезни “дермо”: высокая смертность гребешка, достигшего двухлетнего возраста, наблюдаемая при осенней пересадке в новые садки в сентябре, присутствие простейших рода *Perkinsus* Levine, 1978 в тканях органов, очаги повреждения мускула-замыкателя, несмыкание створок раковины, почернение, некроз мягких тканей. Установлен минимальный уровень паразитарной нагрузки: 10–15 гипноспор паразита на одного моллюска. Однако, учитывая опасность заболевания, вызывающего массовую гибель моллюсков в течение нескольких лет, быстрое распространение возбудителя, существенные экономические потери, рекомендовано создать в регионе специализированную лабораторию для проведения диагностики и постоянного мониторинга состояния хозяйств марикультуры.

Ключевые слова: марикультура, разведение двустворчатых моллюсков, болезнь “дермо”, перкинсо-зис, простейшие рода *Perkinsus*, Приморский край

DOI: 10.31857/S0134347523050066, **EDN:** EOIUZP

Аквакультура приобретает все большее значение для Приморского края в связи с его растущей ролью в решении задач модернизации рыбохозяйственного комплекса России (Бочаров и др., 2015).

В Приморье, как одном из перспективных регионов Дальнего Востока, предусмотрено значительное увеличение объемов марикультуры, включающей культивирование водорослей-макрофитов, двустворчатых моллюсков, иглокожих (Гаврилова, 2005; Макоедов, 2006; Ким и др., 2014). Вместе с тем существуют серьезные проблемы, которые ограничивают возможности воспроизводства гидробионтов и требуют принятия срочных мер. К ним относятся болезни рыб, моллюсков, ракообразных и водорослей (Воронин и др., 2011; Буторина и др., 2018).

Приморский гребешок *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) остается излюбленным объектом культивирования (Брыков, Колотухина, 2010; Лагунова и др., 2010; Гаврилова, Кучерявенко, 2011; Габаев, Айздайчер, 2012; Гаврилова, Ким, 2016). Однако в последнее десятилетие многие арендаторы рыбодных участков в Приморье сталкиваются с про-

блемой повышенной гибели моллюсков при садковом выращивании (Буторина, Творогова, 2016; Бровкина, Костина, 2020; Гаврилова и др., 2021).

Целью нашей работы было изучение симптомов и выяснение причин заболевания моллюсков в условиях подвешного выращивания. Задачи исследования включали сбор данных о случаях заболевания приморского гребешка в хозяйствах Приморья в 2014–2021 гг., выбор и использование методики обследования, принятой в мировой аквакультуре, анализ полученных данных.

Материал и методика. В основу работы положен материал, собранный при обследовании *Mizuhopecten yessoensis* с признаками заболевания и свежепогибших экземпляров из садковых хозяйств Приморья в бухтах Северная (42°56'13.204" N, 131°24'26.604" E), Нарва (42°59'56.613" N, 131°30'58.040" E) (Хасанский район) и Воевода (42°59'44.124" N, 131°47'33.972" E) (о-в Русский) в июне–июле 2014, 2016 и 2021 гг. (табл. 1).

Скрининг на присутствие паразитов в 2014 и 2016 гг. проводили путем микроскопического обследования тканей жабр, мантии, гонад, мускула-замыкателя, ноги, пищеварительной железы гре-

Таблица 1. Доля зараженного приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* и симптомы заболевания, вызываемого простейшими рода *Perkinsus*

Район исследования, месяц, год	Число обследованных моллюсков, экз.	Число зараженных моллюсков, экз. (%)	Признаки заболевания
Бухта Северная, июнь 2014	27	3 (11.1)	Гибель моллюсков, очаги повреждения мускула-замыкателя, несмыкание створок раковины из-за ослабления мускула-замыкателя, некроз мягких тканей
Бухта Северная, июль 2016	20	7 (35.0)	
Бухта Воевода, июль 2021	5	5 (100)	
Бухта Нарва, июль 2021	6	4 (66.7)	

Таблица 2. Число паразитов в исследованных приморских гребешках *Mizuhopecten yessoensis*

№ моллюска	Масса мягких тканей, г	Число паразитов в 2 г массы	Рассчитанное число паразитов во всей висцеральной массе
1	44.85	120 трофозоитов	2691 трофозоит
2	27.70	110 трофозоитов	1524 трофозоита
3	42.20	51 трофозоит, 1 гипноспора	1076 трофозоитов, 21 гипноспора
4	37.60	257 трофозоитов	4832 трофозоита
5	41.50	217 трофозоитов	4503 трофозоита
6	43.45	*	Число паразитов не определяемо
7	29.25	3 трофозоита, 1 гипноспора	44 трофозоита, 15 гипноспор
8	31.35	**	0
9	39.35	4 гипноспоры	79 гипноспор
10	35.0	**	0
11	39.05	10 трофозоитов, 2 гипноспоры	195 трофозоитов, 39 гипноспор

*Ткани черные, некротизированные.

**Не заражен.

бешка с использованием микроскопа для морфологических исследований МИКМЕД-5 (ЛОМО, Россия). В 2021 г. дополнительно применяли метод инкубации мягких тканей моллюсков в жидкой среде RFTM (Ray's fluid thioglycollate media) (Ray, 1966; Dungan, Bushek, 2015), который имеет высокую чувствительность к *Perkinsus* spp. (Manual of Diagnostic Tests..., 2023).

Исследование методом инкубации тканей включало приготовление свежей среды RFTM на основе агара Рака-Рея № 3, разведенного морской водой с добавлением тиогликолята натрия, антибиотиков и фунгицида (Manual of Diagnostic Tests..., 2023).

При инкубации мягких тканей моллюска в среде RFTM при температуре 22–25°C в течение 7 сут наблюдали рост массы и объема паразитов (Dungan, Bushek, 2015). В качестве образцов для исследования использовали всю висцеральную массу каждого моллюска, а не отдельные органы, что увеличивало вероятность обнаружения возбудителя (Manual of Diagnostic Tests..., 2023).

Для концентрирования клеток паразита полученную после инкубирования массу центрифугировали с ускорением 1500 g в течение 10 мин при комнатной температуре и отделяли верхний слой жидкости. После перемешивания материала из каждой пробирки брали навеску в 2 г и подвергали гидролизу в 2 М NaOH при температуре 60°C до полного растворения тканей моллюска (около 6 ч). После промывания и повторного центрифугирования (условия те же) остаток образца помещали на предметное стекло, окрашивали свежим раствором Люголя и просматривали на малом ($\times 100$) и большом увеличении ($\times 400$, $\times 1000$) микроскопа. Фотографии разных стадий паразита получали на микроскопе МИКМЕД-5 с помощью цифровой камеры Levenhuk C800 NG 5M pixels (Levenhuk, Китай), помещенной в тубус микроскопа на место окуляра с выводом изображения на монитор. Диагностику заболевания проводили на лабораторной базе Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН и кафедры “Экология

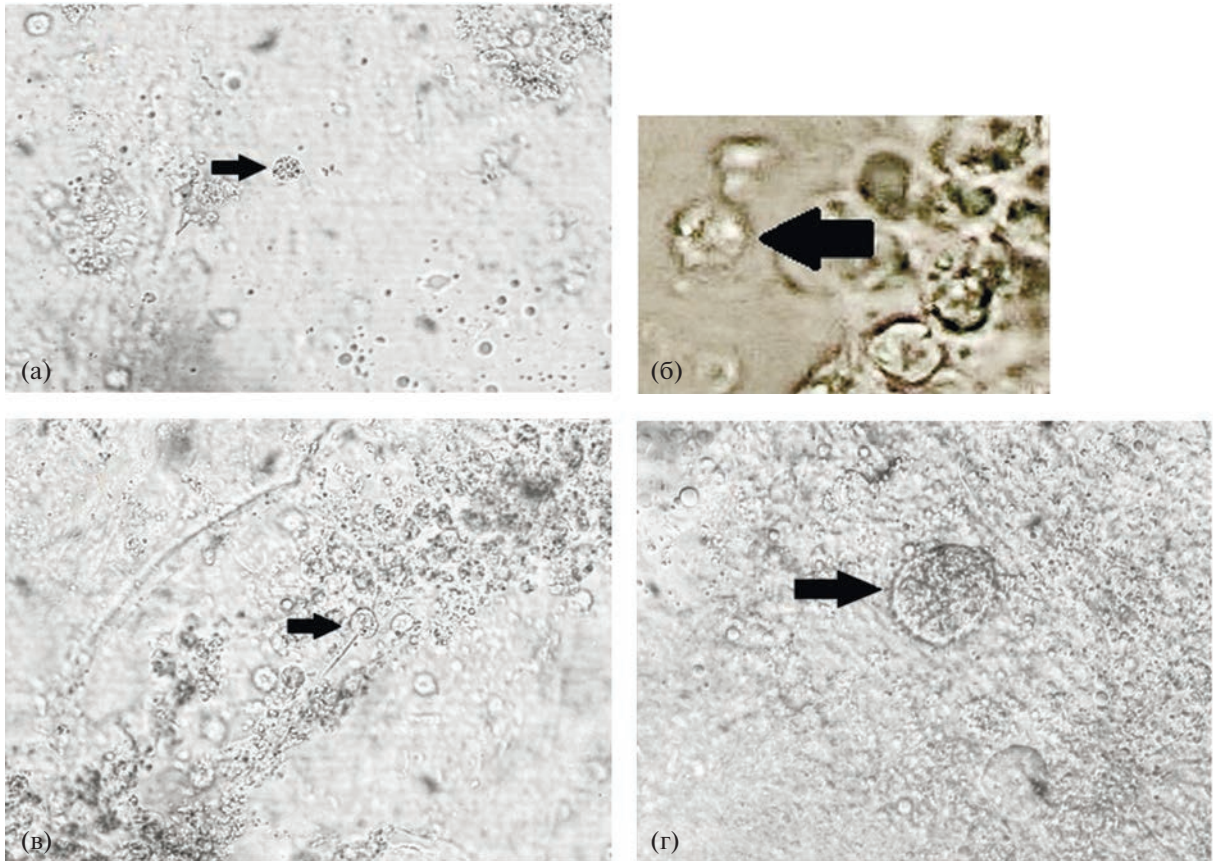


Рис. 1. Неокрашенные трофозоиты *Perkinsus* sp. (указаны стрелкой) в тканях приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis*: в жабрах, 2014 г. (а); клетка-кольцо (“перстень с печаткой”) с крупной вакуолью в центре, образованной паразитом, 2014 г. (б); в ткани жабр, 2016 г., увеличение $\times 400$ (в); в ткани ноги, 2016 г., увеличение $\times 1000$ (г).

и природопользование” Дальневосточного государственного технического рыбохозяйственного университета.

Уровень инфицирования *M. yessoensis* выражали в доле зараженных особей в выборке (табл. 1). Для оценки общей паразитарной нагрузки на одного гребешка в поле зрения микроскопа на препаратах подсчитывали число паразитов на стадии трофозоида и гипноспоры, найденных в 2 г массы каждого экземпляра, и пересчитывали на всю висцеральную массу моллюска (табл. 2).

Результаты. В июне 2014 г. 3 из 27 обследованных особей *Mizuhopecten yessoensis* (11.1%) (табл. 1) имели заметные невооруженным глазом очаги повреждения мускула-замыкателя диаметром 5–7 мм. В тканях мышц и мантии были обнаружены растущие и делящиеся трофозоиты простейшего рода *Perkinsus* Levine, 1978 (рис. 1а). Единично найдены клетки моллюска, содержащие трофозоида, характерной формы для болезни “дермо” с крупной вакуолью, образованной патогеном (рис. 1б).

В июле 2016 г. было заражено 7 из 20 обследованных моллюсков (35%). В тканях жабр и гонад

гребешков найдены многочисленные паразиты на разных стадиях развития — от мелких клеток до многоклеточных образований, окруженных общей оболочкой и содержащих дочерние трофозоиты (рис. 1в, 1г). Реже паразиты отмечены в мышечной и других тканях моллюсков.

В июле 2021 г. все 5 исследованных моллюсков из б. Воевода оказались зараженными, в б. Нарва инфицированы 4 из 6 гребешков (66.7%), у одного все ткани были отмершие, черные. Две особи оказались незараженными (табл. 1).

На окрашенных раствором Люголя препаратах тканей гребешков после инкубации в среде RFTM были выявлены многочисленные трофозоиты и гипноспоры паразита (рис. 2а–2г).

Подсчет общего числа паразитов в мягких тканях каждой особи показал, что паразитарная нагрузка на одного моллюска составляет от 15 до 79 гипноспор и от 44 до 4832 трофозоитов *Perkinsus* sp. (табл. 2). Средняя паразитарная нагрузка на одного гребешка — 10–15 гипноспор и около 1300 растущих и делящихся клеток паразита.

Обсуждение. Простейшие организмы рода *Perkinsus* известны как возбудители болезни “дермо”

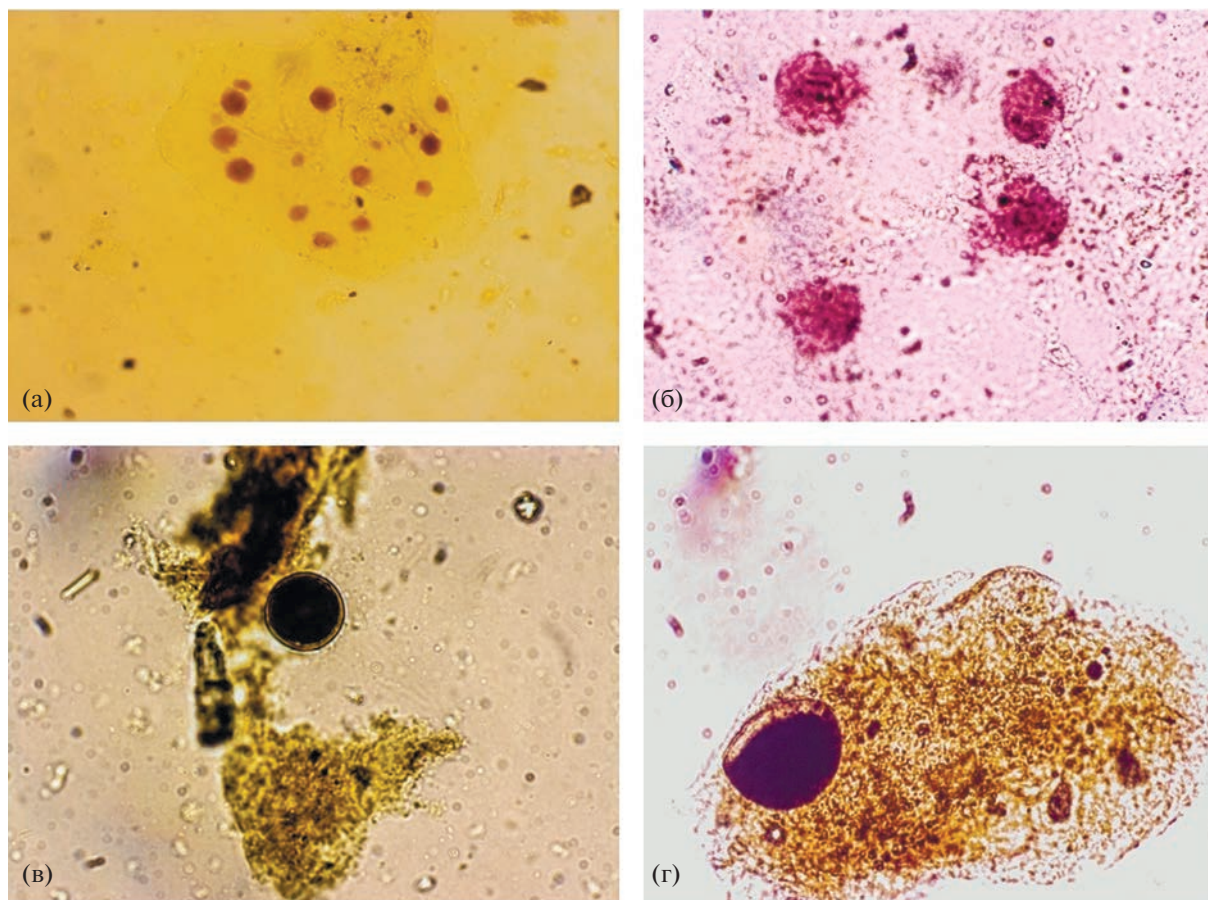


Рис. 2. Трофозоиты и гипноспоры *Perkinsus* sp., окрашенные раствором Люголя после инкубации в среде RFTM, 2021 г.: тропозоиты, увеличение $\times 100$ (а); тропозоиты, увеличение $\times 400$ (б); гипноспоры, увеличение $\times 400$ (в), (г).

у морских двустворчатых моллюсков (Villalba et al., 2004; Choi, Park, 2010; ICES, 2011), которая приводит к большим экономическим потерям в марикультуре. Заболевание характеризуется высокой смертностью гидробионтов, особенно 2–3-летних. Смертность растет при высоких температурах и значительной солености, паразит не гибнет в холодное время года, но наблюдается гибель перезимовавших моллюсков (Бровкина, Костина, 2020; Гаврилова и др., 2021).

Проведенное нами исследование с применением высокочувствительного метода диагностики позволило установить присутствие в тканях жабр, гонад, мантии и других органах приморского гребешка клеток возбудителя на стадиях роста и деления, а также сформированных гипноспор. Обнаружение гипноспор возбудителя говорит о том, что часть паразитов прошла весь цикл развития от ранних, питающихся тканями хозяина и делящихся трофозоитов, до завершающей стадии развития в моллюсках – формирования гипноспор. В гипноспорах или презооспорангиях в морской воде развиваются новые зооспоры, которые слу-

жат источником заражения других моллюсков (Choi, Park, 2010).

При гаглоспориidioзе у моллюсков поражена и желтеет пищеварительная железа (Гаевская, 2006), у обследованных гребешков таких признаков и паразитов в органе мы не наблюдали. Представленные в работе материалы показали, что весьма вероятным этиологическим агентом заболевания и гибели гребешка при садковом выращивании в хозяйствах из бухт Северная, Нарва и Воевода является простейшее рода *Perkinsus*. Для точной видовой идентификации возбудителя необходимо провести полимеразную цепную реакцию (ПЦР) (Audemard et al., 2004).

Обследование особей *Mizuhopecten yessoensis* выявило ряд неспецифичных, но характерных для болезни “дермо” признаков: повреждение мускула-замыкателя, несмыкание створок раковины из-за его ослабления, некроз, почернение мягких тканей, повышение отхода двухгодовиков в садках с конца июля до сентября на фоне роста температуры воды.

Небольшое число гипноспор (не более 79 в одном моллюске) говорит о невысокой паразитарной нагрузке на каждого исследованного гребешка при садковом выращивании. Она оказалась минимальной для этой болезни (в среднем 10–20 гипноспор и около 1500 растущих и делящихся трофозоитов на особь). При сильном заражении гидробионтов в поле зрения микроскопа можно видеть до нескольких десятков гипноспор паразита (Dungan, Bushek, 2015), мы же отмечали лишь единичные их экземпляры (1–4).

Для развития марикультуры в Приморском крае необходимо контролировать состояние хозяйств и прибрежных акваторий, регулярно проводить анализ на присутствие возбудителей в гидробионтах, лабораторную диагностику состояния их здоровья. Учитывая участившиеся случаи заболевания культивируемых моллюсков в гребешковых хозяйствах Приморья (Бровкина, Костина, 2020; Гаврилова и др., 2021), высокую смертность молоди, назрела необходимость организации в регионе стационарной лаборатории для постоянного мониторинга состояния популяций моллюсков в хозяйствах марикультуры. Лаборатория должна быть оснащена необходимым оборудованием для проведения обследования моллюсков по методике Рея в среде RFTM и генетического анализа с проведением ПЦР для видовой идентификации возбудителя.

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 благодарность преподавателю Дальневосточного государственного технического рыбохозяйственного университета Е.П. Бровкиной, а также к.б.н. М.Г. Елисейкиной, сотруднице ННЦМБ ДВО РАН за помощь в организации лабораторного обследования моллюсков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бочаров Л.Н., Поздняков С.Е., Гаврилова Г.С. и др. Развитие аквакультуры в Приморье: реалии и возможности // Вопр. рыболовства. 2015. Т. 16. № 1. С. 7–23.

Бровкина Е.П., Костина Е.А. Характер протекания эпизоотий при садковом выращивании гребешка в Приморье. Перкинсус – вероятная причина воз-

никновения данных заболеваний // Науч. тр. Дальрыбвтуза. 2020. Т. 53. № 3. С. 41–52.

Брыков В.А., Колотухина Н.К. Биологические основы культивирования приморского гребешка в прибрежных водах Приморского края // Вопр. рыболовства. 2010. Т. 11. № 3 (43). С. 564–586.

Буторина Т.Е., Творогова Е.В. Заражение моллюсков динофлагеллятами рода *Perkinsus*: этиология, клинические признаки, распространение, диагностика // Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана. Материалы IV Международной научно-технической конференции. Владивосток, 24–26 мая 2016 г. Ч. 1. Владивосток: Дальрыбвтуз. 2016. С. 49–53.

Буторина Т.Е., Кулепанов В.Н., Зверева Л.В. Болезни и паразиты культивируемых и промысловых беспозвоночных и водорослей. СПб.: Лань. 2018. 124 с.

Воронин В.Н., Кузнецова Е.В., Стрелков Ю.А., Чернышова Н.Б. Болезни рыб в аквакультуре. Практическое руководство. СПб.: Изд-во ФГНУ “ГосНИОРХ”. 2011. 264 с.

Габаев Д.Д., Айздайчер Н.А. Воспроизводство некоторых двустворчатых моллюсков в Приморье (Японское море) // Бюлл. Дальневост. малакол. об-ва. 2012. Т. 15/16. С. 135–153.

Гаврилова Г.С. Марикультура беспозвоночных на Дальнем Востоке: этапы, итоги, задачи // Изв. ТИНРО. 2005. Т. 141. С. 103–120.

Гаврилова Г.С., Кучерявенко А.В. Продуктивность плантаций двустворчатых моллюсков в Приморье. Владивосток: ТИНРО-центр. 2011. 113 с.

Гаврилова Г.С., Ким Л.Н. Эффективность культивирования приморского гребешка (*Mizuhopecten yessoensis*) в Уссурийском заливе (Японское море) // Изв. ТИНРО. 2016. Т. 185. С. 240–250.

Гаврилова Г.С., Мотора З.И., Поздняков С.Е. Результаты исследований состояния приморского гребешка (*Mizuhopecten yessoensis*) на плантациях марикультуры Приморья // Изв. ТИНРО. 2021. Т. 201. Вып. 4. С. 895–909.

Гаевская А.В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, Mytilidae). 1. Простейшие (Protozoa). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. 2006. 101 с.

Ким Г.Н., Лескова С.Е., Матросова И.В. Марикультура. М.: Моркнига. 2014. 273 с.

Лагунова Д.Д., Герасимова Е.А., Чернецов В.В. Эффективность выращивания гребешка комбинированным способом (сочетание подвешного и донного) // Науч. тр. Дальрыбвтуза. 2010. Т. 22. С. 159–165.

Макоедов А.Н. Основные тенденции развития аквакультуры // Вопр. рыболовства. 2006. Т. 7. № 3 (27). С. 366–384.

Audemard C., Reece K.S., Burreson E.M. Real-time PCR for detection and quantification of the protistan parasite *Perkinsus marinus* in environmental waters // Appl. Environ. Microbiol. 2004. V. 70. № 11. P. 6611–6618.

Choi K.-S., Park K.-I. Review of the protozoan parasite *Perkinsus olseni* (Lester and Davis, 1981) infection in Asian waters // Coastal environmental and ecosystem issues of the East China Sea. Nagasaki: TERRAPUB and Nagasaki Univ. 2010. P. 269–281.

- Dungan C.F., Bushek D. Development and applications of Ray's fluid thioglycollate media for detection and manipulation of *Perkinsus* spp. pathogens of marine molluscs // J. Invertebr. Pathol. 2015. V. 131. P. 68–82.
- ICES. Dermo diseases of oyster caused by *Perkinsus marinus*. Revised and updated by S.E. Ford. ICES Identification Leaflets for Diseases and Parasites of Fish and Shellfish. 2011. Leaflet. № 30. 5 p.
- Manual of Diagnostic Tests for Aquatic Animals 2023. Sect. 2.4. Ch. 2.4.6. Infection with *Perkinsus olseni* (version adopted in May 2015). P. 473–484.
- <https://www.woah.org/en/what-we-do/standards/codes-and-manuals/aquatic-manual-online-access>. Accessed 10.04.2023.
- Ray S.M. A review of the culture method for detecting *Dermocystidium marinum*, with suggested modifications and precautions // Proc. Natl. Shellfish Assoc. 1966. V. 54. P. 55–69.
- Villalba A., Reece K.S., Ordas M.K. et al. Perkinsosis in molluscs: a review // Aquat. Living Resour. 2004. V. 17. P. 411–432.

The Disease of the Scallop *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) in the Mariculture Farms of Primorye Caused by Protozoa of the Genus *Perkinsus* Levine, 1978

T. E. Boutorina^a and E. D. Degteva^a

^aFar Eastern State Technical Fisheries University, Vladivostok, 690087 Russia

The results of a study of the cultivated yesso scallop *Mizuhopecten yessoensis* (Jay, 1857) in Primorsky Krai in 2014–2021 are presented. The death of molluscs in mariculture farms was noted, the symptoms of the “dermo” disease were studied: high mortality of scallops that have reached two years of age, observed during autumn displacement into new cages in September, the presence of protozoa of the genus *Perkinsus* Levine, 1978 in the tissues of organs, foci of damage of the adductor muscle, non-closure of the shell valves, black discoloration, necrotizing of soft tissues. The minimum level of the parasitic load was established: 10–15 parasitic hypnospores per mollusc. However, considering the danger of a disease that causes mass death of molluscs for several years, the rapid spread of the pathogen, significant economic losses, it is recommended to create a specialized laboratory in the region for diagnosing and constantly monitoring the state of mariculture farms.

Keywords: mariculture, breeding of bivalves, “dermo” disease, perkinsosis, protozoa of the genus *Perkinsus*, Primorsky Krai