



ИЗУЧЕНИЕ, РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ БЕЛОГО МОРЯ



ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ
РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН
Зоологический институт РАН
Московский государственный университет
Санкт-Петербургский государственный университет
Гидробиологическое общество при РАН
Паразитологическое общество при РАН

МАТЕРИАЛЫ
XIII ВСЕРОССИЙСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ
С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ

**ИЗУЧЕНИЕ, РАЦИОНАЛЬНОЕ
ИСПОЛЬЗОВАНИЕ И ОХРАНА
ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ БЕЛОГО МОРЯ**

приурочено к 60-летию Беломорской биостанции
Зоологического института РАН
МЫС КАРТЕШ

Санкт-Петербург, 17–20 октября 2017 г.



СПб 2017

УДК 592: 574.52 (268.46)

Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря. – СПб, 2017. 303 с.

Сборник включает материалы устных и стендовых сообщений, представленных на XIII Всероссийскую конференцию с международным участием «Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря», приуроченную к 60-летию основания полевого стационара Беломорской биологической станции ЗИН РАН Мыс Картеш. Основные темы, затронутые на конференции – климат и тенденции наблюдаемых изменений; гидрохимия и водный баланс Белого моря; структура, функционирование и продуктивность экосистем Белого моря; биоразнообразие, таксономия и морфология растений и животных Белого моря; экология, физиология, биохимия и генетика беломорских организмов; состояние воспроизводства, запасов, марикультура и динамика вылова промысловых биоресурсов Белого моря и впадающих в него рек; социально-экономическое развитие Беломорья. Кроме того, представлены доклады об истории, развитии и работе морских биостанций, а также ретроспективные обзоры научных направлений на Беломорской биологической станции Мыс Картеш.

Сборник предназначен для гидрологов, экологов, гидробиологов, ихтиологов, работников рыбодобывающих и природоохранных организаций, специалистов в области аквакультуры и студентов соответствующих специальностей.

Главный редактор:

Директор Зоологического института академик РАН *О. Н. Пугачев*

Ответственный редактор:

Заведующий Беломорской биостанцией ЗИН РАН *А. А. Сухотин*

*Издание осуществлено при поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований
по проекту № 17-04-20562*



МАТЕРИАЛЫ КОНФЕРЕНЦИИ

Научно-организационный комитет

О.Н. Пугачев, академик РАН – Председатель оргкомитета

А.А. Сухотин, к. б. н. – Заместитель председателя

Д.А. Аристов – Ответственный секретарь

От Зоологического института РАН:

А.П. Алексеев, к. г. н.

А.Ф. Алимов, академик РАН

В.Я. Бергер, д. б. н., проф.

К.В. Галактионов, д. б. н., проф.

П.Н. Ершов, к. б. н.

Е.К. Козминский, к. б. н.

П.А. Лезин, к. б. н.

А.Д. Наумов, д. б. н.

К.Е. Николаев, к. б. н.

Е.В. Рыбкина

Н.В. Усов, к. б. н.

Л.П. Флячинская, к. б. н.

В.В. Халаман, д. б. н.

В.В. Хлебович, д. б. н., проф.

От Института биологии Карельского научного центра РАН

Н.Н. Немова, чл.-корр. РАН

От Института водных проблем Севера Карельского научного центра РАН

Н.Н. Филатов, чл.-корр. РАН

От Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН

Д.С. Павлов, академик РАН

От Московского государственного университета

А.Б. Цетлин, д. б. н., проф.

От Санкт-Петербургского государственного университета

А.И. Гранович, д. б. н., проф.

Н.В. Максимович, д. б. н., проф.

**ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ПОВЕДЕНИЯ БЕЛУХИ
(*DELPHINAPTERUS LEUCAS*) В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД
У ЗИМНЕГО БЕРЕГА БЕЛОГО МОРЯ**

В.В. Андрианов, Л.Р. Лукин, А.А. Лебедев

*Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики РАН,
Архангельск, Россия
e-mail: vvandrianov@yandex.ru*

Акватория у Зимнего берега Белого моря – это та акватория, где ежегодно происходит встреча и взаимодействие белух, круглогодично обитающих в Белом море, и белух, приходящих в середине лета из Баренцева моря. Это взаимодействие происходит на фоне влияния абиотических, биотических и антропогенных факторов, что определяет высокую межгодовую изменчивость распределения и поведения белухи. В ходе многолетних исследований, проведенных в период 2007–2015 гг. мы попытались выяснить некоторые закономерности в распределении белух в районе.

Материалы и методы

Исследование белух, обитающих у Зимнего берега Белого моря в летний период, проводилось с использованием материалов, полученных в ходе маршрутных (судовых) и стационарных наблюдений. Маршрутные наблюдения проводили в июле 2006 г. с парусной яхты, а также в июле 2011 г. с резиновой лодки.

Стационарные наблюдения проводились с организацией наблюдательных пунктов (НП) в 2007 г. у д. Куя и м. Куйский, в районе м. Керец и избы Кереца; в 2008 г. – у д. Большие Козлы и в районе м. Керец; в 2009 г. – в районе о. Мудьюг; в 2010 г. – в районе м. Куйский; в 2011 г. – в районе м. Куйский; в 2012 г. – в районе о. Голая Кошка; в 2014 г. – в районе о. Голая Кошка и в районе м. Куйский; в 2015 г. – в районе о. Голая Кошка (рис.). Наблюдения проводили с использованием биноклей БПЦ5 8×30М и YUKON 30×50, а также подзорной трубы (30×50) по стандартным методикам.

Результаты и обсуждение

Локальные стада самцов

По нашим данным белухи начинают появляться у Зимнего берега во второй половине июня. Как правило, это одиночные белые животные или небольшие группы из двух–трех особей, максимум – пяти–шести. В первой половине июля по нашим наблюдениям в районе формируется устойчивая группировка примерно из 25–30 самцов, которая кочует преимущественно по циклическим маршрутам. По-видимому, это стадо формируется из местных, беломорских белух.

Наблюдения, проведенные на м. Куйский в 2007 г. и 2010 г. позволили предположить, что «оседлые» стада самцов образуются летом в этом районе ежегодно. На это указывали и наблюдения регулярных подходов групп самцов в 2009 г. у о. Мудьюг и в 2011 г. у м. Куйский. Однако наблюдения, проведенные в июле 2014 г. на о. Голая Кошка и у м. Куйский, показали, что в отдельные годы такие стада не образуются, по-видимому, из-за низкой кормно-

сти района в эти годы. Обычный маршрут белух такого стада, связанный с приливо-отливным циклом, проходил от о. Мудьюг до м. Куйский и далее до устья р. Куицы (рис.), где они, начиная со второй половины июля, иногда взаимодействовали с группировками разновозрастных белух, приходящих с севера. Стадо самцов «ходило» по своему циклическому маршруту достаточно регулярно, разновозрастные группировки подходили к устью р. Куица эпизодически и уходили всегда на север. Во время наблюдений, полученных у м. Куйский в июле 2011 г. было отмечено, что после прихода мигрирующих стад самцов с севера (о них будет сказано ниже), стадо самцов, кочующее по циклическому маршруту, увеличилось с 25–30 до 50–60 особей и кочевки его после этого стали практически ежедневными. По-видимому, часть самцов-мигрантов примкнули к этому стаду.

Стада мигрирующих самцов

Во время учетного судового маршрута 10 июля 2006 г. были встречены группы белух в Горле моря. В районе устья р. Това встретили 3 одиночных белухи, а следом за ними шли строем «фронта» 5 белых животных на расстоянии 50–100 м друг от друга. Все белухи перемещались в сторону залива. Еще одна рассеянная группа белух в количестве 13 особей была встречена в Горле моря на траверзе д. Инцы. Эта группа перемещалась в сторону залива в основном по две особи вместе на расстоянии 1.5–2.0 км между группами строем «фронта». Такое построение белух местные рыбаки называли «завесой» ходу семги. Можно предполагать, что белухи, обнаруженные в Горле моря, представляли собой передовую часть мигрирующего с севера стада самцов. Во второй половине июля 2014 г. рыбаки наблюдали мигрирующее стадо самцов в несколько сотен голов, которое задержалось в Горле моря в районе Инцов, ожидая подхода семги. Таким образом, в случаях подхода рыбы полностью или частично мигрирующее стадо самцов задерживается в Горле моря, по-видимому, до конца второй декады июля – начала третьей.

Во все другие годы проведения исследований у Зимнего берега в летнее время также наблюдали миграцию стад самцов через район и, хотя проходила она примерно в одни сроки, характер миграций год от года отличался.

При проведении наблюдений в районе м. Керец в 2007 г. миграция взрослых белых белух (самцов) вглубь Двинского залива наблюдалась 15 и 18 июля двумя сравнительно компактными стадами примерно по 150 особей каждое. Ход первого стада занял 1 час, второго – 3.5 часа. Во втором стаде наблюдалось до 5–10% крупных серых животных.

В 2008 г. ход самцов вглубь залива в районе м. Керец начался также как и в 2007 г. 15 июля, но продлился он до 21 июля. В этот год мимо м. Керец вдоль берега вглубь залива прошло 10 группировок самцов примерно по 30 особей в каждой, т.е. общая численность прошедших на юг самцов, как и в июле 2007 г. составила около 300 животных. Большая продолжительность хода в 2008 г. была обусловлена тем, что зверь в этот раз у м. Керец кормился.

В 2010 г. массовый ход мигрирующих стад самцов наблюдали 18 июля в течение 2 часов с маяка мыса Куйский. Белухи шли очень разреженно небольшими группами и одиночно, главным образом, на удалении 2–3 км от берега. Часть белух шла на большем удалении, и учесть их было невозможно.

Достигнув траверза мыса, белухи отворачивали на юго-запад и уходили в сторону Летнего берега (рис.). Всего было насчитано около 60 животных.

В 2014 г. с маяка мыса Куйский в тот же день 18 июля также наблюдали проход в сторону Летнего берега 50–60 белых белух, но отворачивали они примерно за 3 км и больше, не доходя траверза мыса. Произвести учет дальних белух также не представлялось возможным.

Репродуктивные локальные стада

В начале июля в разные годы и в разных районах у Зимнего берега изредка встречали одиночных самок с детенышами или в составе группы самцов. Но в 2014 г. в начале июля на участке в районе о. Голая Кошка разновозрастные белухи начали регулярно появляться довольно крупными группами. До 20 самок с детенышами (с ними 3–4 серые белухи) приходили в этот район в середине прилива чаще с запада, кочевали с места на место и по полной воде уходили на запад. Очевидно, что этот участок (рис.) лишь часть района обитания репродуктивного стада и, что деторождение у этой группировки происходит, вероятно, у Летнего берега. Ввиду раннего появления этой группировки, она, по-видимому, относится к местным беломорским белухам. Следует отметить, что в этот район примерно с середины июля начинают приходиться группы разновозрастных белух еще и с севера, не так регулярно как с запада, но с некоторым постоянством.



Рис. Схема организации НП (1), и распределения участков обитания локальных репродуктивных стад (4) и оседло обитающих стад самцов (5) у Зимнего берега по результатам исследований 2007–2015 гг. 2 – перемещения белух (разновозрастных групп и групп самцов) по циклическим маршрутам, 3 – направление движения мигрирующих самцов.

Другим участком обитания репродуктивного стада белух у Зимнего берега является район м. Керец и прибрежная часть Горла моря. В 2007 г. разновозрастное стадо белух численностью 55–60 особей подошло с севера в район м. Керец 13 июля. После этого появление разновозрастных белух группами по 15–30 особей стало в районе почти ежедневным, а за день неоднократно (Андрианов, 2008). Прежде считалось, что белухи в районе м. Керец всегда идут внутрь залива (Дмховский, 1933). Однако, как показали наши наблюдения, вблизи берега белухи, действительно, практически всегда приходили с севера, но затем они отходили в южном направлении с удалением от берега. Этот отход всегда был приурочен ко времени смены течений с прилива на отлив и, отойдя от берега на 2–3 км, белухи ложились на воду, и течение «доделывало» вторую (пассивную) часть их циклического маршрута (рис). Когда белухи, лежа на воде, плыли с течением назад, периодические всплески и выходы белух из воды позволили контролировать их возвращение. В 2008 г. разновозрастное стадо пришло в район м. Керец 12 июля также с севера. Характер подходов белух в районе м. Керец в 2008 г. в целом был сходен с таковым в 2007 г. Насколько далеко проходят белухи репродуктивного стада от м. Керец вдоль Зимнего берега в Горло моря не ясно, видимо в зависимости от ситуации по-разному. Во время маршрутных наблюдений 2011 г. в третьей декаде июля группы разновозрастных белух встречали на траверзе р. Ерги и в районе м. Зимнегорский.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы УрО РАН № 15-2-5-37.

Список литературы

Андрианов В.В. 2008. Береговые наблюдения за белухой (*Delphinapterus leucas*) в районе м. Керец в июле 2007 г. // Морские млекопитающие Голарктики. Сб. научн. трудов по материалам пятой международной конференции. Одесса, Украина, 14–18 октября 2008 г. Одесса: 45–49.

Дмховский А.В. 1933. Материалы к познанию географического распространения и биологии белуги (*Delphinopterus*) в Белом море. // Бюллетень Московского о-ва исп. природы, Т. 42. № 1: 85–91.

**ДОЛГОВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ РАЗМЕРНОЙ СТРУКТУРЫ
ЛИТОРАЛЬНЫХ ПОСЕЛЕНИЙ *MASOMA BALTHICA* LINNAEUS
В ОКРЕСТНОСТЯХ ББС ЗИН РАН (МЫС КАРТЕШ)**

Д.А. Аристов, Е.А. Генельт-Яновский, С.А. Назарова

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

e-mail: amauropsis@gmail.com

Masoma balthica Linnaeus, 1758 – массовый вид двустворчатых моллюсков, обитающий повсеместно на литорали северных морей. Максимальное обилие маком в Белом море зарегистрировано в вершине Кандалакшского залива ($N=4581$ экз./м² в $B=491$ г/м²) (Наумов, 2006). Характеристики обилия *M. balthica* подвержены значительным межгодовым и сезонным колебаниям (Varfolomeeva, Naumov, 2013; Genelt-Yanovskiy et al., in press), которые зачастую можно трактовать как квазициклические (Naumov et al., 2014). Для *M. balthica* описаны два варианта динамики размерной структуры поселений, формирующиеся в зависимости от соотношения пополнения молодь и элиминации взрослых особей: повторяющееся унимодальное распределение особей и чередование унимодального и бимодального. (Segestråle, 1969; Герасимова, Максимович, 2009; Назарова, 2016). Однако, до настоящего времени для Белого моря отсутствовали сезонные описания динамики размерной структуры. Представленные данные получены в результате 20-летних (с 1997 по 2016 года) регулярных сезонных исследований сообществ макрозообентоса литорали губ Сельдяная и Медвежья (губа Чупа) в окрестностях ББС ЗИН РАН Мыс Картеш (Naumov, 2013). В каждой губе материал собирали на четырех станциях, различающихся по времени осушки. На каждой станции в трех повторностях собирали пробы грунта с помощью пирамиды из трех вложенных рамок площадью 0.004, 0.008 и 0.015 м² соответственно. Грунт из рамок промывали на ситах с диаметром ячеек в 0.5, 1 и 3 мм соответственно. Особей *M. balthica* из каждой рамки подсчитывали, а также измеряли их максимальную длину с точностью до 0.1 мм. В дальнейшем плотности всех животных пересчитывали на 1 м². Полученные данные заносили в интегрированную информационную систему «Marine benthos», разрабатываемую в настоящее время рабочей группой, возглавляемой д. б. н. А.Д. Наумовым (Зоологический институт РАН). Статистический анализ и визуализация данных проводилась с помощью языка программирования R (R Core Team, 2016) в среде R-Studio (RStudio Team, 2016). Для иллюстрации степени сходства между выборками использовали ординацию с помощью многомерного шкалирования (MDS), при этом признаками служили размерные классы, объектами – размерные структуры маком на станциях. Для уменьшения разнородности исходных данных их приводили к относительным величинам, либо подвергали двойной стандартизации. Достоверность влияния факторов проверяли с помощью пермутационного метода *adonis*, реализованного в пакете *vegan* (Oksanen et al., 2017). Для анализа многолетних изменений размерных структур *M. balthica* многомерный ряд наблюдений для каждого сезона сравнивали с рядом искусственно созданных циклических матриц с циклами от 3 до 18 лет при помощи теста Мантеля (подробное описание методики см. Khaitov, Lentsman, 2016). Наличие циклической составляющей констатировали по пику значений Мантелевской корреляции.

Наибольшая длина раковины *M. balthica* (20.1 мм) за весь период наблюдений в исследованных точках была зарегистрирована летом 2004 года в губе Сельдяная. При этом более 80% всех измеренных моллюсков были менее 10 мм длиной. Наблюдается значительная синхронизация динамики медианного размера между сезонами, однако в различных акваториях эта динамика существенно различается (рис.).

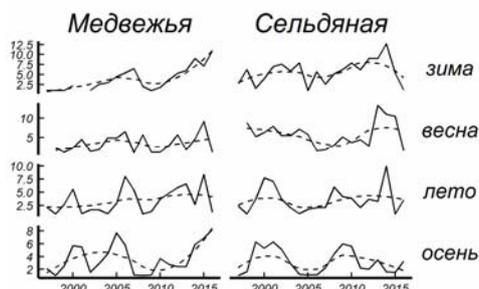


Рис. Многолетняя динамика медианного размера *Macoma balthica* в губах Медвежья и Сельдяная в разные сезоны. По оси абсцисс отложен год, по оси ординат – медианный размер, мм. Сплошная линия – многолетняя динамика, пунктир – тренд.

Многомерный анализ показал, что представленность размерных групп маком в двух губах ($R^2 = 0.03$; $F_{1,606}=21.3$; $P < 0.001$) и на разных станциях в каждой губе ($R^2 = 0.02$; $F_{3,606}=3.9$; $P < 0.001$) достоверно отличаются. Макомы крупнее в Сельдяной губе и доля крупных особей выше на верхних горизонтах литорали. В Медвежьей губе паттерн изменений размерной структуры по мере удаления от уреза воды иной (взаимодействие факторов ГУБА и ГОРИЗОНТ $R^2 = 0.04$; $F_{3,606}=8.7$; $P < 0.001$), и моллюски не достигают таких больших размеров, как в Сельдяной губе. Скорее всего, найденные различия связаны, во-первых, с большей закрытостью Сельдяной губы по сравнению с Медвежьей, что способствует накоплению органических веществ в грунте (Varfolomeeva, Naumov, 2013), а во-вторых, с разноуровневым расположением станций в этих двух губах (А.Д. Наумов, личное сообщение).

Размерная структура *M. balthica* варьируется от сезона к сезону в обеих губах ($R^2=0.009$; $F_{3,606}=1.98$; $p=0.007$). В связи с этим анализ долговременного изменения размерной структуры маком проводили по каждому из сезонов отдельно.

Многомерный анализ не выявил достоверных линейных трендов долговременной динамики изменения размерной структуры *M. balthica* ни для одного сезона в обеих исследованных губах. В связи с этим анализ наличия циклических колебаний размерной структуры *M. balthica* проводили, игнорируя линейную компоненту динамики. В губе Медвежья во все сезоны, кроме летнего, выявлены 10–11 летние циклы динамики размерной структуры маком. В осенний период, кроме этого, заметен пятилетний цикл. В губе Сельдяная циклы выражены менее явно, однако можно предположить наличие 8-ми и 10-ти летних циклов осенью и зимой соответственно. Летом и весной схожесть размерных структур в губе Сельдяной выявить не удастся.

Поскольку в исследованных губах продолжительность найденных циклов различается, причиной этих периодов могут быть автоколебательные процес-

сы. Если это предположение верно, то найденные циклы, вероятно, связаны с продолжительностью жизни маком, что хорошо согласуется ранее опубликованными данными (Наумов, 2006). Различная выраженность циклов в Сельдяной губе в разные сезоны может быть связана со стохастическим влиянием ледового покрова. В отдельные годы грунт в данной губе вмораживается в лед, что приводит к катастрофическим изменениям в литоральных бентосных сообществах. В Медвежьей губе, где подобные явления зарегистрированы не были (Наумов, 2013), наблюдаемая динамика размерной структуры может быть признана в качестве «модельной».

Авторы благодарны д. б. н. А.Д. Наумову, являющемуся бессменным руководителем и сборщиком материала по динамике литорального бентоса в Сельдяной и Медвежьей губе, а также к. б. н. В.В. Федякову, М.В. Фокину, К.Л. Биягову, О.Н. Савченко и студентам и аспирантам кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ, оказывавших в различное время неоценимую помощь в полевой обработке материала. Авторы благодарят за помощь в статистической обработке материала к. б. н. В.М. Хайтова. Исследование проводилось при частичной поддержке грантов РФФИ 16-34-00682 и 15-29-02507-офи_м, а также фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» и «Биологические ресурсы России».

Список литературы

Герасимова, А.В., Максимович Н.В. 2009. О закономерностях организации поселений массовых видов двустворчатых моллюсков Белого моря. // Вестник СПбГУ. Сер. 3. Т. 16: 82–97.

Наумов А.Д. 2006. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа. Изд-во ЗИН РАН.– СПб. 1–367.

Назарова С.А. 2016. Организация поселений *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758) в осушной зоне Белого и Баренцева морей. Автореф. дис... канд. биол. наук. – СПб: 1–23.

Khaitov V.M., Lentsman N.V. 2016. The cycle of mussels: long-term dynamics of mussel beds on intertidal soft bottoms at the White Sea. // Hydrobiologia. V. 781(1): 161–180.

Naumov A.D., 2013. Long-term fluctuations of soft-bottom intertidal community structure affected by ice cover at two small sea bights in the Chupa Inlet (Kandalaksha Bay) of the White Sea. // Hydrobiologia. V. 706: 159–173.

Naumov A.D, Savchenko O.N., Aristov D.A., Biyagov K.L. 2014. Twenty-seven-years-long dynamics of biomass in fourteen benthic species from two sites at the White Sea intertidal. // Abstracts Volume from 49th European Marine Biology Symposium.– SPb: 72.

Segerstråle S.G. 1969. Biological Fluctuations in the Baltic Sea. // Progress in Oceanography. V. 5: 169–184.

Naumov A.D. 2013. Long-term fluctuations of soft-bottom intertidal community structure affected by ice cover at two small sea bights in the Chupa Inlet (Kandalaksha Bay) of the White Sea. Hydrobiologia, 706: 159–173.

Интернет-источники

RStudio Team. 2016. RStudio: Integrated Development Environment for R. Boston, MA: RStudio, Inc. <http://www.rstudio.com/>.

R Core Team. 2016. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>.

Oksanen J.F., Blanchet G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Peter R. Minchin P.R. 2017. Vegan: Community Ecology Package. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

**К ОЦЕНКЕ СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ
ЗООБЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ ОНЕЖСКОГО ЗАЛИВА
БЕЛОГО МОРЯ
(ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ИССЛЕДОВАНИЙ 2015–2016 гг.)**

С.Н. Артемьев

*Северный филиал ФГБНУ «Полярный научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича», г. Архангельск, Россия
e-mail: artemm_1988@mail.ru*

Онежский залив представляет собой мелководный (средняя глубина около 20 м), но самый большой по площади (12.3 тыс. км²) залив Белого моря. Его объем составляет 235 км³ (Белое море..., 1995). Восточный берег (Онежский) обрывист и невысок, с узким пляжем, западный берег (Карельский и Поморский) – шхерного типа, глубоко изрезан множеством островов. Впадающая в Онежский залив основная река Онега протяженностью 416 км (со средним расходом воды 505 м³/с) берет начало из оз. Лача. Суммарный сток всех рек в Онежский залив составляет 45 км³/год, что приводит к распреснению вод залива. В то же время, значительного понижения солености не происходит из-за большого водообмена между заливом и Бассейном Белого моря. Высота прилива достигает 3 м, скорость течения – до 1 м/с. Твердый грунт, а также благоприятный гидродинамический режим в сочетании с мелководьем способствуют формированию здесь богатой морской фауны (Флора..., 2010).

Макрозообентос Онежского залива Белого моря изучался в ходе проведения плановых исследований таких научных организаций, как Зоологический институт РАН и ФГБНУ «ПИНРО». В настоящей работе использованы материалы, отобранные нами в результате проведения комплексных экспедиций в Онежском заливе Белого моря в 2015–2016 гг. Данные исследования входят в систему многолетнего мониторинга залива, который проводится сотрудниками Северного филиала ФГБНУ «ПИНРО».

Материалом для работы явились пробы с 10 станций макрозообентоса (30 проб), отобранные в трехкратной повторности, при этом на каждой станции отбиралась и проба грунта. На месте осуществлялась классификация типов грунтов по размеру преобладающих частиц и по содержанию в них мелких фракций. Отбор макрозообентоса в исследуемом районе осуществлялся с помощью дночерпателя Ван-Вина (площадь захвата – 0.1 м²). Пробы фиксировались консервирующим раствором. Таксономический и биологический анализ организмов осуществлялся в соответствии со стандартной методикой в ходе последующей камеральной обработки (Руководство..., 1980). В работе принята таксономическая система беспозвоночных, используемая в Определителе фауны и флоры северных морей СССР (Определитель..., 1948), в интернет проекте WorMS (World Register of Marine Species) ([http://www. marinespecies.org](http://www.marinespecies.org)).

Точки отбора указаны на рисунке.

На исследуемой акватории Онежского залива за исследуемый период было выявлено 99 таксонов макрозообентоса, относящихся к 17 классам и под-

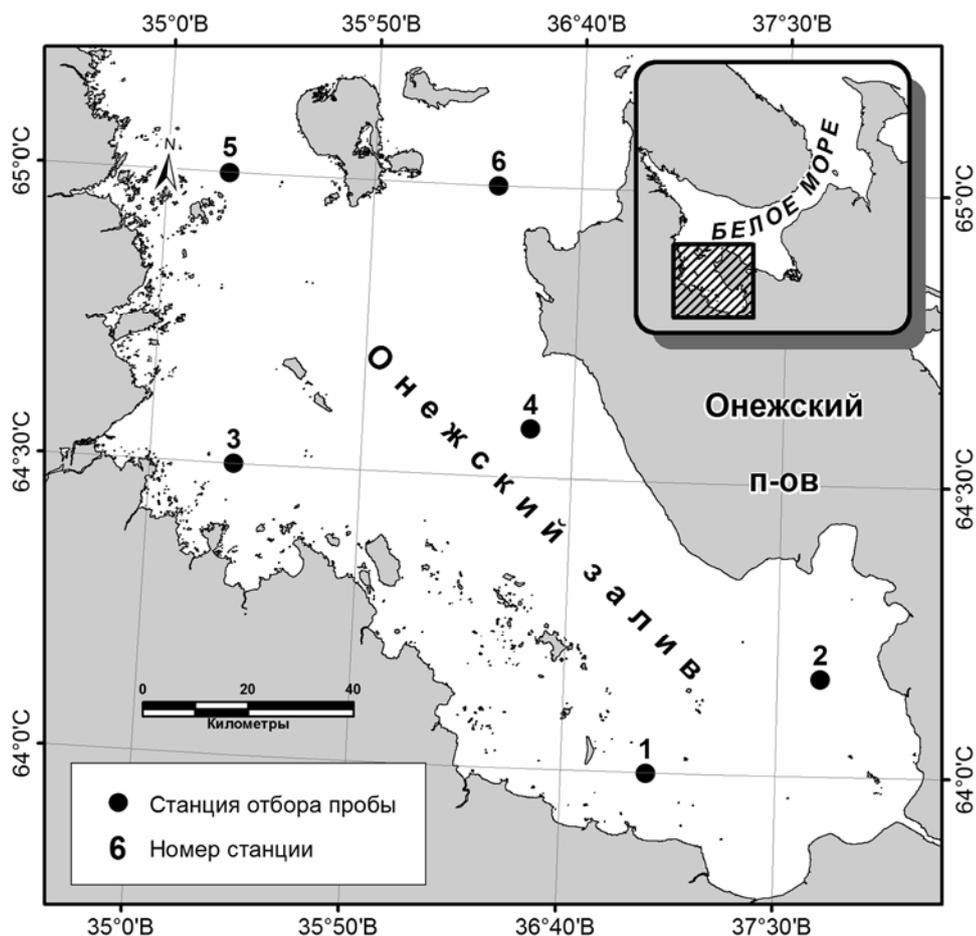


Рис. Станции отбора проб макрозообентоса

классам (Sarcodina, Hydrozoa, Anthozoa, Polychaeta, Sipunculoidea, Crustacea, Pantopoda, Loricata, Caudofoveata, Gastropoda, Bivalvia, Bryozoa, Brachiopoda, Asteroidea, Ophiuroidea, Holothuroidea, Ascidiacea) и 9-ти типам (Protozoa, Coelenterata, Annelida, Sipuncula, Arthropoda, Mollusca, Tentaculata, Echinodermata, Chordata). По количеству видов в период исследования доминировали представители классов Bivalvia, Polychaeta и Gastropoda, доля которых в общем видовом перечне составила 24, 22 и 19 % соответственно.

В 2015 г. глубины на исследуемой акватории варьировали в пределах от 9 до 47 м, при этом максимальное количество таксонов наблюдалось на станции 4 (23 таксона) на глинистых илах. Там же была зафиксирована и максимальная численность донных организмов (366.67 экз./м²). В этих пробах было обнаружено большое количество многощетинковых червей и брахиопод. Максимальное значение биомассы отмечалось на станции 5 (312.53 г/м²) на

песчаных грунтах. Это можно объяснить большим содержанием моллюсков в пробах (табл.).

Таблица

Характеристика макрозообентоса Онежского залива Белого моря
в 2015–2016 гг.

№ станции	Глубина, м	Количество таксонов	Численность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²	Грунты	Доминирующие таксоны
2015 год						
2	13	9	93.99	21.83	ил	<i>Yoldia hyperborea</i> , <i>Ciliatocardium ciliatum</i> , <i>Nuculana pernula</i> , <i>Ophiura sarsi</i>
3	9	13	240.00	11.67	глинистый ил	<i>Nereis</i> sp., <i>Astarte crenata</i> var. <i>elliptica</i> , <i>Nuculana pernula</i> , <i>Ciliatocardium ciliatum</i>
4	47	23	366.67	121.35	глинистый ил	<i>Anthozoa</i> sp., <i>Sedentaria</i> sp., <i>Astarte crenata</i> var. <i>elliptica</i> , <i>Musculus dicrepans</i> , <i>Hiatella arctica</i> , <i>Rhynchonella psittacea</i>
5	30	19	350.00	312.53	песок	<i>Lepidonotus squamatus</i> , <i>Trichotropis</i> sp., <i>Astarte crenata</i> var. <i>elliptica</i> , <i>Modiolus modiolus</i> , <i>Natica clausa</i> , <i>Ophiocantha bidentata</i>
2016 год						
1	8	17	460.00	247.82	илистый песок	<i>Nereis virens</i> , <i>Pectinaria koreni</i> , <i>Arctica islandica</i> , <i>Astarte crenata</i> var. <i>elliptica</i>
2	13	23	226.67	11.30	глинистый ил	<i>Nephtys</i> sp., <i>Nuculana pernula</i> , <i>Serripes groenlandicus</i> , <i>Ophiocten sericeum</i>
3	11	14	303.33	21.35	глина	<i>Nereis virens</i> , <i>Astarte borealis</i> , <i>Serripes groenlandicus</i>
4	55	33	370.00	115.09	песчаный ил	<i>Astarte crenata</i> var. <i>elliptica</i> , <i>Ciliatocardium ciliatum</i> , <i>Chlamys islandica</i> , <i>Psolus phantapus</i>
5	15	29	663.33	250.95	песок	<i>Ascidacea</i> sp., <i>Astarte crenata</i> var. <i>elliptica</i> , <i>Modiolus modiolus</i>
6	32	28	1026.67	14.34	песок	<i>Serpulomorpha</i> sp., <i>Sabellidae</i> sp., <i>Balanus crenatus</i> , <i>Astarte crenata</i> var. <i>elliptica</i> , <i>Rhynchonella psittacea</i>

В 2016 г. глубины при отборе проб изменялись в пределах от 8 до 55 м. Максимальное количество таксонов было зафиксировано (так же, как и в 2015 г.) в центральной части залива вдоль Онежского берега (33 таксона) на песчаных илах. Полихеты и двустворчатые моллюски имели на данной стан-

ции максимальное видовое разнообразие. По биомассе преобладали биоценозы двустворчатых моллюсков *Arctica islandica* – на станции 1 и сообщества *Astarte crenata* var. *elliptica*, *Modiolus modiolus*, *Microcosmus glacialis* – на станции 5 (табл.).

Таким образом, в целом в структуре донных биоценозов по численности преобладали многощетинковые черви и брахиоподы, а по биомассе двустворчатые моллюски и асцидии. Пространственное распределение донных животных носит мозаичный характер. Средние значения биомассы и плотности поселений за два года исследований составили соответственно 112.8 (медиана 108.24) г/м² и 410.07 (медиана 354.25) экз./м².

Список литературы:

Гаевская Н.С. (ред.). Определитель фауны и флоры северных морей СССР. – М.: 1–740.

Скарлато О.А. (ред.). Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования в двух частях. Часть 1. – СПб: 1–49.

Цетлин А.Б., Жадан А.Э., Марфенина Н.Н. (ред.). Флора и фауна Белого моря: иллюстрированный атлас. – М.: 1–471.

Цыбаль А.В. (ред.). Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений. – Л.: 1–192.

Интернет-источники

World Register of Marine Species // W, Bouchet P, Boxshall GA, Fauchald K, Gordon DP, Hoeksema BW, Poore GCB, van Soest RWM, Stöhr S, Walter TC, Costello MJ. (eds) (2011). World Register of Marine Species. <http://www.marinespecies.org> on 2011–07–18.

КОРМОВАЯ БАЗА ЛОСОСЕВЫХ РЫБ В РЕКАХ РЕСПУБЛИКИ КАРЕЛИЯ И МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ, ОТНОСЯЩИХСЯ К БАСЕЙНУ БЕЛОГО МОРЯ

И.А. Барышев

Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия
e-mail: baryshev@bio.krc.karelia.ru

Введение

Реки Восточной Фенноскандии отличаются большим количеством порогов и перекатов, пригодных для размножения атлантического лосося и кумжи. Кормовые условия для молоди лососевых рыб определяются уровнем развития зообентоса (Шустов, 1983). Структуру донных биоценозов и кормовые условия для рыб изучали неоднократно (Жадин, 1940; Круглова и др., 1985; Барышев и др., 2013; Барышев, 2015).

Обеспеченность пищей может определять скорость роста и возраст смолтификации молоди лосося и кумжи, что обуславливает важность оценки современного состояния и мониторинга кормовой базы этих рыб.

Цель исследования: выявить состав и количественные характеристики зообентоса пороговых участков лососевых рек бассейна Белого моря, протекающих по территории Республики Карелия и Мурманской области; оценить кормовые условия для молоди лососевых рыб.

Материал и методы

Отбор количественных проб зообентоса проводили на типичных участках обитания молоди лососевых рыб: каменистые грунты, скорость течения 0.2–0.7 м/с, глубины 0.2–0.6 м. Выделены пять районов, обладающих реками с существенными запасами лосося: юго-восточная часть Кольского п-ва, бассейн реки Варзуга, юго-западная часть Кольского п-ва, Карельский берег и Поморский берег Белого моря. Всего собрана и обработана 191 количественная проба с 65 станций из 35 лососевых рек. В качестве кормного для молоди лососевых рыб зообентоса учитывали представителей Trichoptera, Ephemeroptera, Plecoptera, Chironomidae и Simuliidae (Шустов, 1983). В соответствии с классификацией Ю.А. Шустова (1983), на низкий уровень корма указывает численность зообентоса менее 1 тыс. экз./м² и биомасса менее г/м²; средний уровень – до 10 тыс. экз./м² и 10 г/м²; высокий – более 10 тыс. экз./м² и 10 г/м².

Результаты и обсуждение

В составе зообентоса выявлены беспозвоночные 128 таксонов. Подробные списки опубликованы ранее (Барышев и др., 2013; Барышев, 2015; др.). Установлено, что наибольшим видовым разнообразием отличаются реки юго-западной части Кольского п-ва (90 таксонов) и Карельского берега Белого моря (83). Меньшее количество таксонов выявлено в реках Поморского берега (60), бассейна реки Варзуга (53) и юго-западной части Кольского п-ва (37). Высокое таксономическое разнообразие зообентоса рек юго-западной части Кольского п-ва обусловлено большим разнообразием биотопов: верхнее течение имеет вид горных водотоков (горный массив Хибин), нижнее течение отличается развитыми озерно-речными системами – Умба, Вяла, Нива.

В составе зообентоса преобладают личинки амфибиотических насекомых, являющиеся основой пищевого рациона молоди лосося и кумжи. Доля кормных организмов в составе зообентоса составляет 72–88% по численности и 57–82% по биомассе. Численность и биомасса зообентоса основных таксономических групп и кормного для молоди лососевых рыб зообентоса в реках Восточной Финноскандии приведены в таблице.

Таблица

Средние количественные характеристики основных групп зообентоса

Таксон	Бассейн реки Варзуга	Ю-З Кольского п-ва	Ю-В Кольского п-ва	Карельский берег	Поморский берег
Nematoda	222/0.13	1/0.00	28/0.00	3/0.00	6/0.00
Oligochaeta	473/0.73	34/0.35	179/0.28	122/0.47	11/0.01
Hirudinea	7/0.03	4/0.10	3/0.01	16/0.16	8/0.03
Bivalvia	2/0.00	38/0.26	0/0.00	239/0.50	113/0.35
Gastropoda	15/0.05	15/0.29	8/0.09	85/0.32	36/0.06
Crustacea		3/0.01	107/0.01	2/0.00	
Hydracarina	165/0.03	7/0.00	49/0.02	18/0.01	8/0.02
Ephemeroptera	878/0.58	563/1.23	931/0.61	325/0.46	1229/1.30
Plecoptera	298/0.13	63/0.25	259/0.27	99/0.18	213/0.25
Trichoptera	171/0.39	171/1.75	85/0.43	557/3.84	411/2.44
Coleoptera	94/0.05	162/0.14	48/0.04	94/0.10	124/0.10
Heteroptera				13/0.25	1/0.08
Simuliidae	202/0.17	91/0.21	352/0.21	160/0.20	440/0.36
Chironomidae	1623/0.29	579/0.34	1289/0.30	523/0.16	1362/0.36
Diptera n/d	42/0.14	43/0.14	21/0.05	48/0.61	30/0.33
Всего	4189/2.7	1769/5.1	3308/2.2	2311/7.3	4050/5.7
Кормный для молоди лосося	3171/1.6	1463/3.8	2917/1.8	1665/4.9	3654/4.7

Примечание: в числителе численность, экз./м² в знаменателе биомасса, г/м²

Для зообентоса пороговых участков рек бассейна Белого моря характерна высокая вариабельность – от 0.1 до 9.1 тыс. экз./м² и от 0.1 до 17.9 г/м². Средние значения численности 1.5–3.7 тыс. экз./м² и биомассы 1.6–4.9 г/м² зообентоса рек близки к таковым по рекам Умба и Варзуга (0.6–3.6 г/м²), полученным в 30-е годы XX века В.И. Жадиным (1940). В сравнении с литературными данными выявленное обилие зообентоса представляется относительно низким. Так, в реке Кола (басс. Баренцева моря) отмечали более высокие значения – 3–155 тыс. экз./м² и 3–46 г/м² общего зообентоса и 2–150 тыс. экз./м² и 3–26 г/м² кормного (Круглова и др., 1985). Высокие значения биомассы показаны для шведской Лапландии – 5.4–8.2 г/м² и северной части Канды – 3.6–8.2 г/м² (Ulfstrand, 1968; Clifford, 1972). Уровень кормовой базы для молоди лосося в реках бассейна Белого моря соответствует нижнему пределу градации «средний уровень корма», что позволяет допустить возможность нехватки корма на некоторых участках и лимитирование роста молоди лососевых рыб. Возможность снижения скорости роста молоди лосося и кумжи при недостатке кормовой базы подтверждается тем, что на участках, особо богатых пищей (исток из озера Паанаярви, р. Оланка), выявлен более интенсивный рост (Шустов, Веселов, 2007).

Для пороговых участков рек Восточной Фенноскандии ранее нами установлено увеличение биомассы зообентоса по направлению к югу, связанное со сменой температурных условий и типа растительности от лесотундры на севере до северной тайги на юге региона. Кормовые условия для молоди лососевых рыб в реках Бассейна Белого моря в целом соответствуют этой тенденции. Так, биомасса кормного зообентоса на территории Кольского п-ва составляет 1.6–3.8 г/м², а в реках Карельского и Поморского берегов, расположенных южнее – 4.7–4.9 г/м² (см. табл.).

На фоне относительно низких значений численности и биомассы зообентоса в реках региона выделяются пороговые участки в разветвленных озерно-речных системах, где биомасса зообентоса может достигать очень высоких значений – до 20–50 г/м², а кормовые условия для молоди лососевых рыб оцениваются как «высокий уровень». Наиболее продуктивные участки выявлены в реках Умба, Кереть, Кузема и Кемь. Влияние проточных озер на обилие зообентоса многократно отмечали ранее. Так, для бассейна реки Кола было показано, что обилие зообентоса на участке ниже озера Пулозеро в два-три раза превышает средние показатели (Круглова и др., 1985).

Заключение

Личинки амфибиотических насекомых составляют весомую долю в зообентосе рек бассейна Белого моря, однако кормовые условия для молоди лососевых рыб находятся в нижнем пределе градации «средний уровень корма». Для отдельных речных участков нельзя исключить возможности существенной конкуренции между рыбами за кормовой ресурс. В реках бассейна Белого моря выявлено увеличение обилия зообентоса и кормовой базы в южном направлении, что соответствует общей тенденции широтной динамики структуры сообществ донных беспозвоночных в регионе. Локальные изменения связаны с особенностями гидрографии конкретных рек: наиболее благоприятными кормовыми условиями отличаются пороги озерно-речных систем.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания № 0221-2014-0038.

Список литературы

Барышев И.А. 2015. Особенности формирования структуры макрозообентоса пороговых участков рек Карельского берега Белого моря. // Труды Карельского научного центра РАН. № 1.: 29–36.

Барышев И.А., Белякова Е.Н., Веселов А.Е. 2013. Зообентос пороговых участков лососевых рек юго-востока Кольского полуострова. // Биология внутренних вод. № 4: 43–51.

Жадин В.И. 1940. Фауна рек и водохранилищ. // Тр. Зоол. ин-та. Т. 5. Вып. 3–4: 1–992.

Круглова А. Н. Комулайнен С.Ф., Хренников В.В., Широков В.А. 1985. Кормовая база молоди семга в реке Кола. // Исследования популяц. биологии и экологии лососевых рыб водоемов Севера. Зоол. ин-т АН СССР. – Л.: 38–60.

Шустов Ю.А. 1983. Экология молоди атлантического лосося. Изд. Карелия. – Петрозаводск: 1–152.

Шустов Ю.А., Веселов А.Е. 2007. Питание и рост молоди озерной кумжи *Salmo trutta* L. morpha *lacustris* в водоемах национального парка «Паанаярви». // Труды

КарНЦ РАН. Серия «Экология. Экспериментальная генетика и физиология». Вып. 11. Петрозаводск: 142–146.

Clifford Hugh F. 1972. A years' study of the drifting organisms in a brown-water stream of Alberta, Canada. // *Canadian Journal of Zoology*, 50(7): 975–983.

Ulfstrand S. 1968. Benthic animal communities in Lapland streams. *Oikos (Suppl.)*, 10. 1: 1–120.

**РОЛЬ ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ (*GASTEROSTEUS ACULEATUS* L.)
В ПИТАНИИ РЫБ БЕЛОГО МОРЯ
В ТЕЧЕНИЕ ЛЕТНЕ-ОСЕННЕГО СЕЗОНА**

А.Е. Бахвалова, М.В. Иванов, Т.С. Иванова, Д.Л. Лайус

*Кафедра ихтиологии и гидробиологии,
Санкт-Петербургский Государственный университет, Россия.
e-mail: nastyabakhvalova94@gmail.ru*

Введение

Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) на данный момент является одним из самых многочисленных видов рыб Белого моря (Ivanova et al., 2016). Вместе с другим планктофагом сельдью колюшка формирует «осиную талию» экосистемы – основу третьего трофического уровня, связывающего потоки вещества и энергии между более разнообразным в видовом отношении более низким трофическим уровнем – зоопланктоном и более высоким – хищными рыбами и птицами (Cury et al., 2000, Demchuk et al., 2015). В связи с этим возрастает интерес к изучению колюшки, особенно ее роли в питании массовых видов рыб, так как исследование трофических связей таких ключевых видов – наиболее эффективный подход к пониманию механизмов функционирования всей экосистемы.

Колюшка проводит большую часть своей жизни в пелагиали, где формируется практически вся биомасса популяции. Во время нереста (конец мая–июнь) она подходит к берегам, где взрослые особи проводят месяц–полтора, а молодь – первые несколько недель своей жизни (Лайус и др., 2013). Таким образом, колюшка, являясь пищей для хищников и поедая планктон и бентос, включается в прибрежные сообщества. Несомненно, сезонная динамика колюшки в прибрежье должна влиять на ее роль в питании хищников.

Целью данного исследования является изучить роль колюшки в питании рыб Белого моря в течение летне-осеннего сезона.

Материалы и методы

Материал для исследования был собран в районе Учебно-научной базы СПбГУ «Беломорская» (Кандалакшский залив, Белое море), а именно в губах Сельдяная (66°20'14.5" N, 33°37'27.8" E), Яковлева (66°18'58.1" N, 33°50'09.5" E) и Лебяжья (66°17'41.3" N, 33°36'34.7" E), в период с июня по сентябрь в 2015 г. Губы, где проводили отбор проб, – затишные, защищенные от волнения акватории, которые имеют глубины до 8 м, и на большей части их площади развивается фитобентос.

Сбор материала проводили с помощью набора жаберных сетей с ячейей 16, 20, 30 и 40 мм. Длина и высота сетей – 30 и 1.5 м соответственно. Сети устанавливали на ночь (на 12 часов).

Для анализа питания отбирали только те виды рыб, в питании которых встречается трехиглая колюшка (Трофименко, 2013). У пойманных рыб измеряли длину и массу тела, определяли пол, вырезали желудок и фиксировали 4% раствором формальдегида. Далее измеряли массу без внутренностей.

Кроме этого, оценивали численность колюшки в прибрежье с помощью равнокрылого невода длиной 7 м.

Для обработки проб для исследования питания, зафиксированные желудки (851 экз.) вскрывали, удаляли из них лишнюю жидкость, извлекали и взвешивали пищевой комок. Кормовые объекты определяли до младшего возможного таксона, измеряли их численность и массу. Для всех кормовых объектов были посчитаны встречаемость и доля массы в пищевом комке (Hyslop, 1980). Для всех видов рыб были построены спектры питания по доле массе пищевых объектов.

Результаты

По результатам исследования, самыми массовыми видами рыб в прибрежье являются навага *Eleginus nawaga* (Walbaum, 1792), треска *Gadus morhua* (Linnaeus, 1758), керчак *Myoxocephalus quadricornis* (Linnaeus, 1758), рогатка *Trigloporus quadricornis* (Linnaeus, 1758), сельдь *Clupea pallasii* (Valenciennes, 1847) и корюшка *Osmerus dentex* (Steindachner & Kner, 1870).

Губы Сельдяная и Яковлева характеризуются обильными зарослями зоостеры и высокими показателями обилия трехиглой колюшки. Численность взрослых особей на нерестилищах в июне составляет 76.1 и 70 экз./м² соответственно. В губе Лебяжья (заросли фукоидов) численность колюшки намного ниже – 7.7 экз./м².

В конце мая – июне, когда взрослые особи колюшки приходят на нерест, они являются ключевым объектом питания керчака, рогатки. Частота встречаемости взрослых особей колюшки в желудках керчака и рогатки составляет 100% и 22% соответственно, а доля массы пищевого комка – 80–100% и 30% соответственно.

В этот период икра колюшки является основой питания трески. Доля икры в пищевом комке хищника достигает 90% и обнаруживается у 62% рыб. Взрослая колюшка составляет до 10% массы пищевого комка трески.

В районах с высокой численностью трехиглой колюшки основными кормовыми объектами наваги являются многощетинковые черви, среди которых преобладают *Alitta virens* (M. Sars, 1835). Их встречаемость в желудках наваги достигает 29%, а доля массы в пищевом комке – 40%. Отмечено, что в губе Сельдяная доля взрослой колюшки достигает 45% массы содержимого желудка наваги. При этом, что встречаемость ее в желудках невелика – 6%.

В районах с низкой численностью колюшки навага в этот период питается исключительно ракообразными (в основном, креветками).

В июле численность взрослых колюшек в прибрежье резко снижается, но появляется молодь.

В биотопах с высокой численностью колюшки взрослые особи продолжают оставаться ключевым компонентом питания керчака, однако в губе Сельдяная в пищевом комке увеличивается доля многощетинковых червей, составляя до 60% содержимого желудка. В спектре питания рогатки взрослая колюшка составляет 100%, однако она была обнаружена в желудках только у 25% рыб, остальные желудки оказались пустыми.

На всех исследуемых участках икра колюшки продолжает доминировать в питании трески. Доля донных беспозвоночных невелика, только в губе Сель-

дяная она достигает 30%, в основном, это полихеты и креветки. В губе Лебязья икра колюшки не играет существенной роли в питании трески. Также здесь в желудках присутствуют взрослая колюшка и другие виды рыб (девятииглая колюшка).

В июле в губе Яковлева навага начинает активно питаться появившимися мальками колюшки (доля массы в пищевом комке – 30%, частота встречаемости – 50%). Остальную часть пищевого спектра занимают креветки и бокоплавыв семейства Gammaridae. Отмечено, что 30% массы пищевого комка составляет икра колюшки, которая была обнаружена в желудках у 15% рыб.

Сельдь также активно питается молодью колюшки в июле. В районе с высокой численностью колюшки (губа Яковлева) ее мальки доминируют в пищевом спектре сельди, составляя 85% массы пищевого комка, частота встречаемости молоди колюшки в желудках также 85%. Менее значимую роль в питании сельди в июле играют насекомые (куколки и имаго двукрылых).

В начале августа в губе Сельдяная в спектре питания керчака по-прежнему преобладает взрослая колюшка (40% массы пищевого комка). В губе Яковлева взрослые особи не играют никакой роли в питании хищника, здесь наблюдается увеличение доли ракообразных в массе пищевого комка (76%).

Молодь трехиглой колюшки практически не играет роли в питании трески в данный период. Хотя в губе Сельдяная она была обнаружена у 37% рыб, ее доля массы в пищевом комке составляет лишь 5%. В губе Яковлева в этот период доля взрослой колюшки в пищевом комке составляет около 70%. В губе Лебязья другая картина. Здесь основа питания хищника – взрослые особи колюшки и другие рыбы (в основном, девятииглая колюшка), бокоплавыв.

У наваги в губе Яковлева снижается доля мальков колюшки в пищевом спектре. Здесь, кроме молоди, в питании наваги важны девятииглая колюшка, креветки и прочие ракообразные. В питании хищника большую роль играют *A. virens* и бентосные амфиподы.

Корюшка была поймана только во второй половине сезона (августе–сентябре). В августе молодь колюшки встречается в желудках у 100% рыб, однако ее доля в пищевом комке составляет менее 20%. Полихеты и зуфазиевые раки составляют основу питания корюшки в этот период. В губе Лебязья доля мальков колюшки в спектре питания ниже и составляет всего 2%. Здесь донные амфиподы наиболее значимы как кормовые объекты корюшки.

Сельдь в этот период активно питается планктонными ракообразными (гипериидами, ветвистоусыми и веслоногими рачками). Также 20% массы пищевого комка составляют куколки и имаго двукрылых насекомых. Доля мальков колюшки в пищевом комке составляет всего 20%.

Позднее, в конце августа – сентябре, подрастающая колюшка начинает отходить от берегов, и рыбы-ихтиофаги переключаются на другие кормовые объекты: другие рыбы (песчанка, люмпенус, девятииглая колюшка), а также бокоплавыв, креветки, многощетинковые черви и моллюски.

Заключение

Трехиглая колюшка *G. aculeatus* играет значительную роль в питании массовых рыб в прибрежье Белого моря, а именно: трески, наваги, керчака, рогатки, корюшки, сельди.

Сезонная динамика популяции трехиглой колюшки, а также ее пространственное распределение определяют ее роль в питании рыб. Причем в районах с высокой численностью колюшки она более значима в питании рыб.

Взрослые особи, молодь и икра колюшки являются кормовыми объектами разных прибрежных рыб. Взрослые особи доминируют в питании керчака и рогатки. Молодь – важный кормовой объект наваги, сельди и корюшки. Икра и взрослые особи колюшки – основные компоненты питания трески, которая также поедает молодь.

Список литературы

Лайус Д.Л., Иванова Т.С., Шатских Е.В., Иванов М.В. 2013. «Волны жизни» беломорской колюшки. // Природа. Т. 4.: 43–52.

Трофименко Е.В. 2013. Рыбы побережья Керетского архипелага: рост, питание, динамика численности. Дип. раб. бак. СПбГУ: 1–68.

Cury P., Bakun A., Crawford R.J.M., Jarre A., Quinones R.A., Shannon L.J., Verheye H.M. 2000. Small pelagics in upwelling systems: patterns of interaction and structural changes in «wasp-waist» ecosystems. // ICES Journal of Marine Science. Т. 57: 603–618.

Demchuk A.S, Ivanov M.V., Ivanova T.S., Polaykova N.V., Mas-Marti E., Lajus D. L. 2015. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages. // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. Т. 95 (8): 1635–1643.

Hyslop E.J. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. // Journal of Fish Biology. Т. 17: 411–429.

Ivanova T.S., Ivanov M.V., Golovin P.V., Polyakova N.V., Lajus D.L. 2016. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality and abundance. // Evol. Ecol. Res. Т. 17: 301–315.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ НЕОДНОРОДНОСТЬ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ОБИЛИЯ ПИКОФИТОПЛАНКТОНА В БЕЛОМ МОРЕ В НАЧАЛЕ ЛЕТА

Т.А. Белевич, Л.В. Ильяш

Биологический факультет

Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Россия.

e-mail: belevich@mail.bio.msu.ru

К пикофитопланктону относят эукариотические водоросли и цианобактерии с размерами клеток менее 3 мкм (Massana, 2011). Эти мельчайшие фотоавтотрофы могут давать основной вклад в суммарную биомассу и продукцию фитопланктона, особенно в олиготрофных районах, а также и в более богатых водах в периоды низкого обилия нано- и микрофитопланктона. Согласно расчетам (Agawin et al., 2000) вклад пиководорослей в суммарную биомассу фитопланктона и первичную продукцию Мирового океана составляет 8 и 39% соответственно.

Для оценки численности и биомассы пикофитопланктона требуется применение специальных методов, таких как эпифлуоресцентная микроскопия (Sherr et al., 1997), проточная цитометрия (Zubkov, Burkill, 2006), флуоресцентная гибридизация *in situ* (Not et al, 2005). Этим объясняется немногочисленность данных об обилии этой размерной фракции фитопланктона в Белом море. К настоящему времени имеются сведения о биомассе пикофитопланктона, полученные методом эпифлуоресцентной микроскопии, и о вкладе пиководорослей в суммарную биомассу фитопланктона в летний период в губе Чула и проливе Великая Салма Кандалакшского залива, а также в Онежском заливе (Ильяш, 1998; Белевич, Ильяш, 2012; Ильяш и др., 2015).

При наблюдаемом климатическом тренде в Арктике (IPPC, 2007) прогнозируется возрастание роли пикоформ в создании первичной продукции и увеличение доли мельчайших водорослей в суммарной биомассе фитопланктона (Li et al., 2009). В связи с этим исследования пикофитопланктона субарктического Белого моря, по абиотическим условиям сочетающего черты как арктических, так и умеренных морей (Berger et al., 2001), приобретают особую актуальность.

В настоящей работе представлены данные о биомассе пикофитопланктона и его вкладе в суммарную биомассу фитопланктона в Бассейне, Онежском и Кандалакшском заливах в июне 2015 года.

Материалы и методы

Материалом для работы послужили пробы, отобранные на акватории Белого моря на 43 станциях (17–в Кандалакшском заливе, 2–в Бассейне, 24–в Онежском заливе) с 12 по 27 июня 2015 г. в ходе экспедиций на НИС «Эколог». На комплексных судовых станциях проводили вертикальное зондирование температуры и солености. Прозрачность воды определяли по белому диску. Воду отбирали с 3–5 горизонтов пятилитровым батометром Нискина. Для количественного учета пикопланктона подпробы воды объемом 10 мл наливали в фильтрационную воронку, добавляли насыщенный раствор при мулина, выдерживали 5–7 минут, затем фиксировали 2% раствором глута-

ральдегида и осаждали на ядерные фильтры с диаметром пор 0.12 мкм, предварительно окрашенных суданом черным. Фильтры помещали в жидкий азот и хранили до последующей обработки. Подсчет клеток на фильтре проводили под люминесцентным микроскопом Leica DM5000 при увеличении $\times 1000$, просматривая 30–50 полей зрения в зависимости от концентрации клеток. При подсчете учитывали «тип» свечения клеток (оранжевый – цианобактерии, красный – эукариотические водоросли), а также измеряли размеры клеток. Объем клеток рассчитывали, исходя из объема соответствующих стереометрических фигур. Клеточное содержание углерода определяли по объемам клеток с использованием аллометрических зависимостей (Verity et al., 1992). Количественный учет нано- и микрофитопланктона проводили по общепринятому методу, подробно описанному ранее (Белевич, Ильяш, 2012). По величинам биомассы пико-, нано- и микрофитопланктона на отдельных горизонтах рассчитывали средние показатели биомассы в фотическом слое. Достоверность различий средних значений биомассы оценивали по критерию Манна–Уитни с использованием программы PAST.

Результаты и их обсуждение

В июне 2015 года в Кандалакшском заливе, а также в юго-западной и восточной частях Онежского залива воды были стратифицированы, глубина верхнего перемешиваемого слоя варьировала. Воды с квазиоднородным распределением термохалинных характеристик и слабо стратифицированные воды отмечены в Соловецких Салмах и центральной части Онежского залива, а также на станциях Бассейна, расположенных на выходе из Онежского залива. Глубина фотического слоя в Кандалакшском заливе варьировала от 9 до 23 м, в Онежском заливе – от 6 до 21 м, в Бассейне составляла 20 м.

Средние для фотического слоя значения биомассы ПФ в Онежском заливе варьировали от 0.01 до 2.74 мг С/м³. Наибольшие значения отмечены у стокового фронта, отделявшего стратифицированные воды юго-восточной части залива и слабо стратифицированные воды его центральной части. В Кандалакшском заливе биомасса пикофитопланктона варьировала от 0.02 до 0.89 мг С/м³ и возрастала от вершины к устью залива, а также в направлении от Кандалакшского берега к Карельскому. В губе Чупа биомасса пикофитопланктона составляла 0.20–0.46 мг С/м³. Средние значения биомассы пикодорослей в Онежском (0.16 ± 0.18 мг С/м³) и Кандалакшском (0.24 ± 0.22 мг С/м³) заливах достоверно не различались. Следует отметить, что биомасса нано- и микрофитопланктона была достоверно выше ($p=0.01$) в Кандалакшском заливе (43.60 ± 39.31 мг С/м³), чем в Онежском (11.00 ± 6.53 мг С/м³). На двух станциях Бассейна биомассы пикофитопланктона практически не различались, составляя в среднем 1.89 ± 0.03 мг С/м³. На всей исследованной акватории основной вклад в биомассу пикодорослей давали цианобактерии, что характерно для летнего периода в умеренных и субполярных водах. Фотоавтотрофные пикоэукариоты доминировали по биомассе только на четырех станциях Онежского залива.

Вклад пикофитопланктона в суммарную биомассу фитопланктона в заливах не превышал 8%, тогда как на одной из станций Бассейна вклад пикоформ достигал 40.5%. На этой станции биомасса нано- и микрофитопланкто-

на была низкой (2.74 мг С/м³). В целом для всей исследованной акватории моря вклад пиководорослей был выше на станциях, где биомасса крупного планктона была невысокой.

Судить о видовом богатстве пикопланктона залива не представляется возможным, поскольку идентификация пикоформ возможна только на основе молекулярно-генетических методов. Известно, что среди пикоцианобактерий в субполярных и полярных морских водах преобладают сине-зеленые водоросли рода *Synechococcus* spp., представленные разными генотипами/экотипами с выраженной дифференциацией экологических ниш (Huang et al., 2012). Видовое разнообразие фотоавтотрофных пикоэукариот исчисляется несколькими десятками видов, относящихся к разным отделам водорослей (Vaulot et al., 2008). В составе нано- и микрофитопланктона на всей исследованной акватории обнаружено более 153 видов водорослей. По числу видов преобладали диатомовые (71 вид) и динофлагелляты (50 видов). Отмечены также цианобактерии, представители криптофитовых, золотистых, диктиоховых водорослей, неидентифицированные мелкие жгутиковые и коккоидные водоросли, цисты динофлагеллят и золотистых водорослей, споры диатомей.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 16-05-00502.

Список литературы

- Белевич Т.А., Ильяш Л. В. 2012. Обилие пикофитопланктона в проливе Великая Салма Белого моря. // Микробиология, Т. 81: 389–395.
- Ильяш Л.В. 1998. Пикофитопланктон Кандалакшского залива Белого моря. // Вестник Московск. ун-та. Сер. 16. Биология. № 2: 49–52.
- Ильяш Л.В., Белевич Т.А., Ступникова А.Н. Дриц А.В., Флинт М.В. 2015. Влияние локальных гидрофизических условий на пространственную изменчивость фитопланктона Белого моря. // Океанология. Т. 55: 241–251.
- Agawin N.S.R., Duarte C.M., Agusti S. 2000. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. // Limnol. Oceanogr. V. 45.: 1891–1899.
- Berger V., Dahle S., Galaktionov K., Kosobokova X., Naumov A., Ratkova T. Savinov V. 2001. White Sea: ecology and environment. Derzavents – St. Peterburg–Trømsø, Norway: 1–157.
- Huang S., Wilhelm S.W., Harvey R., Taylor K., Jiao N., Chen F. 2012. Novel lineages of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* in the global oceans. // ISME J. V. 6: 285–297.
- IPCC, Intergovernmental Panel on Climate Change. Working Group I 2007. Climate Change 2007: The Physical Science Basis: Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, New York: 1–996.
- Li W.K.W., McLaughlin F.A., Lovejoy C., Carmack E.C. 2009. Smallest algae thrive as the Arctic Ocean freshens. // Science. V. 326.: 539.
- Massana R. 2011. Eukaryotic picoplankton in surface oceans. // Annu. Rev. Microbiol. 65: 91–110.
- Not, F., Massana, R., Latasa, M., Marie, D., Colson, C., Eikrem, W., Pedros-Alio, C., Vaulot, D., Simon, N. 2005. Late summer community composition and abundance of photosynthetic picoeukaryotes in Norwegian and Barents Seas. // Limnol. Oceanogr. V. 50: 1677–86.
- Sherr E.B., Sherr B.F., Fessenden L. 1997. Heterotrophic protists in the central Arctic Ocean. // Deep-Sea Research. II. V. 44: 1665–1682.
- Vaulot D., Eikrem W., Viprey M., Moreau H. 2008. The diversity of small eukaryotic phytoplankton (<3 µm) in marine ecosystems. // FEMS Microbiol Rev. V. 32: 795–820.

Verity P.G., Robertson C.Y., Tronzo C.R., Andrews M.G., Nelson J.R., Sieracki M.E. 1992. Relationship between cell volume and the carbon and nitrogen content of marine photosynthetic nanoplankton. // *Limnol. Oceanogr.* V. 37: 1434–1446.

Zubkov, M.V., Burkill, P.H. 2006. Syringe pumped high speed flow cytometry of oceanic phytoplankton. // *Cytometry A.* 69A: 1010–1019.

МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА КОЛОНИАЛЬНЫХ КАМПТОЗОВ (KAMPTOZOA: COLONIALES)

Е.В. Беликова, Н.Н. Шунатова

Санкт-Петербургский государственный университет,

кафедра зоологии беспозвоночных

e-mail: 090189@mail.ru

Kamptozoa или внутриворончатые – это небольшой таксон преимущественно морских беспозвоночных, насчитывающий около 180 видов и включающий как одиночных, так и колониальных представителей. Данные об их микроанатомии и ультраструктуре на сегодняшний момент остаются фрагментарными, что является серьезным препятствием для понимания филогенетического положения данной группы в пределах Lophotrochozoa. Филогенетические схемы, построенные на основании молекулярно-генетических и морфологических данных противоречат друг другу.

С помощью методов конфокальной лазерной сканирующей микроскопии и трансмиссионной электронной микроскопии нами была исследована мышечная система представителей двух основных семейств колониальных камптозов *Barentsia gracilis* и *Pedicellina cernua* (Kamptozoa: Coloniales). Для трансмиссионной электронной микроскопии колонии были зафиксированы 2.5% раствором глутаральдегида на 0.1 молярном какодилатном буфере, обезвожены в спиртах возрастающей концентрации и заключены в эпоксидную смолу для последующего изготовления ультратонких срезов. Материал для исследования при помощи конфокальной микроскопии фиксировался 4% раствором параформальдегида на 0.1 М фосфатном буфере в течение 12–14 часов при температуре 4°C, после чего в течение 1.5–2 часов окрашивался радомин-фаллоидином для выявления актиновых микрофиламентов.

Мускулатура колониальных камптозов представлена независимыми функциональными блоками, в отличие от одиночных видов, у которых мускулатура чашечки и ножки представляет единый комплекс. Для удобства рассмотрения мы выделили три блока: мускулатуру чашечки, ножки и столона. У представителей исследованных видов вся мускулатура была представлена гладкими мышечными элементами.

Мускулатура чашечки представлена отдельными тяжами кольцевых и продольных гладких мышц и включает в себя следующие группы: (1) ассоциированные с пищеварительным трактом, (2) регулирующие объем атриальной полости, (3) уплощенные мышечные клетки в основании чашечки – звездчатый комплекс. Отмеченные нами различия касались лишь количества мышечных элементов, входящих в состав определенной группы мышц. Так же, помимо описанных ранее двух продольных мышечных лент в щупальцах нами были обнаружены сократимые элементы в эпителиальных ресничных клетках. Наши данные хорошо согласуются с данными, полученными Борисановой на примере *B. discreta* (Borisanova et al., 2012; Борисанова, 2013). При сравнении мышечной системы типичных колониальных представителей и промежуточного звена между одиночными и колониальными особями – *Loxosomatoides sirindhornae*, присутствует ряд отличий (Schwaha et al., 2010).

У *L. sirindhornae* нет продольных мышц, связанных с атриальной полостью кроме атриального мышечного кольца. Скорее всего, это связано с тем, что по своему внешнему виду зооиды *L. sirindhornae* очень сходны с одиночными камптозоями (Wood, 2005). А для одиночных особей характерны укороченные, по сравнению с колониальными, щупальца и значительно меньший объем атриальной полости (Nielsen, 1989). Наличие у *L. sirindhornae* ретракторов пищевода, так же указывает на сходство в организации мышечной системы с одиночными камптозоями, для которых характерно наличие специализированных мышц, ассоциированных с определенными отделами пищеварительной системы. Однако у *L. sirindhornae* есть аналог звездчатого комплекса – «короновидная структура». Это уплощенная мышечная клетка, расположенная на границе чашечки и ножки. Наличие звездчатого комплекса – это один из важных отличительных признаков колониальных камптозоев. Так же интересной является следующая особенность в организации мускулатуры *L. sirindhornae*: в области перехода чашечки в ножку располагаются тонкие мышечные тяжи, которые, по всей видимости, отвечают за изменение угла наклона чашечки. Данное обстоятельство также свидетельствует в пользу промежуточного положения *L. sirindhornae* между представителями отр. Coloniales, лишенными подвижности чашечки относительно ножки и представителями отр. Solitales, обладающими хорошо развитой мускулатурой, позволяющей менять угол наклона чашечки относительно ножки. Сравнивая мышечную систему колониальных камптозоев с организацией мышечной системы одиночных, мы можем выделить ряд отличий (Wanninger, 2004; Fuchs et al., 2006). У одиночных камптозоев отсутствуют продольные мышцы связанные с атриальной полостью, кроме кольцевых мышц атриальной полости, что, вероятно, определяется значительно меньшим ее объемом. У одиночных камптозоев нет дифференциации на мускулатуру ножки и мускулатуру чашечки: многочисленные мышечные волокна начинаются в ножке и продолжают в чашечку. Некоторые мышечные пучки аналогичны по расположению и функциям с мышцам чашечки у колониальных камптозоев, например центральные мышцы чашечки. У колониальных камптозоев аналоги ряда мышечных пучков отсутствуют, вероятно, эти мышечные элементы перешли в состав мускулатуры ножки, либо были утрачены.

Ножка *B. gracilis* дифференцирована на несколько участков: мышечный бульбус, залегающий непосредственно под чашечкой, чередующиеся ригидные и мышечные участки и мышечное основание в базальной части ножки. При таком варианте организации ножки необходимо подразделение мускулатуры на несколько блоков. В мускульных участках мышечные клетки образуют единый слой, расположенный под покровным эпителием, который включает в себя два типа клеток, различающихся по плотности упаковки сократимых элементов. Ранее исследователи предполагали, что ригидные участки ножки лишены сократимых элементов. Однако нами было показано, что у *B. gracilis* мускульные элементы из мышечных частей глубоко заходят в ригидную часть, где и локализуются сайты их крепления. Такое строение мышц, позволяет *B. gracilis* осуществлять различные движения, не смотря на небольшие мускульные участки. Ножка *P. cernua* не разделена на специализи-

рованные участки, и вся продольная мускулатура ножки представляет собой единый блок. Как и в случае *B. garcilis* мышечные клетки образуют непрерывный слой под покровным эпителием. Зоны роста представляют собой концевые участки столона, несущие несколько почек разного возраста. Как и у других представителей отр. Coloniales, в зрелой части колонии стolon подразделяется на фертильные (от которых отходят зооиды) и стерильные (не несущие зооидов) участки. Фертильные участки отделены от стерильных перегородкой – септой. В зоне роста нет заметного деления на фертильные и стерильные участки столона. Впервые было показано наличие мышечных клеток в столоне в области зоны роста колонии. В столоне присутствует единый мышечный блок, простирающийся от последнего полностью сформированного зооида до зоны роста (включая последнюю). На ранних этапах формирования зооидов мы не можем дифференцировать мускулатуру ножки и мышечные элементы зоны роста – это единый мышечный комплекс. На более поздних этапах происходит обособление ряда мышечных тяжей ножки в виде самостоятельного блока мускулатуры, который крепится к базальной части столона. Тем не менее, существенная часть мускулатуры ножки продолжает оставаться в составе единого мышечного комплекса зоны роста.

Сходство в организации мускулатуры чашечки у исследованных видов позволяет говорить о едином плане ее строения для колониальных представителей в отличие от одиночных форм, для которых показана широкая вариабельность в организации мышечной системы.

По данным молекулярно-генетического анализа Фукс с соавторами (Fuchs et al., 2010), сохраняется две эволюционные линии, соответствующие отрядам Solitaria и Coloniales. А внутри группы Coloniales представители семейств Barentsiidae и Pedicellinidae объединяются в единую кладу, сестринской кладой к которой становится *L. sirindhornae*. Полученные данные об организации мышечной системы подтверждают то, что устройство чашечки и ножки у Barentsiidae и Pedicellinidae сходно, тогда как *L. sirindhornae* имеет ряд признаков сходных с представителями группы Solitaria. Возможно, деление подотряда Stolonata Эмшерманном (Emschermann, 1972) на два семейства является искусственным, а система в пределах группы Kamptozoa требует пересмотра с учетом как морфологических, так и молекулярно-генетических данных.

Список литературы

Борисанова А.О. Микроскопическая анатомия и ультраструктура колониальных Kamptozoa на примере вида *Barentsia discreta* (Busk, 1886). 2013. Автореф. дисс. на соиск. уч. степени канд. биолог. наук 03.02.04 – М.: 1–161.

Borisanova A.O., Chernyshev A.V., Malakhov V.V. 2012. Myoanatomy of *Barentsia discreta* (Busk, 1886)(Kamptozoa: Coloniales). // Russian Journal of Marine Biology. Т. 38. № 1: 22–34.

Emschermann P. 1972. Cuticular pores and spines in the Pedicellinidae and Barentsiidae (Entoprocta), their relationship, ultrastructure, and suggested function, and their phylogenetic evidence. // Sarsia, Vol. 51: 7–16.

Fuchs J., Iseto T., Hirose M., Sundberg P., Obst M. 2010. The first internal molecular phylogeny of the animal phylum Entoprocta (Kamptozoa). // Molecular Phylogenetics and Evolution, Vol. 56: 370–379.

Nielsen, C. 1989. Entoprocts: Keys and notes for the identification of the species. // Synopses of the British Fauna (New Series), Vol. 41: 1–131.

Schwaha T., Wood T.S., Wanninger A. 2010. Trapped in freshwater: the internal anatomy of the entoproct *Loxosomatoides sirindhornae*. // Frontiers in Zoology, Vol. 7, № 7: 1–15.

Wanninger A. 2004. Myo-anatomy of juvenile and adult loxosomatid Entoprocta and the use of muscular body plans for phylogenetic inferences. // J. Morphol., Vol. 261: 249–257.

Wood T.S. 2005. *Loxosomatoides sirindhornae*, new species, a freshwater kamptozoan from Thailand (Entoprocta). // Hydrobiologia, Vol. 544: 27–31.

УЧАСТИЕ ЛИЗОСОМАЛЬНЫХ ГЛИКОЗИДАЗ В АДАПТИВНЫХ РЕАКЦИЯХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ БЕЛОГО МОРЯ

Р.У. Высоцкая,¹ Е.А. Буэй,¹ Г.А. Шкляревич²

¹Институт биологии КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия;

²ИБЭиА ФГБОУ ВО Петрозаводский государственный университет

e-mail: rimma@bio.krc.karelia.ru

Макробентосные беспозвоночные являются удобными в экологических исследованиях объектами, благодаря их эврибионтности и привязанности к месту обитания. Бентосные организмы играют одну из ключевых ролей в водных экосистемах, являясь промежуточным звеном между продуцентами и высшими звеньями пищевых цепей. Кроме того, водные беспозвоночные очищают водоемы, так как способны перерабатывать органические и детритовые вещества (Yamanaka et al., 2013; Turja et al., 2014). Состояние бентосных сообществ отражает любые изменения, происходящие под влиянием негативных воздействий, в том числе разнообразных поллютантов.

Цель настоящей работы – изучение роли лизосомальных гликозидаз в адаптивных реакциях беспозвоночных к меняющейся экологической обстановке.

Исследования выполнены с использованием Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН. Проведено изучение активности 4-х гликозидаз: α-гликозидазы (КФ 3.2.1.20), β-гликозидазы (КФ 3.2.1.21), β-галактозидазы (КФ 3.2.1.23) и β-глюкуронидазы (КФ 3.2.1.31) в органах беспозвоночных из разных акваторий моря. В качестве субстратов ферментов использовали п-нитрофениловые эфиры глюко-, галакто-, и глюкуронопиранозидов.

Объектами исследования служили представители макрозообентоса Белого моря: двустворчатые моллюски *Mytilus edulis* Linnaeus, брюхоногие моллюски *Littorina littorea* Linnaeus, иглокожие *Asterias rubens* Linnaeus, собранные на литорали разных участков Кандалакшского залива, отличающиеся по степени и типу загрязнения. Среди зон отбора проб были места с повышенным содержанием нефтепродуктов, локального загрязнения металлами и др. Контролем служили особи из условно чистых зон Белого моря – мыса Турий и губы Порья.

Показано, что в жабрах мидии из чистых зон активность ферментов была выше у особей, собранных на литорали мыса Турьего по сравнению с Порьей губой, в гепатопанкреасе таких различий не наблюдалось (табл.). Возможной причиной различий являются особые гидродинамические процессы этого участка Белого моря. В районе Порьей губы происходит поднятие глубинных холодных вод, что обуславливает здесь своеобразный температурный режим и отражается на составе и структуре популяций и адаптивных реакциях гидробионтов. Основным действующим фактором в этом районе, видимо, является низкая температура. В данном случае адаптивной реакцией является снижение углеводного обмена в жабрах.

Таблица

Активность лизосомальных гликозидаз (мкмоль п-нитрофенола/мг белка/ч)
в органах беспозвоночных из разных биотопов Белого моря

Фермент	Орган	Вид	Биотоп		
			Турий мыс	Порья губа	о. Ряшков
α-глюкозидаза	Жабры	Мидия	0.86±0.12	0.27±0.02	0.52±0.04
	Гепатопанкреас	Мидия	0.50±0.06	0.67±0.03	0.79±0.09
		Литорина	—	0.14±0.01	0.14±0.01
		Морская звезда	0.40±0.02	0.39±0.04	0.15±0.02
	Гонады	Морская звезда	0.57±0.03	0.56±0.01	0.47±0.02
	Нога	Литорина	—	0.01±0.003	0.03±0.004
Морская звезда		0.28±0.02	0.32±0.03	0.18±0.01	
β-глюкозидаза	Жабры	Мидия	0.50±0.03	0.12±0.00	0.30±0.03
	Гепатопанкреас	Мидия	1.33±0.08	1.41±0.06	2.03±0.23
		Литорина	—	1.14±0.11	1.57±0.06
		Морская звезда	0.40±0.03	0.40±0.06	0.23±0.07
	Гонады	Морская звезда	0.26±0.05	0.26±0.00	0.22±0.04
	Нога	Литорина	—	0.14±0.01	0.17±0.01
Морская звезда		0.23±0.03	0.20±0.02	0.44±0.08	
β-галактозидаза	Жабры	Мидия	0.92±0.05	0.35±0.01	0.83±0.02
	Гепатопанкреас	Мидия	0.82±0.01	0.85±0.01	1.19±0.05
		Литорина	—	0.75±0.05	0.49±0.003
		Морская звезда	0.48±0.05	0.29±0.05	0.32±0.13
	Гонады	Морская звезда	0.56±0.12	0.24±0.01	0.12±0.02
	Нога	Литорина	—	0.04±0.01	0.07±0.01
Морская звезда		0.15±0.04	0.13±0.02	0.26±0.06	
β-глюкуронидаза	Жабры	Мидия	0.44±0.07	0.23±0.03	0.41±0.07
	Гепатопанкреас	Мидия	0.84±0.04	0.62±0.03	1.07±0.12
		Литорина	—	3.21±0.33	3.13±0.06
		Морская звезда	0.53±0.07	0.25±0.02	0.12±0.01
	Гонады	Морская звезда	0.15±0.02	0.07±0.01	0.04±0.00
	Нога	Литорина	—	0.19±0.01	0.22±0.01
Морская звезда		0.05±0.01	0.05±0.01	0.06±0.01	

Активность гликозидаз была выше в пищеварительной железе моллюсков, собранных на литорали о. Ряшков, где имеет место загрязнение нефтепродуктами, а в жабрах, отмечено снижение активности всех ферментов (табл.). Известно, что гепатопанкреас моллюсков аккумулирует загрязняющие веще-

ства и активно участвует в процессах обезвреживания и экскреции ксенобиотиков (Giarratano et al., 2013). Повышение активности лизосомальных ферментов в этом органе свидетельствует о включении их как в механизмы детоксикации (β -глюкуронидаза), так и об усилении гликолиза для обеспечения организма энергией в данных условиях (α - и β -глюкозидазы, β -галактозидаза).

В жабрах угнетение активности кислых гликозидаз у мидий из загрязненных участков следует связать с нарушением проницаемости мембран лизосом и выходом их содержимого в цитоплазму клетки. В целом, в данных исследованиях подтвержден сделанный нами ранее вывод, о снижении интенсивности метаболизма мидиями под влиянием неблагоприятных факторов среды (Высоцкая и др., 2015).

Основной адаптивной стратегией литоральных мидий является переживание неблагоприятного воздействия и перевод обмена на сниженный уровень с экономией энергетических и пластических ресурсов. При данной стратегии невыраженные биохимические изменения компенсируются адаптивным поведением, направленным на избегание или минимизацию влияния неблагоприятного фактора. У двусторчатых моллюсков такой реакцией является изоляция от окружающей среды путем смыкания створок раковины. Обеспечение энергией при этом происходит за счет анаэробного расщепления углеводов, о чем свидетельствует повышение активности ферментов углеводного обмена в гепатопанкреасе мидий из биотопа, загрязненного нефтепродуктами.

У подвижных морских звезд наблюдалась другая реакция на изменение абиотических факторов среды (табл.). Достоверных различий в активности α - и β -глюкозидаз в органах морских звезд из чистых зон Белого моря не обнаружено. В то же время, активность β -галактозидазы и β -глюкуронидазы в гепатопанкреасе и гонадах у обитателей литорали Порьеи губы снижалась в 2 раза. Вероятно, в данных условиях, требуется дополнительное продуцирование энергии за счет альтернативных источников, в метаболизме которых принимает участие β -галактозидаза. Изменения в активности β -глюкуронидазы, можно связать с гормональным фоном особей, так как этот фермент принимает участие в обмене стероидных гормонов.

Известно, что экологический стресс влияет на структуру сообщества (Wing, Leichter, 2011). Подвижные хищники, питающиеся прикрепленной добычей, как правило, более чувствительны к изменениям в среде обитания, чем их жертвы. Организмы, ведущие сидячий образ жизни, часто лучше приспособлены к различным абиотическим и антропогенным факторам (Aguera et al., 2015). Изменения в среде обитания могут привести к снижению активности хищника, повлиять на его воспроизводимость, обилие и распределение. В крайних случаях, экологический стресс вызывает смертность и полное уничтожение хищника. По нашим данным, у хищной морской звезды, питающейся мидиями и обитающей на литорали о. Ряшкова, происходит ингибирование активности изученных ферментов в органах (табл.), что подтверждает более высокую чувствительность иглокожих к загрязнению по сравнению с моллюсками.

В органах литорины из загрязненной зоны выявлено адаптивное возрастание активности β -глюкозидазы и снижение β -галактозидазы (табл.). Кроме того, для литорины характерен самый высокий уровень β -глюкуронидазы в гепатопанкреасе по сравнению с другими видами, свидетельствующий о высокой детоксикационной способности. Литорины питаются микроорганизмами и детритом, а также способны употреблять в пищу водоросли, являющиеся дополнительным источником поступления токсикантов (Lowe et al., 2006).

Таким образом, результаты, позволяют заключить, что степень участия гликозидаз в адаптивных реакциях беспозвоночных Белого моря зависит от видовой принадлежности, образа жизни, типа питания и тканевой специфичности. Менее приспособленными к изменениям в окружающей среде являются типичные хищники – морские звезды *Asterias rubens*, у которых угнетение активности всех ферментов происходит как при изменении температуры окружающей среды (Порья губа), так и при наличии в среде токсикантов (о. Ряшков).

Финансовое обеспечение работ осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания по теме № 0221-2014-0033.

Список литературы

Высоцкая Р.У., Шкляревич Г.А., Вдовиченко Е.А., Дивненко В.Ю. 2015. Лизосомальные ферменты в эколого-биохимических адаптациях мидий и амфипод Кандакшского залива Белого моря. // Ученые записки ПетрГУ. Сер. «Естественные и технические науки». № 6 (151): 22–27.

Aguera A., Schellekens T., Jansen J.M. et al. 2015. Effects of osmotic stress on predation behaviour of *Asterias rubens* L. // J. Sea Res. V. 99: 9–16.

Giarratano E., Gil M.N., Malanga G. 2013. Assessment of antioxidant responses and trace metal accumulation by digestive gland of ribbed mussel *Aulacomya atra atra* from Northern Patagonia. // Ecotoxicol. Environ. Saf. V. 92: 39–50.

Lowe D.M., Moore M.N., Readman L.W. 2006. Pathological reactions and recovery of hepatopancreatic digestive cells from the marine snail *Littorina littorea* following exposure to a polycyclic aromatic hydrocarbon. // Mar. Environ. Res. V. 61: 457–470.

Turja R., Höher N., Snoeijs P. et al. 2014. A multibiomarker approach to the assessment of pollution impacts in two Baltic Sea coastal areas in Sweden using caged mussels (*Mytilus trossulus*). // Sci. Tot. Environ. V. 373–374: 398–409.

Wing S.R., Leichter J.J. 2011. Variation in environmental conditions in a subtidal prey refuge: effects of salinity stress, food availability and predation on mussels in a fjord system. // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 422: 201–210.

Yamanaka T., Mizota C., Maki Y. et al. 2013. Assimilation of terrigenous organic matter via bacterial biomass as a food source for a brackish clam, *Corbicula japonica* (Mollusca: Bivalva). // Estuar. Coast. Shelf Sci. V. 126: 87–92.

СТАБИЛЬНОСТЬ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК *MASOMA BALTHICA* L. В БЕЛОМ МОРЕ

А.В. Герасимова, Н.А. Филиппова, Н.В. Максимович

Санкт-Петербургский государственный университет, Россия

e-mail: agerasimova64@mail.ru

Двустворчатые моллюски *Masoma balthica* L. [новое название вида *Limecola balthica* (Linnaeus, 1758)] относятся к массовым обитателям инфауны песчаных и илисто-песчаных прибрежных пляжей морских водоемов умеренной зоны Северного полушария, в том числе и Белого моря. Однако большинство работ по структуре и динамике поселений данного вида выполнено на примере балтийских, североморских и североамериканских популяций. Подобных исследований в Белом море сравнительно немного, причем в основном они были ограничены рассмотрением динамики обилия и размерной структуры поселений. Возрастная структура поселений практически не изучена, что обусловлено трудностями в определении возраста моллюсков. Однако в Белом море *Masoma balthica* формируют весьма плотные и доступные скопления в условиях литорали и верхней сублиторали (до глубины 1–2 м), причем по последним данным поселения маком в Кандалакшском заливе характеризуются максимальной средней численностью в европейской части ареала вида. Наш опыт позволяет уверенно выделять первые 4–5 возрастные группы. Представляемые результаты – это материалы почти тридцатилетних наблюдений за динамикой размерной и возрастной структуры поселений *Masoma balthica* в двух типичных для данного вида, но разных по условиям местообитаниях в Кандалакшском заливе Белого моря. Для изученной акватории проведенные наблюдения беспрецедентны по временному ряду, который в разы превышает среднюю продолжительность жизни маком. Результаты всего цикла наблюдений дают возможность изучить процессы пополнения поселений, смертности, линейного роста маком, что создаст неплохой фундамент формирования модельных представлений о пространственно-временной организации поселений *Masoma balthica* в Белом море. В данной же работе мы ограничимся рассмотрением итогов анализа только динамики возрастной структуры поселений.

Материал и методика

Материал собран в акваториях Керетского архипелага (Кандалакшский залив) на участках, различающихся по прибойности и характеру донных отложений: 1 – илисто-песчаный пляж в проливе Сухая Салма; 2 – песчаный пляж в бухте Ключиха, на которых *Masoma balthica* образовали устойчивые поселения с численностью до 1000 экз./м²). Участок 1 расположен в полузамкнутой акватории в неприбойной зоне, а участок 2 – в прибойной зоне открытой акватории. Основу грунта на обоих участках составил мелкий песок [от 62% (1) до 90% (2)]. При этом мелкодисперсные фракции (алевриты и пелиты) полностью отсутствовали в донных отложениях участка 2, а на участке 1 их доля была более 30%. За все время исследований существенных изменений в абиотических характеристиках участков отмечено не было.

Наблюдения начаты в 1979–1983 гг. Материал собирали в конце июня – начале августа в основном с интервалом 1–3 года отдельно в среднем (СГЛ) и нижнем (НГЛ) горизонтах литорали, а на участке 2 также в верхней (глубина ~0.5 м) сублиторали с использованием выборочных площадок размером 0.01–0.1 м² (5–30-кратная повторность). Возраст маком оценивали в результате анализа внешней морфологии раковин.

Результаты и обсуждение

Оказалось, что в изучаемой акватории макомы формируют как весьма нестабильные поселения с порядковыми межгодовыми колебаниями показателей обилия, так и практически стационарные поселения с относительно слабыми колебаниями структуры на протяжении многих лет.

Участок 1. С 1979 по 2013 гг. в динамике структуры поселений *Macoma balthica* можно выделить периоды «расцвета» (1979–1982 гг. и 1995–2013 гг.) и «упадка» (1983–1994). К концу 1982 года весьма плотные поселения маком в обоих горизонтах литорали практически перестали существовать. Новые неоднократные оседания спата, отмеченные с 1981 года по 1987 год, подчас даже весьма массовые, не привели к восстановлению поселений данного вида. Зато массовое оседание молодежи *Mya arenaria* в конце лета–начале осени 1988 г. и ее эффективное выживание к лету 1989 года обусловили доминирование песчаных ракушек по численности и биомассе в обоих горизонтах литорали участка в 1989–1993 гг. В этот период *Macoma balthica* были лишь слабо представленным компонентом на всем участке. Однако закрепиться поселению мий в местообитании не удалось. К 1995 году *Mya arenaria* здесь практически элиминировали, и на всем участке вновь (до 2013 г.) макомы восстановили статус доминирующего таксона. Интересно, что поселения маком летом 1995 г. в обоих горизонтах литорали были сформированы трехлетними особями генерации 1992 г., ранее не обнаруженными на участке. При этом даже в периоды «расцвета» поселения маком отличались значительными межгодовыми колебаниями показателей обилия и размерно-возрастного состава, в основном обусловленными межгодовыми смещениями численности сеголеток (особей, пополнивших поселение в предыдущем году и не достигших возраста одного года к моменту исследования). Последнее, по-видимому, вызвано отсутствием регулярности в успешном пополнении поселений. Перерывы в успешном пополнении поселений маком могли достигать от одного до десяти лет. В результате на протяжении нескольких лет (обычно не более трех–четырех) наблюдалось доминирование представителей отдельных немногих генераций. Как правило, успешное пополнение наблюдалось в те годы, когда общая численность остальных возрастных групп не превышала 300–400 экз./м². Однако даже низкая численность маком не гарантировала появление значительного числа сеголеток в местообитании. Очевидно, условия выживания молодежи, прежде всего, в первую зиму после оседания, могли оказывать значительное влияние на успешность пополнения. Но, как оказалось, и выживание в первую зиму не обеспечивало генерации существенный вклад в структуру поселения. Мы наблюдали почти полное исчезновение некоторых поколений к третьему году жизни, не смотря на то, что их численность в возрасте одного и двух лет была несколько сотен и даже тысяч экз./м².

По-видимому, для выживания маком критичными являются два первых зимних периода. Особи, дожившие в значительном количестве до трехлетнего возраста, как правило, играли значительную роль в поселении вплоть до пятилетнего возраста, иногда и позже. При этом прослеживается обратная связь между размерными характеристиками генерации и ее степенью элиминации в первые годы жизни.

Участок 2. 1983 по 2012 гг. структура поселений маком отличалась удивительной стабильностью. Как правило, размерно-возрастное распределение *Macoma balthica* в поселениях всех горизонтов было смещено в сторону преобладания особей младших возрастных групп, в основном относящихся к сеголеткам. Численность маком в остальных возрастных группах последовательно снижалась. Однако в некоторые годы (1989, 1995, 2000, 2009, 2010 и 2011) практически синхронно на всем участке показатели обилия сеголеток оказались на порядок ниже, чем в других возрастных группах. В такие периоды и общая плотность поселений маком могла снизиться в несколько раз, а межгодовые смещения в размерно-возрастной структуре поселений были в основном определены динамикой особей старших возрастов. При попытке связать межгодовые колебания численности сеголеток с колебаниями гидрологических и климатических характеристик, статистически значимая отрицательная корреляция была отмечена только в отношении численности сеголеток в среднем горизонте литорали участка и средней температуры воды и воздуха в течение первой весны после оседания спата.

Нельзя не заметить некоторые элементы синхронности в динамике поселений *Macoma balthica* на двух участках. Так, в 1995 года во всех вертикальных горизонтах обоих участков преобладали особи генерации 1992. Успешное пополнение поселений в 1982 и 1998 гг. было отмечено на обоих участках. Для анализа синхронности в динамике размерной (или возрастной) структуры поселений *Macoma balthica* на изучаемых участках использован тест Мантеля. Оказалось, что эффекты синхронности в развитии отдельных поселений выражены относительно слабо и отмечены только для поселений из разных вертикальных горизонтов одного и того же участка.

Таким образом, *Macoma balthica* в разных демотопах изучаемой акватории формировали поселения с разным характером пополнения молодью: крайне нерегулярный в условиях илисто-песчаного пляжа и относительно стабильный в условиях песчаной бентали. Различия в динамике структурных характеристик поселений *M. balthica* в двух изученных местообитаниях, возможно, связаны с особенностями внутривидовых отношений в поселениях моллюсков в отличающихся демотопах. Для *M. balthica* было показано, что внутривидовая конкуренция между взрослыми моллюсками и молодью увеличивается с возрастанием степени перекрытия их пищевых спектров (Olafsson, 1989). На песчаных осадках в условиях интенсивной гидродинамики взрослые макамы питаются сестоном, а спат — детритом, тогда как на илистых грунтах макамы являются исключительно собирающими детритофагами (Герасимова, 1988; Olafsson, 1989). Возможно, снижение внутривидовой конкуренции в поселениях маком на песчаных грунтах способствует регулярному их пополнению независимо от количества взрослых особей, что и наблюда-

лось, аналогично нашим данным, в поселении *M. balthica* на песчаных осадках в Северном и Балтийском морях (Olafsson, 1989; Günther, 1991).

Список литературы

Герасимова О.В. 1988. Пищевое поведение *Macoma balthica* (L.) и его зависимость от некоторых факторов внешней среды. // Биогеография, количественное и качественное распределение бентоса: кормовая база бентосоядных рыб. М. С. 149–153.

Günther C.-P. 1991. Settlement of *Macoma balthica* on an intertidal sandflat in the Wadden Sea. // Marine Ecology Progress Series. Vol. 76. № 1: 73–79.

Olafsson E.B. 1989. Contrasting influences of suspension-feeding and deposit-feeding populations of *Macoma balthica* on infaunal recruitment. // Marine Ecology Progress Series. Vol. 55. № 2: 171–179.

БЕНТОСНЫЕ ДИАТОМОВЫЕ БЕЛОГО И БАЛТИЙСКОГО МОРЕЙ

Р.М. Гогорев, В.А. Степанова

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия.
e-mail: rgogorev@binran.ru

Изучение диатомовых водорослей Белого моря было начато в 19-м столетии (Мережковский, 1878). Основные сведения о бентосных диатомовых разных районов моря содержатся в различных публикациях (Бондарчук 1974а, 1974б, 1991; Бондарчук и др., 1987, 1991; Бондарчук, Кулаковский, 1988; Петров, 1967; Уланова, 2001; Гогорев, 2004). Научные работы, посвященные диатомовой флоре Балтийского моря, многочисленны и преимущественно касаются побережий европейских стран. К наиболее значимым по полноте таксономических списков и географическому охвату можно отнести чеклист фитопланктона Балтийского моря (Hällfors, 2004) и серию публикаций о распространении диатомовых водорослей в Балтийском море (Snoeijs, 1993; Snoeijs, Vilbaste, 1994; Snoeijs, Potapova, 1995; Snoeijs, Kasperovičienė, 1996; Snoeijs, Balashova, 1998).

Относительная мелководность Белого и Балтийского морей должна определять повышенное таксономическое богатство в бентосе наиболее широко распространенных микроскопических диатомовых водорослей. Обособленность морей от Мирового океана и их пониженная соленость ведут к уникальности и определенному сходству в таксономическом составе. Под бентосом мы понимаем прикрепленные или неприкрепленные, но связанные с тем или иным субстратом формы водорослей. Из диатомовых это, в основном, представители двух классов пеннатных – шовных и бесшовных. Некоторые центрические диатомовые также характерны для бентосных сообществ и образований, но для упрощения мы не учитываем их в своем анализе. Кроме того, некоторые пеннатные диатомовые, например, роды *Asterionella* Hassall, *Diatoma* Bory, *Tabellaria* Ehrenberg, *Thalassionema* Grunow, *Thalassiothrix* Cleve et Grunow, *Pauliella* Round et Basson, *Fragilariopsis* Hustedt, *Pseudonitzschia* H. Peragallo и отдельные виды других родов, представлены в планктоне. Их мы включили в свой анализ, поскольку они часто факультативно присутствуют и в бентосе.

Анализ и обобщение оригинальных и литературных данных показали, что для Балтийского моря известно 568 видов (вместе с внутривидовыми таксонами) из 117 родов диатомовых, для Белого моря – 633 вида из 123 родов бентосных водорослей. Число общих видов, проанализированное для двух морей, составляет 314.

Все видовые и родовые названия водорослей проверены по таксономической базе данных AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2017).

Проведен анализ таксономической структуры диатомовых по каждому морю. В Белом море бесшовные диатомовые, относящиеся к классу *Fragilariophyceae*, включают 95 видов и 21 внутривидовой таксон (14%) из 32 родов, 11 семейств и 9 порядков. К шовным диатомовым из класса *Bacillariophyceae* относится 538 видов и 141 внутривидовой таксон (86%) из 92 родов, 31

семейства и 10 порядков. Наибольшее число таксонов включают роды *Navicula* Bory (51 вид, 8.1% от всего состава), *Nitzschia* Hassall (49, 7.7%), *Pinnularia* Ehrenberg (35, 5.5%), *Diploneis* (Ehrenberg) Cleve (31, 4.9%), *Eunotia* Ehrenberg (25, 3.9%), *Amphora* Ehrenberg ex Kützing (20, 3.2%), *Caloneis* Cleve (18, 2.8%), *Gyrosigma* Hassall (17, 2.7%), *Cocconeis* Ehrenberg и *Pleurosigma* W.Smith (по 16, 2.5%), *Cymbella* C.Agardh (13, 2.1%), *Achnanthes* Bory, *Halamphora* (Cleve) Levkov, *Licmophora* C. Agardh и *Tryblionella* W. Smith (по 12, 1.9%), *Surirella* Turpin (11, 1.7%), *Fragilaria* Lyngbye и *Gomphonema* Ehrenberg (по 10, 1.6%), что составляет 58% всей флоры. Наибольшее число родов отмечено в семействах *Fragilariaceae* (14), *Naviculaceae* (10) и *Bacillariaceae* (8). Наиболее крупный порядок *Naviculales* включает 40 родов из 16 семейств, ко второму порядку *Cymbellales* относится 19 родов из 4 семейств.

В Балтийском море бесшовные диатомовые водоросли включают 88 видов и 14 внутривидовых таксонов (15%) из 30 родов, 7 семейств и 5 порядков. К шовным диатомовым относится значительно большее число видов и внутривидовых таксонов – соответственно 480 и 37 (85%) из 86 родов, 30 семейств и 10 порядков. Ведущие 10 родов: *Nitzschia* (42 таксонов, 8% от всего состава), *Navicula* (35, 6.7%), *Surirella* (19, 3.7%), *Pinnularia* (17, 3.3%), *Gyrosigma* (15, 2.9%), *Eunotia* (14, 2.7%), *Cymbella* (13, 2.5%), *Gomphonema* (12, 2.3%), *Diploneis* и *Tryblionella* (по 11, по 2.1%) – объединяют 189 таксонов, 38% от флоры. Остальные роды включают в себя меньшее число видов и внутривидовых таксонов, однако составляют большую часть видового разнообразия региона – 62%. Наибольшее число родов отмечено в семействах *Fragilariaceae* (11), *Achnantheidaceae* (8), *Gomphonemataceae*, *Bacillariaceae* и *Surirellaceae* (по 6). Наиболее крупные порядки *Naviculales* и *Cymbellales* включают 25 родов из 16 семейств и 16 родов из 4 семейств соответственно.

Для Балтийского и Белого морей 314 видов являются общие (коэффициент сходства Чекановского–Сьеренсена равен 51%), из них 66 видов относятся к классу *Fragilariophyceae* и 248 – к классу *Bacillariophyceae*. По количеству видов наиболее разнообразны роды шовных диатомовых: *Nitzschia* (25), *Navicula* (21), *Diploneis* и *Gyrosigma* (по 9), среди бесшовных наиболее богатый видами род *Licmophora* – 7 видов. Среди общих видов обнаружены морские широко распространенные виды: *Nitzschia longissima* (Brébisson) Ralfs, *Navicula viridula* (Kützing) Ehrenberg, *Licmophora paradoxa* (Lyngbye) C.Agardh, а также большое количество пресноводных широко распространенных видов: *Diploneis elliptica* (Kützing) Cleve, *Gyrosigma acuminatum* (Kützing) Rabenhorst, *Navicula cryptocephala* Kützing.

Для обеих морей характерно сходство по видовому составу бентосных диатомовых водорослей, однако отмечены также различия в видовом разнообразии. Количество солоноватоводных и пресноводных видов, способных выдерживать небольшое засоление, во флорах рассматриваемых морей достаточно велико. Экологические условия позволили сформировать схожую флору двух морей, а соединение с океаническими водами привнесло уникальность в видовое разнообразие диатомовых бентоса.

Список литературы

- Бондарчук Л.Л. 1974а. Характерные черты распределения бентосных диатомей в прибрежной зоне Белого моря. // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. – Л.: 93–94.
- Бондарчук Л.Л. 1974б. Особенности распределения эпифитных диатомей на макрофитах Белого моря. // Всесоюз. совещание «Морская альгология – макрофитобентос». – М.: 22–25.
- Бондарчук Л.Л. 1991. Микроводоросли загрязненных участков литорали Кандакшского порта (Белое море). // Исследование фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. – М.: 242–255.
- Бондарчук Л.Л., Кулаковский Э. Е. 1988. Некоторые данные по развитию бентосных диатомовых водорослей на мидиевых хозяйствах в Белом море. // Исследования фауны морей. № 3: 65–73.
- Бондарчук Л.Л., Чистикова А.В. 1987. Макро- и микроводоросли в марикультуре *Laminaria saccharina* в Онежском заливе Белого моря. // Биология объектов марикультуры. – М.: 98–102.
- Бондарчук Л.Л., Кулаковский Э.Е., Морозова Т.В. 1987. Количественное распределение диатомовых водорослей на раковинах беломорских мидий в условиях марикультуры (по материалам осенних работ в 1985 и 1986 гг.). // Биология объектов марикультуры. – М.: 92–97.
- Бондарчук Л.Л., Кулаковский Э.Е., Халаман В.В. 1991. Начальные стадии колонизации искусственных субстратов микроводорослями в условиях марикультуры мидий (Белое море). // Исследование фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. – М.: 256–266.
- Гогорев Р.М. 2004. Планктонные и эпифитные диатомовые водоросли в прибрежье Соловецких островов Белого моря. // Новости сист. низш. раст. Т. 37: 35–48.
- Мережковский К.С. 1878. Диатомовые водоросли (*Diatomaceae*) Белого моря. // Тр. С.-Петербург. об-ва естествоиспытателей. Т. 9: 425–446.
- Петров Ю.Е. 1967. Синезеленые и диатомовые водоросли литорали Большого Соловецкого острова (Белое море). // Новости сист. низш. раст. – Л.: 15–20.
- Уланова А.А. 2001. Водоросли литоральных и супралиторальных ванн острова Большой Соловецкий (Онежский залив, Белое море). // Ботан. журн. Т. 86. № 5: 45–53.
- Hällfors G. 2004. Checklist of Baltic Sea phytoplankton species. // Baltic Sea environment proceedings. No. 95: 1–208.
- Snoeijs P. 1993. Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea. Vol. 1 – Uppsala: 1–129.
- Snoeijs P., Vilbaste S. 1994. Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea. Vol. 2 – Uppsala: 1–126.
- Snoeijs P., Potapova M. 1995. Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea. Vol. 3 – Uppsala: 1–126.
- Snoeijs P., Kasperovičienė J. 1996. Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea. Vol. 4 – Uppsala: 1–126.
- Snoeijs P., Balashova N. 1998. Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea. Vol. 5 – Uppsala: 1–144.
- Интернет-источники*
- Guiry M. D., Guiry G. M. 2017. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>

**СЕЛЕКТИВНАЯ СМЕРТНОСТЬ БЕЛОМОРСКОЙ
ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ *GASTEROSTEUS ACULEATUS* L.
В РЕЗУЛЬТАТЕ ПОЕДАНИЯ ХИЩНЫМИ РЫБАМИ**

П.В. Головин, М.В. Иванов, Т.С. Иванова, Д.Л. Лайус

*Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра икhtiологии и гидробиологии
e-mail: pasha-golovin@yandex.ru*

Введение

Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* обычно не востребована промыслом, но благодаря эврибионтности, широкому географическому распространению и доступности является популярным объектом исследований. Ее даже называют «супермоделью» эволюционной биологии (Gibson, 2005). Колюшка в Белом море в настоящее время – массовая рыба, она является пищевым конкурентом сельди *Clupea pallasii* и активно поедается атлантической треской *Gadus morhua*, навагой *Eleginus nawaga* и европейским керчаком *Muohoscephalus scorpius* (Bakhvalova et al., 2016). Численность колюшки подвержена значительным колебаниям, которые, возможно, обусловлены изменениями климата (Лайус и др., 2013). Согласно нашим наблюдениям, на нерестилищах в Белом море значительно преобладают самки, а поскольку от соотношения полов зависит популяционная плодовитость (Геодакян, 2011), важно понимать, с чем связано отклонение соотношения полов от равновесного.

В литературе указывается, что высокая смертность самцов в природе может быть обусловлена спецификой их энергетических трат в ходе нереста и неблагоприятными условиями питания (Pike et al., 2007). Другой причиной может являться селективная смертность от хищников. Во время заботы о потомстве самцы колюшки полностью заняты охраной своей территории, практически не питаются, и потому подвергаются высокому риску быть съеденными (van den Assem, 1967). Известны примеры преимущественного поедания самцов колюшки рыбацкими птицами и хищными рыбами, вызванного яркой брачной окраской особей этого пола (Moodie, 1972; Whoriskey, FitzGerald, 1985). Целью данной работы является сравнение смертности самцов и самок трехиглой колюшки от хищников в Белом море.

Материал и методика

Хищных рыб (треска, керчак, ледовитоморская рогатка *Muohoscephalus quadricornis*) ловили в Кандалакшском заливе (губа Сельдяная и пролив Сухая Салма) летом 2015–2016 гг. с помощью жаберных сетей в прибрежной зоне около нерестилищ колюшки. Их желудки вскрывали и подсчитывали непереваренные остатки колюшек. Примерно в 75% случаев сохранность съеденных рыб была очень плохой, что не позволяло определить пол по нерестовой окраске или гонадам, но были доступны кости. Для определения пола по костям была разработана оригинальная методика, описанная в разделе «Результаты».

Соотношение полов в море оценивалось с помощью тяглого невода. Сравнение долей съеденных самцов и самок с их соотношением в море про-

водилось с помощью критерия согласия χ^2 Пирсона. Также, для оценки предпочтений хищников в питании рыбами разного пола рассчитывался индекс элективности E (Ивлев, 1955):

$$E = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i},$$

где r_i – относительное содержание ингредиента i в рационе объекта, p_i – относительное содержание ингредиента i в окружающей среде.

Результаты

Для разработки методики определения пола рыб по форме колючек случайным образом было отобрано и изучено 28 самцов и 30 самок (пол определялся по гонадам). Колючки каждой особи просматривались под микроскопом МБС-10, и им присваивался балл, характеризующий зазубренность – от 1 (слабая зазубренность) до 5 (сильная) (рис. 1). Анализ проводился вслепую, т.е. при просмотре пол особи был неизвестен. Через два дня проводился повторный анализ. Между собой сравнивались баллы, присвоенные первой и второй колючкам, а также повторные оценки первых колючек и повторные оценки вторых колючек. Несовпадение оценок первой и второй колючек в среднем для двух просмотров составило 25%. Вторые колючки были более зазубренные, чем первые у этих же особей (t -критерий Стьюдента, $p=0.009$). Доля несовпадений при повторном определении первых колючек составила 19%, при повторном определении вторых – 7%, т.е. оценка степени зазубренности второй колючки была более надежной, чем первой.

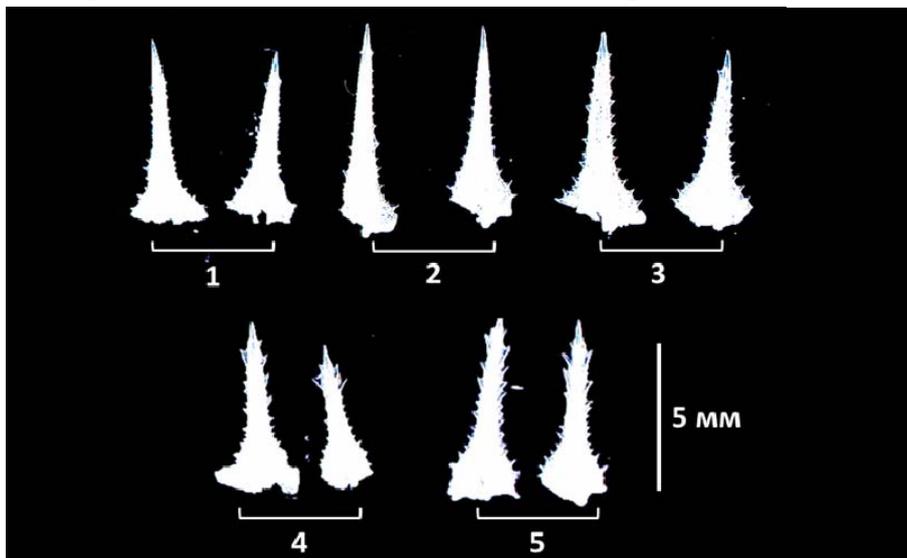


Рис. 1. Шкала степени зазубренности колючек трехиглой колюшки (на рисунке попарно представлены первая и вторая колючка одной особи): 1 – зубчики едва видны, 2 – мелкие зубчики у основания, 3 – мелкие зубчики распределены равномерно, 4 – крупные зубчики расположены на конце колючки, 5 – крупные зубчики распределены равномерно.

Анализ показал, что самкам в основном соответствовали баллы 1, 2 и 3, самцам – 4 и 5, т.е. колючки у самцов были более зазубренными. Определение пола по форме колючек оказалось неправильным лишь для 1 из 28 самцов и для 4 из 30 самок. При этом 3 из этих 4 особей характеризовались типичными «самцовыми» колючками с большим количеством крупных зазубрин. Важно отметить, что эти самки были самыми крупными рыбами в выборке.

Доли самцов и самок колюшки в желудках хищников и в море приведены на рис. 2.



Рис. 2. Доли самок и самцов колюшки в желудках хищников и на нерестилищах.

Хищные рыбы в целом поедали больше самцов, чем самок колюшки (критерий Вилкоксона, $p \leq 0.01$). При этом в популяции доля самок была выше, чем доля самцов (65%). Доля самцов в желудках керчаковых рыб и трески являлась более высокой, чем их доля в море (критерий Пирсона, для керчаковых рыб $p < 0.016 \cdot 10^{-6}$, для трески $p < 0.001$). Судя по положительным значениям индекса элективности питания самцами колюшки (для керчаковых – 0.401, для трески – 0.272), хищные рыбы предпочитали питаться именно самцами.

Обсуждение

Несмотря на то, что при определении пола съеденных колюшек доля несовпадений в оценках доходила до 25%, ни в одном случае они не привели к разному определению пола в разных повторах или в рамках отдельного просмотра пар колючек. Таким образом, наблюдаемые визуальные различия между колючками одной особи не являются существенными и не вызывают сомнений в половой принадлежности рыбы. Хорошее совпадение результатов повторных анализов говорит о том, что выделенные типы колючек достаточно точно описывают особенности формы этой структуры. Показанные нами отличия самцов и самок по форме спинных колючек подтвердили ранее опубликованные результаты (McLennan, McPhail, 1990; Kitano et al., 2007).

Предпочтение самцов колюшки на нерестилищах хищными рыбами может быть обусловлено спецификой поведения самцов колюшки в репродуктивный сезон. Хотя самки несут более значительные энергетические затраты

на репродукцию, физиологическое состояние самцов за время нереста также существенно ухудшается (Chellappa et al., 1989). Охраняя потомство, самцы на нерестилищах ведут себя значительно агрессивнее, чем самки (Arnold et al., 2003), а их яркая окраска способствует привлечению хищников (Moodie, 1972). Преимущественное выедание хищниками самцов во время нереста может приводить к наблюдаемому сдвигу соотношения полов у колюшки в пользу самок, однако для количественной оценки такого эффекта требуется информация о численности хищных рыб, которой мы пока не располагаем.

Таким образом, в результате нашего исследования нам удалось разработать специальную методику определения пола колюшки по спинным колючкам из желудков хищных рыб и показать, что хищные рыбы избирательно выедают на нерестилищах самцов колюшки.

Литература

Геодакян С.В. 2011. Два пола. Зачем и почему? Эволюционная теория пола. – М.: 1–230.

Ивлев В.С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб. Изд. Пищепромиздат – М.: 1–252.

Лайус Д.Л., Иванова Т.С., Шатских Е.В., Иванов М.В. 2013. «Волны жизни» беломорской колюшки. // Природа. Вып. 4.: 43–52.

Arnold K.E., Adam A., Orr K.J., Griffith R and Barber I. 2003. Sex-specific survival and parasitism in three-spined sticklebacks: patterns revealed by molecular analysis. // Journal of Fish Biology. 63: 1046–1050.

Bakhvalova A.E., Ivanova T.S., Ivanov M.V., Demchuk A.S., Movchan E.A and Lajus D.L. 2016. Long-term changes in the role of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the last century. // Evolutionary Ecology Research. 3: 301–457.

Chellappa S., Huntingford F.A., Strang R.H and Thomson R.Y. 1989. Annual variation in energy reserves in male three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. (Pisces, Gasterosteidae). // Journal of Fish Biology. 35: 275–286.

Gibson G. 2005. The synthesis and evolution of a supermodel. // Science. 307: 1890–1891.

Kitano J., Mori S., Peichel C.L. 2007. Sexual Dimorphism in the External Morphology of the Threespine Stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). // The American Society of Ichthyologists and Herpetologists. 2: 336–349.

McLennan D.A., McPhail J.D. 1990. Experimental investigations of the evolutionary significance of sexually dimorphic nuptial colouration in *Gasterosteus aculeatus* (L.): the relationship between male colour and female behavior. // Canadian Journal of Zoology. 68: 482–492.

Moodie, G.E.E. 1972. Predation, natural selection and adaptation in an unusual threespine stickleback. // Heredity. 28(2): 155–167.

Pike T.W., Blount J.D., Bjerkgeng B., Lindström J. and Metcalfe N.B. 2007. Carotenoids, oxidative stress and female mating preference for longer lived males. // Proceedings of the Royal Society. 274: 1591–1596.

van den Assem J. 1967. Territory in the Three-Spined Stickleback *Gasterosteus aculeatus* L.: An Experimental Study in Intra-Specific Competition. // Behaviour. Supplement. 16: 1–164.

Whoriskey F.G., FitzGerald G.J. 1985. The effects of bird predation on an estuarine stickleback (Pisces: Gasterosteidae) community. // Canadian Journal of Zoology. 63: 301–307.

**БЕЛОМОРСКАЯ ГОРБУША:
АДАПТАЦИЯ, ГЕНЕТИКА, ДЕМОГРАФИЯ**

Н.В.Гордеева

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, г. Москва, Россия
e-mail: ribka04@mail.ru

Представлены результаты популяционно-генетического мониторинга беломорской горбуши линии нечетных лет (поколения 8–15) и линии четных лет (поколения 1, 2, 9, поддерживаемые заводским воспроизводством). В многочисленной популяции линии нечетных лет отмечается значительное увеличение абсолютной плодовитости, но при этом сокращение генетической изменчивости в сравнении с родительской популяцией р. Олы (Магаданская обл.), небольшой эффективной численностью и относительно большим показателем родства среди рыб одного поколения. Снижение эффективной численности происходит вследствие возросшей варiances репродуктивного успеха производителей и неодинаковой выживаемости потомства различных семей, что подразумевает направленный отбор в ходе адаптации к субоптимальным условиям воспроизводства в новом ареале. В линии четных лет, несмотря на малочисленные возвраты и преимущественно заводское происхождение исследованных поколений, уровень генетической изменчивости практически не отличим от родительской популяции.

Введение

Популяция тихоокеанского лосося – горбуши на Европейском севере России образовалась в результате перевозок искусственно оплодотворенной икры из реки Олы (Магаданской обл.) в 1985–1998 гг. после многолетних безуспешных попыток натурализовать более южную Сахалинскую горбушу (Карпевич и др., 1991). Поскольку большинство интродукций анадромных лососей, предпринятых на протяжении прошлого века, закончились неудачей (Withler, 1982; Nagache, 1992), акклиматизированная в бассейне Белого моря горбуша представляет уникальный материал для изучения адаптации лососевых рыб. При этом, вследствие того, что из-за строго двухлетнего жизненного цикла и однократного нереста горбуша представлена двумя репродуктивно изолированными линиями, эволюция которых протекает независимо друг от друга на протяжении тысяч поколений, переселение горбуши линиями четных и нечетных лет нереста можно рассматривать как два параллельных эксперимента. Несмотря на то, что обе переселенные в новый ареал линии происходили из одной и той же реки Олы и должны быть приспособлены к ее условиям одинаково, их интродукции показали совершенно разные результаты. Единственная интродукция линии нечетных лет в 1985 г. положила начало успешно воспроизводящейся в новом ареале популяции промысловой численности. Иная картина наблюдалась после интродукций линии четных лет из р. Ола – четыре перевозки в 1984, 1986, 1996 и 1998 г. не дали ощутимого результата и в настоящее время по четным годам в реки нового ареала заходит очень небольшое число рыб. Ранее на основании анализа результатов интродукций горбуши на европейском севере России, в США и Канаде позволил сделать вывод о неодинаковой адаптивной пластичности линий четных и нечетных лет нереста (Гордеева, 2010; Gordeeva, Salmenkova, 2011).

Ранее у акклиматизированной горбуши были показаны изменения во внешней морфологии, плодовитости, жизненном цикле, а также в популяционно-генетических характеристиках, оцененных с помощью маркеров, имеющих различную селективную ценность: аллозимов, мтДНК, микросателлитов и генов главного комплекса гистосовместимости (Gordeeva, Salmenkova, 2011; Гордеева и др., 2015). В настоящей работе, с использованием последних данных 2013–2016 гг., проведена оценка репродуктивных и генетико-демографических параметров популяций горбуши поколений четной и нечетной линии и их связь с адаптивными процессами.

Материал и методы

Материал представлен выборками, собранными на р. Умбе (бассейн Белого моря, Терский берег Кольского п-ва) в 2013 (96 экз.), 2015 (60 экз.) и 2016 (70 экз.) годах. Также использованы собственные данные 2000–2011 гг. (Gordeeva, Salmenkova, 2011; Гордеева и др. 2015). Абсолютная плодовитость определена у 46 самок в 2013 г. и у 22 самок в 2015 г. Генетическую изменчивость оценивалась с помощью восьми микросателлитных локусов (Gordeeva, Salmenkova, 2011). Рассчитывались оценки среднего числа аллелей на локус *A* (скорректированные по минимальному размеру выборки), число уникальных аллелей на локус *Apr* и величина ожидаемой гетерозиготности *He* в программах FSTAT 2.9.3.2 (Goudet, 2001) и HP-RARE (Kalinowski, 2005). Коэффициенты родства и наиболее вероятный характер родственных взаимоотношений между особями были определены с помощью программы ML-RELATE (Kalinowski et al., 2006). Различия всех показателей между линиями беломорской горбуши оценивались с помощью ANOVA с последующим тестом Тьюки. Оценка изменчивости частот аллелей в поколениях проводилась с помощью индексов F_{ST} (Weir, Cockerham, 1984), рассчитанных в программе GENEPOP 4.2.1 (Raymond, Rousset, 1995). Эффективный размер *Ne* популяций линий четных и нечетных лет оценивали двумя способами (Гордеева и др., 2015) в программе NeESTIMATOR (Peel et al., 2004).

Результаты и обсуждение

В 2013 г. средняя абсолютная плодовитость самок составила 1833 ± 51 , а в 2015 г. 1898 ± 85 икринок, что не отличается от оценок, полученных для предыдущих поколений, и подтверждает тренд на значительное (20%) увеличение плодовитости по сравнению с популяцией-донором (Гордеева и др., 2015). Вместе с отмечавшимся преобладанием самок (до 70%; Гордеева и др., 2015), это свидетельствует об увеличении репродуктивного потенциала беломорской популяции линии нечетных лет.

Показатели генетического разнообразия в выборках нечетных лет демонстрируют снижение в сравнении с популяцией р. Олы: *Acorr* 9.3 ± 0.08 , *Apr* 0.06 ± 0.02 и *He* 0.739 ± 0.003 . При этом в линии четных лет за девять поколений соответствующие показатели остались на том же уровне, что и в родительской популяции, или снизились незначительно: *Acorr* 12.1 ± 0.07 , *Apr* 0.40 ± 0.03 , *He* 0.769 ± 0.006 . Все показатели между линиями четных и нечетных лет различались достоверно ($p < 0.05$). Между выборками разных лет в линии четных лет не прослеживалось значимых различий в частотах аллелей, в отличие от линии нечетных лет (F_{ST} : 0.005 ± 0.002 против 0.015 ± 0.002). Генетически эффективная численность *Ne*, вычисленная двумя способами, за 8 поколений нечетных лет, составила 99 и 146 особей, а за 9 поколений четных лет – почти в три раза больше – 287 и 565 особей. При этом учтенный

возврат горбуши в реку Умбы в нечетные годы доходил 36557, а в четные годы всего лишь до 1228 рыб, причем все они имели исключительно заводское происхождение. Средние коэффициенты родства в линии нечетных лет оказались выше, чем в линии четных лет: 0.072 ± 0.002 и 0.065 ± 0.003 . Доля сибсов и полусибсов также выше в популяции нечетных лет – в среднем, $1.22 \pm 0.1\%$ и $12.7 \pm 0.3\%$ против $0.9 \pm 0.2\%$ и $10.4 \pm 0.5\%$, причем по последнему показателю популяции смежных лет различались достоверно ($p = 0.004$).

Таким образом, можно заключить, что, несмотря на значительную ценовую численность беломорской линии нечетных лет и увеличение плодовитости ее популяции, варианта репродуктивного успеха производителей очень велика, а потомство отдельных семей имеет неодинаковую выживаемость, скорее всего, в ранний период развития, когда смертность особенно велика. Эти факторы сильно снижают генетически эффективную численность, что, в свою очередь, находит свое отражение в снижении генетической изменчивости и в возрастании влияния генетического дрейфа на изменчивость в нейтральных микросателлитных локусах. Все вместе может свидетельствовать о сильном направленном отборе в линии нечетных лет, означающего адаптацию к достаточно неблагоприятным условиям воспроизводства в новом ареале. Очевидно, подобных процессов в линии четных лет не происходит.

Автор благодарен директору и главному рыбоводу Умбского рыбоводного завода А.Н. Ульянову и А.Н. Баланиной за интерес к работе и всемерную поддержку. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект №15-04-08894)

Список литературы

- Гордеева Н.В. 2010. Беломорская горбуша: итоги и перспективы акклиматизации. // Рыбное хозяйство, № 5: 65–68.
- Гордеева Н.В., Салменкова Е.А., Прусов С.В. 2015. Динамика биологических и популяционно-генетических показателей у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, вселенной в бассейн Белого моря. // Вопросы Ихтиологии, Т. 55, № 1, с. 45–53.
- Карпевич А.Ф., Агапов В.С., Магомедов Г.М. 1991. Акклиматизация и культивирование лососевых рыб-интродуцентов. – М.: 208.
- Gordeeva N.V., Salmenkova E.A. 2011. Experimental microevolution: transplantation of pink salmon into the European North. // Evolutionary Ecology, V. 25: 657–679.
- Harache Y. 1992. Pacific salmon in Atlantic waters. // ICES Marine Science Symposium, V. 194: 31–55.
- Kalinowski S.T. 2005. HP-Rare 1.0: a computer program for performing rarefaction on measures of allelic richness. // Molecular Ecology, V. 15: 187–189.
- Kalinowski S.T., Wagner A.P., Taper M.L. 2006. ML-Relate: a computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship. // Molecular Ecology Notes, V. 6: 576–579.
- Raymond M., Rousset F. 1995. GENEPOP. Version 1.2: Population genetics software for exact tests and ecumenicism. // Heredity, V. 75: 248–249.
- Weir B.S., Cockerham C.C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure // Evolution, V. 38: 1358–1370.
- Withler F.C. 1982. Transplanting Pacific salmon. // Canadian Technical Report of Fishery and Aquatic Science, V. 1079: 1–27.

Интернет-источники

- Goudet J. 2001. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9.3.1). Available from <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>.
- Peel D., Ovenden J.R., Peel S.L. 2004. NeEstimator: software for estimating effective population size (version 1.3). Queensland Government, Department of Primary Industries and Fisheries. <http://www2.dpi.qld.gov.au/fishweb/13887.html>.

**РЕПРОДУКТИВНАЯ ЭКОЛОГИЯ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ
ARCTICA ISLANDICA LINNAEUS В БЕЛОМ МОРЕ**

**А.С. Григорьева,¹ А.В. Герасимова,¹ Л.П. Флячинская,²
А.А. Диамант,¹ Н.В. Максимович¹**

¹Санкт-Петербургский государственный университет, Россия;

²Зоологический Институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

e-mail: scor-pion777@mail.ru

Изучение закономерностей воспроизводства популяций морских двустворчатых моллюсков является одним из ключевых моментов в формировании модельных представлений об их организации. И сегодня далеко не для всех массовых видов *Bivalvia* имеются данные о параметрах репродуктивного цикла популяций – цикла воспроизводства пула половозрелых особей популяции. Значимым этапом в нем является цикл гаметогенеза половозрелых особей – совокупность последовательных явлений в сезонной динамике развития гонад.

В последние десятилетия бореальные двустворчатые моллюски *Arctica islandica* Linnaeus приобрели известность благодаря принадлежащим им двум рекордам – максимальной продолжительности жизни среди неколониальных животных – более 400 лет и крайне медленной скорости роста взрослых организмов. К настоящему времени достаточно хорошо изучены географическое распространение, биологические, экологические и физиологические особенности популяций данного вида, правда, в основном североатлантических, североморских и балтийских. Демэкология *A. islandica* на северо-восточной границе ареала вида (Баренцево, Белое моря) исследована значительно хуже. Белое море является восточной границей ареала арктик, где местные условия, прежде всего соленостные градиенты, существенно отличаются от местообитаний *A. islandica* в других морях. При этом в Белом море поселения данного вида обнаружены почти повсеместно. Известно, что скорость роста, продолжительность жизни этих моллюсков в Белом море значительно ниже, чем в северо-атлантических водах, Баренцевом и Северном морях (Begum et al., 2009). Соответственно, есть основания предполагать и специфику репродуктивной экологии беломорских арктик. На сегодняшний день известна только одна работа, посвященная половому циклу *A. islandica* в Белом море (Кауфман, 1977). Хотя З.С. Кауфман и указывал на иные температурные условия нереста арктик в Кандлакшском заливе по сравнению с северо-атлантическими популяциями и предположил, что беломорская популяция данного вида представляет особую физиологическую расу, приспособившуюся к местным суровым условиям, особи которой нерестятся при температуре воды 2–6 °С, есть сомнения в правомочности данного утверждения. Прежде всего, моллюски для исследования были собраны с глубин 25–30 м, не самых характерных для массовых поселений данного вида. В Белом море стабильные поселения с наибольшей численностью особей *A. islandica* формируют на глубинах 10–15 м, где термогалинные условия существенно отличаются от таковых на глубинах более 20 м. Соответственно, данная работа направлена на пополнение наших знаний о цикле

гаметогенеза беломорских *A. islandica*. Особое внимание уделено межгодовым смещениям в сезонной динамике развития гонад.

Материал собран на базе Морской Биологической Станции Санкт-Петербургского Государственного университета, расположенной в устье губы Чупа (Кандалакшский залив, Белое море). Изучение цикла гаметогенеза *A. islandica* проведено по итогам исследований в весенне-летний сезон в 1983, 1984, 2011 и 2015 гг. Во все годы наблюдений моллюски были пойманы с помощью драги в устьевой части губы у острова Матренин на глубинах 10–15 м. Из дражных сборов отбирали особей размерами более 30 мм. В 1983, 1984 и 2011 гг. арктик собирали с интервалами 7–27 дней, начиная с последней декады мая (со второй декады июня в 2011 году) до середины августа (только в 1984 и 2011 гг.). В 1983 году дополнительно были пойманы особи *Arctica islandica* в начале октября. В 2015 г. материал собран только в конце июля и середине августа для уточнения состояния гонад моллюсков в конце летнего периода. Общий объем материала за все годы наблюдений составил 297 особей, гонады которых обработаны гистологически. В результате микроскопического анализа гистологических срезов гонад моллюсков определяли стадии зрелости гонад в каждую дату наблюдения. В данной работе принята пятибалльная шкала зрелости гонад, примененная для описания репродуктивного цикла *A. islandica* у северо-западного побережья Исландии (Thorarinsdottir, 2000): ранняя активная стадия (I), поздняя активная стадия (II), преднерестовая стадия (III), нерест (IV) и посленерестовая стадия (V). Все гистологические препараты были сфотографированы при увеличениях $\times 100$ и $\times 400$ с помощью оснащенной цифровой камерой микроскопа Leica. По фотографиям с использованием программы ImageJ оценивали размерные характеристики ооцитов. Всего было измерено 2550 ооцитов. Регулярные измерения температуры придонной воды в месте сбора материала не производились. Однако в непосредственной близости к району исследования сотрудники биологической станции Зоологического института РАН с 1957 года проводят ежедекадные круглогодичные наблюдения за температурой воды на разных глубинах («Многолетний мониторинг гидрологии и зоопланктона в Белом море: Картеш Д1») Благодаря любезно предоставленным ими материалам и данным наших наблюдений появилась возможность сопоставить ход гаметогенеза *A. islandica* с изменениями температурного режима.

В результате анализа цикла гаметогенеза *A. islandica* в 1983, 1984 и 2011 годах было показано следующее:

1. До конца мая состояние гонад большинства проанализированных особей (60–80%) соответствовало первой стадии зрелости. У самок ооциты относительно мелкие, их диаметр, как правило, не превышал половины от максимального (60–70 мкм), прикреплены ооциты к стенкам ацинусов с помощью стебельков.

2. До конца июня и в начале июля состояние гонад большинства особей соответствовало второй стадии зрелости. Отмечено уменьшение соединительной ткани между ацинусами, просветы ацинусов еще относительно свободны. Ооциты крупнее, чем на предыдущей фазе, но в основном по-

прежнему прикреплены к стенкам ацинусов. Изредка отмечены зрелые неприкрепленные ооциты.

3. В конце июня – в первой половине июля всех лет наблюдений состояние гонад большинства моллюсков находилось в состоянии перехода к третьей стадии зрелости, наиболее характерной для особей второй половины июля. У самок просветы ацинусов заполнены крупными, отделенными от базальной мембраны ооцитами. Большинство ооцитов на этой стадии достигали максимальных размеров – более 60 мкм.

4. Моллюски, состояние гонад которых соответствовало стадии частичного нереста, отмечены во все годы наблюдений в основном начиная со второй половины июля и до октября (данные 1983 г.). В этот период наблюдалось частичное опустошение ацинусов, в ряде случаев отмечена резорбция невыметанных ооцитов. В отличие от сроков нереста температурные условия данного процесса в разные годы несколько различались: в 1983 от 9.5 до 11°C, в 1984г. – 13–14 °C, а в 2011 г. – 9.3–15 °C.

5. В середине августа 1984 г. состояние гонад почти 70% особей соответствовало посленерестовой фазе (V), особи на данной стадии зрелости преобладали и в октябре 1983 г. (около 90%). На этой стадии ацинусы в значительной степени опустошены, имелось незначительное количество невыметанных гамет. В ряде случаев гонады в значительной степени заполнены соединительной тканью. В августовских сборах в 2011 году было поймано всего 6 моллюсков подходящего размера, из которых только две самки. Состояние гонад всего одной самки и одного самца соответствовало посленерестовой стадии, гонады остальных особей были на стадии частичного нереста.

Таким образом, по результатам трех лет наблюдений нам не удалось выявить значительных межгодовых смещений в цикле гаметогенеза *A. islandica* не смотря на некоторые различия температурных условий разных лет. Диапазон значений температуры воды, при котором осуществлялась основная нерестовая активность представителей данного вида в Белом море, оказался сравнительно широк (9–15°C) и в целом соответствовал таковому для популяций *A. islandica* в водах Северной Атлантики. Размеры зрелых ооцитов (как средние, так и максимальные) у беломорских арктик также соответствовали аналогичным данным северо-атлантических популяций. Максимальный диаметр ооцитов по нашим материалам составил 92–95 мкм, в основной массе зрелые ооциты имели размеры 60–70 мкм. Соответственно, на данном этапе исследований у нас нет оснований рассматривать беломорскую популяцию *Arctica islandica* как особую репродуктивную физиологическую расу.

Тем не менее, результаты наблюдений за ходом гаметогенеза арктик в конце июля – середине августа 2015 года показали, что климатические условия все же могут привести к значительным межгодовым смещениям в сроках нерестовой активности моллюсков. Лето 2015 года оказалось достаточно холодным, и в конце июля вода на глубинах 10–15 м прогрелась лишь до 7°C. В итоге гонады большинства пойманных животных находились в состоянии перехода к третьей стадии зрелости, и не было обнаружено ни одной особи в состоянии частичного вымета гамет. Лишь половина измеренных ооцитов достигала размеров более 60 мкм. Моллюски в состоянии частичного вымета

гамет были обнаружены только в середине августа по достижению температуры придонной воды 10°C, однако их количество уступало числу арктик с гонадами на третьей стадии зрелости (40 и 60% соответственно). Всего одна особь была в посленерестовом состоянии. На данном этапе исследований мы можем только гадать, какие последствия для формирования новой генерации *A. islandica* может иметь столь поздний нерест, не приводит ли это к почти полной утрате пополнения, и насколько часто наблюдаются подобные ситуации.

Список литературы

Кауфман, З.С. 1977. Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных. – Л.: 1–265.

Begum, S., Basova, L., Heilmayer, O., Philipp, E.E.R., Abele, D., Brey, T. 2010. Growth and Energy Budget Models of the Bivalve *Arctica islandica* at Six Different Sites in the Northeast Atlantic Realm. // *Journal of Shellfish Research*. Vol. 29. № 1: 107–115.

Thorarinsdottir, G.G. 2000. Annual gametogenic cycle in ocean quahog, *Arctica islandica* from north-western Iceland. // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. Vol. 80: 661–666.

**КОЛЛЕКЦИЯ МИКРОМИЦЕТОВ, ВЫДЕЛЕННЫХ
ИЗ ЗАБОЛАЧИВАЮЩИХСЯ ВОДОЕМОВ
В ОКРЕСТНОСТЯХ БЕЛОМОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ
ИМЕНИ Н.А. ПЕРЦОВА**

О.А. Грум-Гржимайло,¹ Е.Н. Биланенко²

¹*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова*

²*Кафедра микологии и альгологии
e-mail: olgrgr@wsbs-msu.ru*

Изучение грибов на Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова Московского университета им. М.В. Ломоносова началось в 1961 году, с тех пор Беломорская биостанция – основной центр микологических исследований в регионе. Основными направлениями стали исследования биоразнообразия и экологии грибов морских, литоральных и почвенных экосистем (Vubnova et al., 2014). В 2007 году мы начали изучать культивируемые микромицеты в уникальных по происхождению торфяниках верховых болот в окрестностях биостанции. Они образовались вследствие постоянного послеледникового поднятия суши в данной местности путем отделения от моря и постепенного заболачивания (Грум-Гржимайло, Биланенко, 2008; 2010; 2012а, б; 2013; 2015; Bilanenko, Grum-Grzhimaylo, 2016; Grum-Grzhimaylo et al., 2016). Наши исследования начались с уже сформировавшихся болот и постепенно охватили заболачивающиеся водоемы, находящиеся на разных стадиях отделения от моря. К настоящему времени нами собрана коллекция культивируемых микромицетов, которая охватывает 183 таксона грибов, выделенных из разных компонентов заболачивающихся водоемов в окрестностях биостанции (оз. Верхнее, оз. Круглое, Ершовские озера и оз. Кисло-Сладкое). Оз. Верхнее в настоящее время представляет собой болото верхового типа, оз. Круглое – болото аапа типа, в обоих торфяниках рН образцов торфа и ила варьировало от 4.1 до 6.5. Озера Ершовские (Верхнее и Нижнее) расположены на месте пролива, в прошлом отделяющего остров от суши (сейчас это полуостров Киндо). Оз. Верхнее Ершовское обособилось от моря раньше и сейчас представляет собой болото переходного типа, значение рН образцов торфа и ила 5.5. Оз. Нижнее Ершовское уже потеряло связь с морем, однако в нем еще сохраняется придонный слой соленой воды, значения рН образцов ила варьировали от 5.5 до 8.0. Оз. Кисло-Сладкое расположено совсем рядом с морем и пока не потеряло с ним связь: во время приливов и нагонов морская вода поступает в озеро. В то же время с материка в него впадает пресный ручей, что способствует постоянному опреснению. Озеро Кисло-Сладкое совмещает в себе свойства как морского, так и пресного водоема, а его литоральная зона представляет собой мозаичную структуру, в которой чередуются зоны с различными типами грунта, варьирующими значениями рН от 5.0 до 8.5 и различными растительными сообществами. Для исследования микобиоты этого озера были отобраны образцы придонного ила с разных глубин и грунта из разных точек на побережье и литорали.

Комплексы грибов, выделенных из разных компонентов водоемов, отличаются по видовому составу и охватывают виды, типичные как для верховых болот, так и для моря (Грум-Гржимайло О.А., Биланенко Е.Н., 2015; Grum-Gzhimaylo et al., 2016). Коллекция включает виды с разными типами адаптации к факторам стресса, среди которых специфический субстрат – сфагновые мхи с их фунгицидными свойствами, недостаток кислорода, часто пониженные значения pH и температуры.

Одной из главных задач исследования грибов торфяников состояла в установлении их современного таксономического статуса. Для этого были изучены морфолого-культуральные признаки с применением светового и сканирующего электронного микроскопов, проведен молекулярно-генетический и филогенетический анализы, исследованы некоторые особенности физиологии грибов. На основании этих комплексных данных показано, что основная часть изолятов коллекции относится к отд. *Ascomycota* (137 таксонов), классам *Dothideomycetes*, *Eurotiomycetes*, *Leotiomycetes*, *Saccharomycetes* и *Sordariomycetes*. С помощью молекулярных методов установлена таксономическая принадлежность большей доли стерильных изолятов, среди которых была выявлена и до настоящего времени поддерживается в коллекции группа грибов из отд. *Basidiomycota*. Небольшая доля изолятов коллекции относится к отд. *Zygomycota*.

Установление типа адаптации грибов к фактору внешнего pH позволило систематизировать критерии для разграничения групп грибов по отношению к этому фактору. В нашей коллекции представлены облигатные ацидофилы, растущие в диапазоне значений pH от 3 до 7 (8), с оптимальными для роста значениями pH 3–6; факультативные ацидофилы, которые растут в широком, от 4 (3) до 9 (10), диапазоне значений pH с оптимумом в кислой области (4–6); нейтрофилы, для которых характерен оптимум значения pH в около-нейтральной области (pH 6–8) и факультативные алкалофилы, растущие в широком диапазоне значений pH (от 3–4 до 10) с оптимумом в области щелочных значений (pH 8–9).

На базе коллекции продолжают исследования по выявлению особенностей физиологии грибов, среди которых изучение роста изолятов на средах с разными источниками углерода и в условиях микроаэрофилии, а также способности разлагать сфагновые мхи, что дает возможность оценить вклад грибов в процесс торфообразования.

Коллекция активно используется на кафедре микологии и альгологии МГУ для учебных целей в рамках курса практических занятий по физиологии грибов, на практических занятиях по изучению морфологии и ультраструктуры клеток грибов и водорослей методами световой и электронной микроскопии.

Не менее важной задачей является дальнейшее расширение коллекции за счет выделения новых изолятов грибов, обитающих в переходных от моря к суше экотопах. Часть изолятов коллекции за последние годы успешно депонирована во Всероссийскую коллекцию микроорганизмов (ВКМ), а отсекуированные последовательности участков генома сданы в Генбанк.

Полевые исследования по сбору материала были поддержаны грантом РФФИ № 15-29-02553 офи_м (Грум-Гржимайло), работа с культурами и физиологические исследования грибов – грантом РФФИ № 14-50-00029 (Биланенко, Грум-Гржимайло), депонирование образцов произведено в рамках гостемы АААА-А16-116021660077-3 (Грум-Гржимайло, Биланенко).

Список литературы

Грум-Гржимайло О. А., Биланенко Е. Н. 2008. Микромицеты торфяников верховых болот на побережье Кандалакшского залива в окрестностях ББС МГУ. // Материалы научной конференции, посвященной 70-летию Беломорской биологической станции МГУ: Сборник статей. – М.: 233–239.

Грум-Гржимайло О.А., Биланенко Е.Н. 2010. Микроскопические грибы как компонент экосистемы верховых болот. // Микология и фитопатология. Т. 44. Вып. 6.: 485–496.

Грум-Гржимайло О.А., Биланенко Е.Н. 2012а. Комплексы микромицетов верховых болот побережья Кандалакшского залива Белого моря. // Микология и фитопатология. Т. 46. Вып. 5: 297–305.

Грум-Гржимайло О.А., Биланенко Е.Н. 2012б. Микромицеты озера Кисло-Сладкое – отделяющегося водоема Белого моря. // Современная микология в России (Материалы 3-го Съезда микологов России). – М. Т. 3: 204.

Грум-Гржимайло О.А., Биланенко Е.Н. 2013. Микромицеты озера Кисло-Сладкое – отделяющегося водоема Белого моря. // Морская биология, геология, океанология – междисциплинарные исследования на морских стационарах. (Материалы научной конференции посвященной 75-летию Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова 27 февраля – 1 марта) – М.: 79.

Грум-Гржимайло О.А., Биланенко Е.Н. 2015. Микромицеты отшнуровывающихся от Белого моря водоемов на примере озера Кисло-Сладкое. // Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов Северной Евразии (Материалы Всерос. конф. с международным участием). – Екатеринбург: 63–66.

Bilanenko E.N., Grum-Grzhimaylo O.A. 2016. The comparative analysis of the cultured micromycetes in oligotrophic peatlands of natural biosphere reservations located in the northern and central parts of Russia. // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 1. Вып. 2: 90–95.

Bubnova E.N., GrumGrzhimaylo O.A., Konovalova O.P., Marfenina O.E. 2014. Fifty Years of Mycological Studies at the White Sea Biological Station of Moscow State University: Challenges, Results, and Outlook. // Moscow University biological sciences bulletin, Allerton Press (New York, N.Y., United States). 69(1): 23-39. DOI: 10.3103/S0096392514010039.

Grum-Grzhimaylo O.A., Debets A.J.M., Bilanenko E.N. 2016. The diversity of microfungi in peatlands originated from the White Sea. // Mycologia. Myc. Soc. of America: 108: 233–254. DOI: 10.3852/14-346.

ПЕРИФИТОН ОЗЕРА КРИВОЕ (ББС, М. КАРТЕШ)

Ю.И. Губелит

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

e-mail: gubelit@list.ru

Введение

Термин «перифитон» появился достаточно давно и включает широкий спектр организмов, обитающих на погруженных субстратах, но в последние годы в лимнологии этот термин стал употребляться с акцентом на водорослевые сообщества (Håkanson and Boulion, 2002; Vadeboncoeur et al., 2006). Ряд исследователей неоднократно отмечал важную экологическую роль сообществ перифитона и определял их, как «биогеохимические реакторы», работающие на солнечной энергии, «системы раннего предупреждения» изменений условий среды и «клады биоразнообразия» (Larned, 2010). Недавние исследования показали, что перифитон может играть значительную роль в продуктивности озерных экосистем (Håkanson and Boulion, 2002; Vadeboncoeur et al., 2006, 2011, 2014, Brothers et al. 2013). Было отмечено, что, несмотря на долгую историю исследований, знания о функциональных характеристиках озерного перифитона до сих пор остаются рудиментарными (Lowe, 1996). В недавнем обзоре (Cantonati and Lowe, 2014) было показано, что количество статей по озерному фитопланктону превышает таковое для перифитона на порядок, а среди всех перифитонных исследований, количество работ по речному перифитону дважды превышает число работ по озерному перифитону. Поэтому исследования функциональных характеристик озерного перифитона до сих пор остаются актуальными.

Район исследования

Озеро Кривое расположено в Северной Карелии, в бассейне Чупинской губы Кандалакшского залива Белого моря, 30 км южнее Полярного круга. Оно образовалось на месте постепенно опреснившегося залива моря. Уровень озера приблизительно на 6 м выше уровня моря. Площадь озера около 0.5 км², длина 1800 м, ширина 450 м, водосборная площадь 2.1 км² (Биологическая продуктивность..., 1975).

Экосистема озера изучалась ранее в 1968–69 гг. и через 30 лет, с 2002 по 2014 год, работы были продолжены. Водоросли перифитона озера Кривого стали изучаться впервые только в 2003 году.

Материал и методы

Пробы отбирались в июле и сентябре с 2003 по 2006 гг. с каменистого и растительного (тростник, осока) субстратов на глубине 0.5 м, а также в июле 2009 по 2014 гг. Вертикальная съемка с глубин от 0.5 до 5 м проводилась в 2006–2008 гг. с помощью водолаза. Подсчет и определение водорослей производились в камере Нажетта. Первичная продукция перифитона определялась с помощью метода Винклера после экспозиции светлых и темных склянок.

Состав доминирующих видов

В перифитоне озера Кривого было обнаружено более 100 видов водорослей из 6 отделов, из них доминировали виды из отделов Bacillariophyta, Chlorophyta, Cyanophyta. На глубине 0.5 м состав доминирующих видов из отдела диатомовых был практически неизменным на всех субстратах (*Achnanthes brevipes*, *Achnanthidium minutissimum*, *Cymbella ventricosa*, *Epithemia sorex*, *Gomphonema acuminatum*, *Rhopalodia gibba*, *Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa*) и почти не менялся в течение сезона. Исключение составил вид *Diatoma elongatum*, который в июле присутствовал как в планктоне, так и в перифитоне и в сентябре ушел из доминирующего комплекса.

Что касается зеленых водорослей, то на каменистом субстрате в июле доминировали два вида *Bulbochaete* sp. и *Coleochaete pulvinata*. В августе происходила частичная смена: *C. pulvinata* ушла из доминантов, и ей на смену пришли *Chaetophora elegans* и *Rhizoclonium* sp. На растительном субстрате в июле доминировали *Mougeotia* sp. и *Spirogyra* sp., осенью к ним прибавились еще 4 вида: *Bulbochaete* sp., *C. pulvinata*, *Cosmarium obtusatum* и *Oedogonium* sp.

Цианобактерии были в составе доминирующего комплекса только на каменистом субстрате. Летом доминирующими видами были *Aphanothece microscopica*, *Gloeocapsa minuta*, *Scytonema subtile*, *Stygonema mamillosum*, *Rivularia coadunata*, *Tolypothrix distorta*, *T. elenkinii*. Осенью в доминирующем комплексе остались только *S. subtile*, *T. distorta*, *T. elenkinii*.

На различных глубинах комплекс доминирующих видов также изменялся. Как было указано выше, пробы с камней на глубинах до 5 м брались только в июле. Из зеленых водорослей на глубине 0.5 доминировали только 2 вида (см. выше), но на глубине 1 м уже наблюдалась смена доминирующих видов на *Oedogonium* sp. и *Ulothrix zonata*. На глубине 1.5 м среди доминантов появилась *Mougeotia* sp. и на глубине 2 м зеленые водоросли исчезли из доминирующего комплекса.

Как было указано выше, на глубине 0.5 м было обнаружено 6 доминирующих видов цианобактерий. Но уже на глубине 1 м остались только *A. microscopica*, *G. minuta*, *T. distorta* и *T. elenkinii*. Начиная с глубины 2 м *T. distorta* ушел из комплекса доминирующих видов, а на глубине 3 м был только один доминирующий вид – *Microchaete tenera*. На 5 м, цианобактерии, несмотря на значительный вклад в биомассу (22%), не были отмечены в составе доминирующих видов.

Биомасса и первичная продукция водорослей перифитона

На всех субстратах наблюдалось увеличение биомассы фитоперифитона к сентябрю. На растительном субстрате она увеличивалась от 1.7 ± 0.3 до 13.6 ± 6 г сырого веса/м² субстрата, на камнях – с 54 ± 6.3 до 135 ± 9.6 г/м².

Доля каждого отдела в биомассе тоже менялась. На каменистом субстрате в июле доля диатомовых и цианобактерий составила 49 и 44%, соответственно. Доля зеленых водорослей составила 7%. Осенью доля диатомовых водорослей уменьшилась до 19%, доля зеленых возросла до 31%, а цианобактерий до 50%.

На растительном субстрате в июле вклад диатомовых водорослей в общую биомассу мог достигать 65% на тростнике и 80% на осоке, в то время как доля

зеленых была 15% на осоке и 18% на тростнике, а цианобактерий – 2% на тростнике и 5% на осоке. Также на тростнике существенный вклад в биомассу (4% в июле и 24% в сентябре) вносили динофитовые. Осенью доля диатомовых снижалась до 40% на тростнике и до 10% на осоке, в то же время значительно вырос вклад зеленых водорослей (до 21% на тростнике и до 87% на осоке). Что касается цианобактерий, то их доля в общей биомассе увеличилась на тростнике до 13%, и уменьшилась на осоке до 1%.

Биомасса фитоперифитона на каменистом субстрате уменьшалась с глубиной (рис. 1).

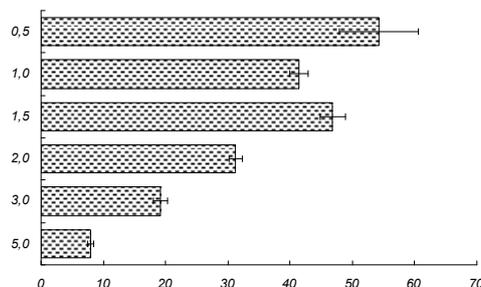


Рис. 1. Средняя биомасса фитоперифитона озера Кривого на разных глубинах. По оси абсцисс – биомасса, г/м²; по оси ординат – глубина, м. Горизонтальные штрихи – статистическая погрешность.

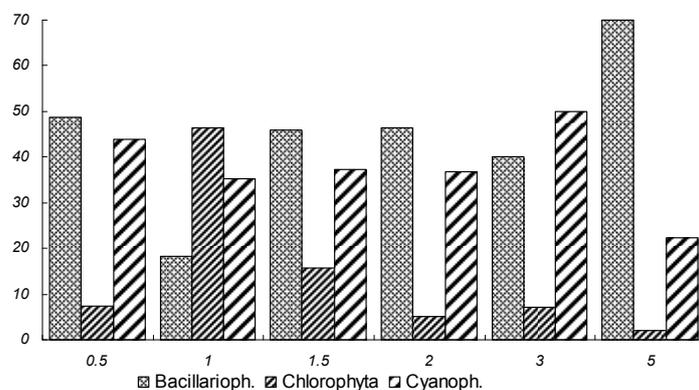


Рис. 2. Соотношение между доминирующими отделами водорослей по глубинам. По оси абсцисс – глубина, м; по оси ординат – доля по биомассе, %.

Средняя биомасса фитоперифитона на каменистом субстрате в июле на глубинах от 0 до 5 м составила 33.5 ± 6.5 г/м² субстрата.

Процентное соотношение в биомассе между доминирующими отделами водорослей на разных глубинах тоже было различным (рис. 2). Так, доля зеленых водорослей в биомассе была максимальной на глубине 1 м (48% от общей), но на глубинах 2–3 м она составила около 5%, а на глубине 5 м – около 3% от общей. В то же время доля диатомовых водорослей на глубинах от 0 до 3 м оставалась стабильной (около 50% от общей) и резко возросла до 70% на

глубине 5 м. Что касается вклада цианобактерий, то вплоть до глубины 5 м он оставался стабильным на уровне 40–50%, на глубине 5 м он уменьшился до 22%.

Значения первичной продукции и *P/B*-коэффициентов показаны на рис.3. Максимальная первичная продукция наблюдалась на глубине 1 м и составила 0.255 ± 0.057 г С/м², минимальная – на глубине 5 м (0.028 ± 0.007 г С/м²). Исходя из площади озера, площади литорали и полученных значений первичной продукции фитопланктона, было рассчитано, что продукция перифитона по м² в оз. Кривом меньше продукции фитопланктона на три порядка, что находится в пределах значений, указанных ранее для олиготрофных озер (Макаревич, 2005).

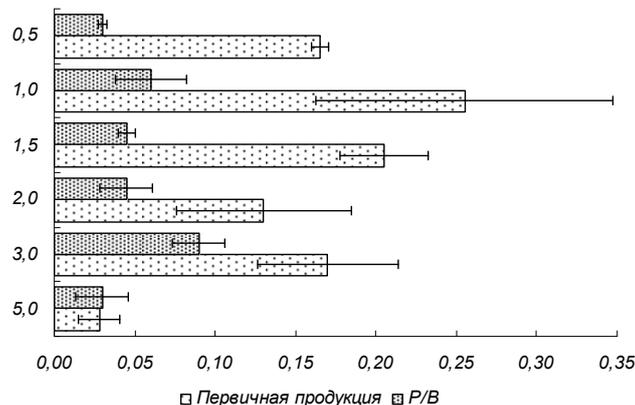


Рис. 3. Первичная продукция, г С/м² и *P/B*-коэффициент на разных глубинах. По оси абсцисс – названные выше показатели; по оси ординат – глубина, м. Горизонтальные штрихи – статистическая погрешность.

Список литературы

- Биологическая продуктивность северных озер. 1975. // Тр. Зоол. Ин-та. Т. LVI. – Л.: 1–228
- Макаревич Т.А. 2005. Вклад перифитона в суммарную первичную продукцию пресноводных экосистем (обзор). // Вестник Тюменского государственного университета. Т. 5: 77–86
- Brothers S.M., Hilt S., Attermeyer K., Grossart H.P., Kosten S, Lischke B, Mehner T., Meyer N., Scharnweber K., Kohler J. 2013. A regime shift from macrophyte to phytoplankton dominance enhances carbon burial in a shallow, eutrophic lake. // *Ecosphere* Vol. 4(11):137. <http://dx.doi.org/10.1890/ES13-00247.1>
- Cantonati M., Lowe R.L. 2014. Lake benthic algae: toward an understanding of their ecology. // *Freshwater Science*. Vol. 33(2): 475–486.
- Håkanson L., Boulion V.V. 2002. The lake foodweb – modelling predation and abiotic/biotic interactions. – Leiden: 1–344.
- Larned S.T. 2010. A prospectus for periphyton: recent and future ecological research. // *J. N. Am. Benthol. Soc.* Vol. 29(1): 182–206.
- Lowe R.L. 1996. Periphyton patterns in lakes. // Stevenson R.J., Bothwell M.L., Lowe R.L., Eds. *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Academic Press, San Diego: 57–76.
- Vadeboncoeur Y., Steinman A. D. 2002. Periphyton Function in Lake Ecosystems. // *The Scientific World Journal* Vol. 2: 1449–1468.

Vadeboncoeur Y., Kalff J., Christoffersen K., Jeppesen E. 2006. Substratum as a driver of variation in periphyton chlorophyll and productivity in lakes. // *J. N. Am. Benthol. Soc.* Vol. 25(2): 379–392.

Vadeboncoeur Y., McIntyre P.B., Vander Zanden M.J. 2011. Borders of Biodiversity: Life at the Edge of the World's Large Lakes. / *BioScience* Vol. 61: 526–537.

Vadeboncoeur Y., Devlin S.P., McIntyre P.B., Vander Zanden M.J. 2014. Is there light after depth? Distribution of periphyton chlorophyll and productivity in lake littoral zones. // *Freshwater Science*. Vol. 33(2): 524–536.

О ПРОИСХОЖДЕНИИ ГЕНА БЕЛКА P26 ИЗ МОДУЛЯРНЫХ КЛЕТОК КРОВИ АСЦИДИИ *STYELA RUSTICA*

М.А. Даугавет,¹ С.В. Шабельников,¹ Т.Г. Шапошникова,²
Л.С. Адонин,¹ О.И. Подгорная¹

¹Институт Цитологии РАН, Санкт-Петербург, Россия;

²Санкт-Петербургский Государственный Университет, Россия.
kabtank@yandex.ru; tsh.spb@gmail.com

Введение

Оболочники являются очень интересной с точки зрения эволюции группой, находясь у основания ветви хордовых животных (Delsuc et al., 2006). Существуют свидетельства химерного происхождения генома асцидий (Syvanen, Ducore, 2010), а также горизонтального переноса генов в их геном (Nakashima et al., 2004). Модулярные клетки крови асцидий (*Tunicata*, класс *Ascidacea*) участвуют в защитных реакциях и в формировании внеклеточного матрикса туники (Ballarin et al., 2009). У асцидии *Styela rustica* они содержат два мажорных белка (Podgornaya, Shaposhnikova, 1998). Белок с молекулярной массой 26 кДа стал предметом нашего исследования.

Материалы и методы.

1. Клонирование и секвенирование

Тотальная РНК экстрагировалась из клеток крови *S. rustica* и подвергалась обратной транскрипции. Для амплификации последовательности гена белка p26 проводили полимеразную цепную реакцию RACE (Rapid amplification of cDNA ends). Продукты реакции клонировали в вектор pAL2-T и секвенировали в компании Евrogen.

2. Анализ аминокислотной последовательности

Последовательность сигнального пептида предсказывали с помощью интернет серверов Phobius (<http://phobius.sbc.su.se/>). Присутствие в составе белковой молекулы нескольких доменов предсказывали двумя способами: 1) поиск глобулярной структуры в аминокислотной последовательности с использованием Scooby-domain (<http://www.ibi.vu.nl/programs/scoobywww/>); 2) оценка упорядоченности вторичной структуры молекулы с помощью Disopred3 и SPOT-disorder (<http://sparks-lab.org/server/SPOT-disorder/>).

3. Поиск в базах данных

Исходный поиск гомологичных последовательностей проводили с использованием алгоритма tBLASTn (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>) в базе данных транскриптомов, доступной на сайте NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). Алгоритм HHblits использовали (<https://toolkit.tuebingen.mpg.de/hhblits>) для поиска гомологичных последовательностей в базах данных белков UniProtKB и Non-redundant protein database NCBI. Полученные совпадения были выровнены и использованы для поиска отдаленных гомологов с помощью алгоритма HHpred (<https://toolkit.tuebingen.mpg.de/hhpred>) в базах данных белковых молекул PDB, SCOP и Pfam 30.0.

4. Анализ интронных последовательностей

Информация о нуклеотидной последовательности интронов была получена на сайте NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). Последователь-

ность гена тРНК, аннотированная на сайте (*Ciona intestinalis* Annotation Release 103), была вырезана из интрона гена *Ciona intestinalis* (XP_002128942.1). Далее проводили выравнивание последовательности гена тРНК с последовательностью, характерной для встраивания бактериофага А500 (Dorscht et al., 2009).

Результаты

Ген, кодирующий белок с молекулярной массой 26 кДа, был успешно клонирован и секвенирован. В результате была вычислена последовательность белка р26, состоящая из 230 аминокислот (рис. 1).

```
-18 MTLSVFLCLFLTLFVAWSDESTCASRYGVCQDYRYHRCIAGYEQQLCSGNSYIRCCCKCSSKCLRIERF 51
52 YSSGDDICRSIYGGCMHNSNHCSGTWHNGMCGGPPSSRRCVASSGPTTSGSCSLKQYTNNTNVKGYQGGKY 120
121 IRVATGFEVNSMDKINLYAKOCRVEVIVTSSFRKSGKPVSGATVPPVKISNHMVGHAIDMNLMTRGGFCN 189
190 SRCLAGORNRHAMCFIRKVEVVV 212
```

Рис 1. Вычисленная аминокислотная последовательность белка р26. Последовательность сигнального пептида показана серым цветом. Последовательность N-концевого домена обозначена одинарным подчеркиванием, последовательность С-концевого домена – двойным подчеркиванием.

Поиск в базах данных позволил обнаружить родственные белки у других представителей низших хордовых (*Ciona intestinalis*, *Diplosoma listerianum*, *Oikopleura dioica*, *Botryllus schlosseri*, *Branchiostoma floridae*), а также у представителя примитивных многоклеточных животных *Trichoplax adhaerens*.

Для дальнейшего анализа использовали выравнивание всех родственных белков. Анализ вторичной структуры показал наличие у представителей данной группы белков двух доменов (рис. 1). Было показано, что последовательность и предсказанная вторичная структура С-концевого домена имеют значительное сходство с L-аланин-D-глутамат пептидазой бактериофага А500 (PDB ID 2VO9). Процент идентичных аминокислот составил 21% (E-value=1.5e-16). Выравнивание также демонстрирует присутствие каталитического, субстрат-связывающего и цинк-связывающего сайтов (рис. 2), необходимых для осуществления ферментативной функции (Korndörfer et al., 2008).

```
Bosch 119 LTVKVVHSGFVDEMDTLQSYATLCCGVTVYVTHAFRE-----EGQNLGGTVVPPST--T 168
2vo9_A 29 NAGGMYKITSKTRNVIKKMAKEGIYLCVAQGYRSTAEQNALYAQGRTPGAIVTNAKGGQ 89
ss_dssp CCCCCNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNCCCCCEEEEECCCCNNNNNNNNNNNNCCCCCCCCCCCCCCCC

Bosch 169 SNHLVGHAIIDFNLDTPSGW-CNGDCLYAGYNSNAECFIQKVLNNGNLRWGGVWS-PSIPVH 227
2vo9_A 90 SNHNYGVAVDLCLYTNDGKDVIVESTTSR----WKKVVAAMKAEGFKWGGDWKSFQIYPH 145
ss_dssp CCCCCCEEEEEEEEECCCCCECCCCCHN----NNNNNNNNNNCCCCCECCCCCCCCCCE

Bosch 228 IDDGLNV 234
2vo9_A 146 FELCDAV 152
ss_dssp EECCCC
```

Рис. 2 Выравнивание последовательности и предсказанной вторичной структуры С-концевого домена гена асцидии *B. schlosseri* (gb|JG376766.1|) с последовательностью L-аланин-D-глутамат пептидазы (PDB ID 2VO9). Аминокислотные остатки, участвующие в связывании цинка, выделены жирным шрифтом, каталитический и субстрат-связывающий остатки отмечены черным и серым соответственно. ss_dssp – вторичная структура 2VO9: ‘Н’ – α-спирали, ‘Е’ – β-листы, ‘С’ – петля.

Для проверки вероятности происхождения С-концевого домена от гена бактериофага А500 анализировали последовательности интронов в генах

белков, родственных р26 *S. rustica*. Обнаружено, что ген XP_002128942.1 асцидии *C. intestinalis* внутри интронных последовательностей содержит гены тРНК. При этом известно, что бактериофаг А500 использует специфическую последовательность attB из 3'-области гена тРНК для встраивания в бактериальную хромосому (Dorscht et al., 2009). Поэтому далее проводили выравнивание гена тРНК *C. intestinalis*, находящегося внутри интрона (NC_020179.2:3378527-3378599), с последовательностью attB. Можно заметить, что 3'-конец этого гена имеет участок, напоминающий attB. Уровень сходства этих участков составляет 74% (32/43) (рис. 3).

```

A 1 GCGTCGGTGGCCTAATGGGATAAGGCATTTGGCCTCCTAAGCCAAGGATTGTGGGTTTCGAGTCCCACCCGAGGTG 73
B 1 -----АСТСТТААТСАГСГГГТСГГГГТТСГАААСССТСААСССА 43
          *** ** * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * * *

```

Рис. 3 Выравнивание последовательности гена тРНК (NC_020179.2:3378527-3378599) из интрона гена *Ciona intestinalis* (XP_002128942.1) – А; с последовательностью, характерной для встраивания бактериофага А500 (attB) – В. Серым выделены участки с уровнем сходства 74%.

Обсуждение

В данной работе на основании новой последовательности белка р26 из клеток крови *S. rustica*, участвующих в защитных реакциях организма, описана группа родственных белков. Представители хордовых, обладающие этими белками, образуют единую ветвь в пределах многоклеточных животных (Delsuc et al., 2006). Однако, *T. adhaerens*, в геноме которого также присутствует последовательность, сходная с р26, находится у основания древа многоклеточных (*Eumetazoa*) (Srivastava et al., 2008). Вероятно, это свидетельствует о появлении гомолога р26 на самых ранних этапах становления многоклеточности.

С-концевой домен описанной группы белков демонстрирует значительное сходство с L-аланин-D-глутамат пептидазой бактериофага А500. В то же время в интронах гена одного из гомологов р26 можно обнаружить последовательность, характерную для встраивания бактериофага А500 в хромосому. Оба эти факта дают основание предполагать, что предшественником гена белка р26 мог быть вирусный фермент L-аланин-D-глутамат пептидаза. В таком случае появление гена белка р26 у эукариот должно было сопровождаться горизонтальным переносом этого гена из вирусного генома.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 15-04-06008-а), БС ЗИН РАН Картеш, РЦ Обсерватория экологической безопасности и Развитие молекулярных и клеточных технологий Научного Парка СПбГУ.

Литература

- Ballarin L., Kawamura K. 2009. The hemocytes of *Polyandrocarpa mysakiensis*: morphology and immune-related activities. // ISJ. V. 6: 154–161.
- Delsuc F., Brinkmann H., Chourrout D., Philippe H. 2006. Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates. // Nature. V. 439, № 7079: 965–968.
- Dorscht J., Klumpp J., Biemann R., Schmelcher M., Born Y., Zimmer M., Calendar R., Loessner M.J. 2009. Comparative genome analysis of *Listeria* bacteriophages reveals extensive mosaicism, programmed translational frameshifting, and a novel prophage insertion site. // J. Bacteriol. V. 191, № 23: 7206–7215.

Korndörfer I. P., Kanitz A., Danzer J., Zimmer M., Loessner M.J., Skerra A. 2008. Structural analysis of the L-alanoyl-D-glutamate endopeptidase domain of *Listeria* bacteriophage endolysin Ply500 reveals a new member of the LAS peptidase family. // *Acta Crystallog. Sect. D*. V. 64, № 6: 644–650.

Nakashima K., Yamada L., Satou Y., Azuma J., Satoh N. 2004. The evolutionary origin of animal cellulose synthase. // *Dev Genes Evol*. V. 214, № 2: 81–88.

Podgornaya O.I., Shaposhnikova T.G. 1998. Antibodies with the cell-type specificity to the morula cells of the solitary ascidians *Styela rustica* and *Boltenia echinata*. // *Cell Struct Funct*. V. 23, № 6: 349–355.

Srivastava M., Begovic E., Chapman J., Putnam N.H., Hellsten U., Kawashima T. et. al., Rokhsar D.S. 2008. The *Trichoplax* genome and the nature of placozoans. // *Nature*. V. 454, № 7207: 955–960.

Syvanen M., Ducore J. 2010. Whole genome comparisons reveals a possible chimeric origin for a major metazoan assemblage. // *J. Biological Systems*. V. 18, № 2: 261–275.

**ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ СТОЛОНОВ
У КОЛОНИАЛЬНОГО ГИДРОИДА
GONOTHYRAEA LOVENI (ALLMAN, 1859):
РОСТ, ПУЛЬСАЦИИ И ПЕРЕМЕЩЕНИЕ ГИДРОПЛАЗМЫ**

В.С. Дементьев, Н.Н. Марфенин

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
биологический факультет, кафедра зоологии беспозвоночных, Россия
e-mail: marf47@mail.ru*

У колониальных гидроидов нет отдельной распределительной системы. Ее функции выполняет примитивная гастроваскулярная система. Пульсации гидрантов, верхушек роста побегов и столонов и изменения величины просвета ценосарка способны перемещать гидроплазму внутри колониального организма на значительные расстояния (Марфенин, 1985, 1989). Функционирование такой распределительной системы до сих пор недостаточно понятно. Чтобы разобраться в интеграционных возможностях всей совокупности гидроплазматических течений (ГПТ) необходимо яснее представлять закономерности самих пульсаций, соотношенные с различными местами столона. Проведенное нами изучение пульсаций ценосарка позволило выявить в колонии *G. loveni* выделить 6 морфо-функциональных зон столона (рис.).

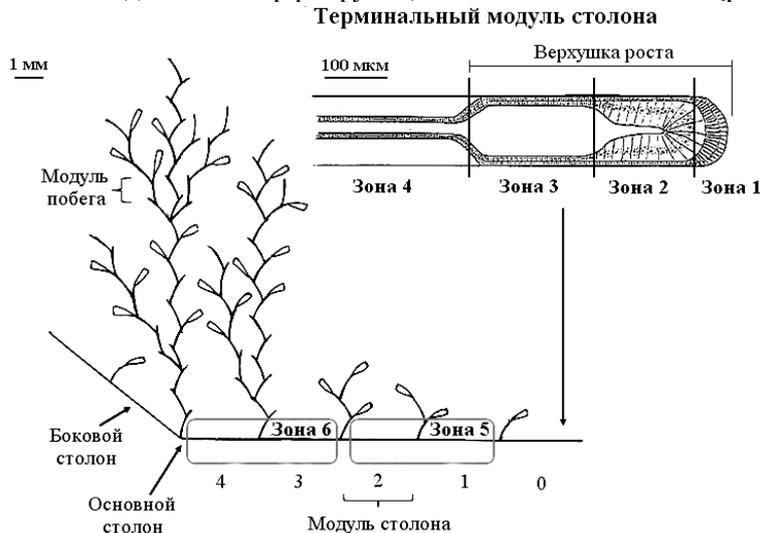


Рис. Схема колонии *Gonothyrea loveni*.

Зона № 1 ограничена полусферическим торцом растущего столона (апексом), эпидерма которого состоит из удлинённых эпителиально-мышечных клеток (ЭМК), а перисарк предельно тонок. Апекс пульсирует со стабильной частотой при неизменных условиях опыта. Эти пульсации выражаются в попеременном продольном выпячивании и втягивании апекса по оси столона, с которыми совпадают продольные движения утолщённого участка гастродермы верхушки роста (зоны № 2). В фазы выпячивания происходит некоторое

продвижение верхушки роста (ВР) вперед с одновременным прилипанием ее нижней стороны к субстрату.

Зона № 2 представлена последующим дистальным участком ВР, отличающимся утолщенной гастродермой (Donaldson, 1973) и малым просветом ценосарка, а эпидерма плотно прилегает к перисарку, толщина которого выше, чем в зоне № 1. Пульсации дистальной части ВР выражаются в изменении ее диаметра, толщины клеточных слоев, просвета ценосарка и в продольных колебаниях стенки ценосарка, включая эпидерму и утолщенную гастродерму. Частота пульсаций совпадает с частотой ростовых пульсаций и отличается от пульсации последующих зон. Ранее было установлено, что пульсации ВР вызваны регулярным изменением объема ЭМК эпидермы (Belousov et al., 1989, 1997). Дистальный участок ВР (зона № 2) выполняет функцию двигателя ВР, а перисарк служит опорой для продвижения мягкого тела вперед (Косевич, 2006). Ранее было показано, что в этом участке почти нет митозов (Hale, 1964; Марфенин и др., 1999).

Зона № 3 представлена проксимальным участком ВР с характерным для него увеличенным диаметром гастроваскулярной полости и плотно прилегающим к перисарку ценосарком. Протяженность этого участка непостоянная, различается как от верхушки к верхушке, так и у одной верхушки. Поперечные пульсации вдвое реже, чем дистальная часть, и этот ритм преобладает в остальном ценосарке за ВР. В результате поперечных пульсаций, как во фронтальной, так и в дорзо-вентральной плоскостях ритмично изменяется объем полости, что вызывает перемещения гидроплазмы в ВР и из нее обратно к центру колонии. Это обеспечивает приток пищевых частиц к самой удаленной торцевой части столона. Граница между проксимальным участком ВР и последующим хорошо различима в фазе сжатия, т.е. уменьшения просвета ценосарка, когда у последующего участка ценосарк отходит от перисарка, а в пределах ВР нет.

Зона № 4. Участок ценосарка за ВР до первого побега отличается наибольшей амплитудой поперечных пульсаций. Период поперечных пульсаций ценосарка такой же, как и в проксимальной части ВР (зоне № 3), т.е. примерно в два раза больше, чем период ростовых пульсаций. Поперечные пульсации способствуют растяжению ценосарка, сопровождающему прирост столона.

В зоне № 4 происходит и наибольшее по сравнению с последующими модулями продольное колебательное смещение вслед за продвигающейся ВР. Это зона роста ценосарка, увеличения числа клеток. Здесь значительно больше концентрация митозов, чем в пределах ВР (Hale, 1964; Марфенин и др., 1999). Течения гидроплазмы здесь выражены яснее, чем в самой ВР, но они не столь сильные и периодичные, как в модулях столона, находящихся между побегами. Продольные перемещения гидроплазмы ограничены небольшим объемом терминального модуля, являющимся тупиком ценосаркального канала.

Зона № 5. Участок столона между первым и третьим побегами представляет собой переходную зону между областью удлинения основного столона и областью почкования, а именно образования на нем боковых столонков. По мере удаления от терминального модуля снижается амплитуда поперечных и

продольных пульсаций ценосарка. В первом модуле эти параметры больше, чем в втором. Пульсации ценосарка и ГПТ ритмичны, но в разной мере: период ГПТ варьирует всегда в меньшей степени, чем поперечных пульсаций. Между ними обычно слабая степень корреляции. Вероятно, поперечные пульсации определяются изменением внутреннего давления, которое не всегда соответствует по времени ГПТ. Поперечные пульсации и ГПТ были намного сильнее в первом модуле, чем во втором. Следовательно, два соседних побега (первый и второй) пульсировали в противофазе, как самодостаточная подсистема, вызывая мощные, но локальные и непротяженные ГПТ, регистрируемые в первом модуле. По нашему опыту это один из множества вариантов взаимодействия локальных перемещений гидроплазмы между собой.

Зона № 6 в нашем исследовании была представлена третьим и четвертым модулями столона. Это зона накопления клеточного материала. Мы предполагаем, что к зоне № 6 относится весь ценосарк за пределами области его терминального роста. Для зоны № 6 характерны: неясно выраженный период и уменьшение амплитуды поперечных колебаний *ценосарка*. В то же время скорость ГПТ здесь может быть больше, чем в терминальном модуле, и существенно различаться даже в соседних модулях, например при сравнении первого со вторым и третьего с четвертым. Побеги № 1 и № 2 с участком столона между ними (первый модуль), а также № 4 и № 5 с участком столона (четвертый модуль) между ними представляют самодостаточные подсистемы ГПТ в данной колонии во время ее изучения. Поскольку побеги № 4 и № 5 имели намного больше гидрантов, чем остальные, то они генерировали намного более мощные ГПТ, по сравнению с другими участками, перекачивая гидроплазму между собой. Тем не менее, на участке столона между ними просвет ценосарка меняется с незначительной амплитудой, что типично для зоны № 6.

Весь столон вдали от зоны роста выполняет функцию трубопровода и накопителя клеток. При достаточном питании ценосарк в середине колонии становится толще, т.е. просвет между ним и перисарком уменьшается. Обычно именно на удалении от ВР столона образуются зачатки боковых столонов (Косевич, Марфенин, 1986).

Таким образом, все специализированные участки столона выполняют взаимодополняющие функции, совместно обеспечивающие рост колонии и перемещение пищи к зонам роста.

Список литературы

- Косевич И. А. 2006. Механика ростовых пульсаций как основа роста и формообразования у колониальных гидроидов. // Онтогенез. Т. 37. № 2: 115–129.
- Косевич И. А., Марфенин Н. Н. 1986. Морфология колонии гидроида *Obelia longissima* (Pallas, 1766) (Campanulariidae). // Вестник МГУ. Сер. 16. № 3: 44–52.
- Марфенин Н. Н. 1985. Функционирование распределительной системы пульсаторно-перистальтического типа у колониальных гидроидов. // Журнал общей биологии. Т. 46. № 2: 153–164.
- Марфенин Н. Н. 1989. Функционирование распределительной системы в колонии у колониальных гидроидов: новый метод и факты. // Фундаментальные исследования современных губок и кишечнополостных. – Л.: 78–80.

Марфенин Н. Н., Бурькин Ю. Б., Остроумова Т. В. 1999. Организменная регуляция сбалансированного роста гидроидной колонии *Gonothyrea loveni* (Allm.). // Журнал общей биологии. Т. 60. № 1: 80–90.

Belousov L. V., Labas J. A., Kazakova N. I., Zaraisky A. G. 1989. Cytophysiology of growth pulsations in hydroid polyps. // Journal of Experimental Zoology. V. 249. N. 3: 258–270.

Belousov L. V., Kazakova N. I., Luchinskaia N. N., Novoselov V. V. 1997. Studies in developmental cytomechanics. // International Journal of Developmental Biology. V. 41: 793–799.

Donaldson S. 1973. Hydroid stolon elongation: evidence of a distal locomotory organ in *Proboscidaactyla flavicirrata*. // Experientia. V. 29. N. 9: 1157–1158.

Hale L. J. 1964. Cell movements, cell division and growth in the hydroid *Clytia johnstoni*. // Journal of embryology and experimental morphology. V. 12. N. 2: 517–538.

**ПИТАНИЕ МОЛОДИ ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ
(*GASTEROSTEUS ACULEATUS* L.)
В ТЕЧЕНИЕ ПРИЛИВНО-ОТЛИВНОГО ЦИКЛА**

**А.С.Демчук,^{1, 2} Н.В.Полякова,¹ М.В.Иванов,¹
Т.С.Иванова,¹ Д.Л.Лайус¹**

¹Санкт-Петербургский Государственный университет, Россия

²Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

e-mail: anndemch@gmail.ru

Введение

Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758), широко распространена в умеренной зоне северного полушария, в северной части Атлантического и Тихого океанов и их бассейнов (Берг, 1949). Она часто является доминирующим видом в пресноводных и прибрежных морских экосистемах и имеет тесные биотические связи со многими другими организмами (Зюганов, 1991). Изучение питания молоди колюшки в районе нашего исследования показало, что в его состав входит широкий спектр планктонных и бентосных организмов (Demchuk et al. 2015).

В высоких широтах, несмотря на длинный световой день в теплое время года, у колюшки сохраняется суточный ритм питания, присущий большинству видов рыб в водоемах умеренных широт. Причиной этого большинство исследователей считают изменение потребности рыб в пище в течение суток (Абдель-Малек, 1963). Эту зависимость легко проследить в водоемах, где нет ярко выраженным приливно-отливных явлений. Однако, в водоемах с ярко выраженным приливно-отливным циклом, таких как Белое море, зависимости питания от фазы приливного цикла необходимо уделять внимание наравне с суточным ритмом. По мнению Абдель-Малека (1963), характер питания молоди колюшки зависит от состава кормовой базы и ее доступности в течение суток, а также от фазы приливно-отливного цикла. Задачей данного исследования было изучение роли приливно-отливных явлений в питании молоди трехиглой колюшки в открытых и изолированных акваториях.

Материалы и методы

Материал собран в районе учебно-научной базы СПбГУ «Беломорская» в Кандалакшском заливе Белого моря в начале и конце августа 2013, 2015 и 2016 гг. Отлов молоди колюшки производили на двух станциях: в губе Сельдяная (66°20'14.5" N, 33°37'27.8" E) с ярко выраженным приливно-отливным циклом (амплитуда в сизигий составляет около 2.5 м), и в безымянной лагуне в проливе Сухая Салма (66°18'43.6" N, 33°39'00.0" E), где приливные явление выражены очень слабо (амплитуда в сизигий около 0.3 м). Обе станции являются местами постоянного массового нереста колюшки и развития ее молоди. Мальков отлавливали сачком либо равнокрылым мальковым неводом (длина 7.5 м) в прибрежной зоне в поверхностном слое воды (с глубины 0.5–2.5 м), с интервалом 1 раз в 3 часа, охватив все стадии приливно-отливного цикла (полная вода, малая вода и переходные стадии). Пробы для изучения питания сразу фиксировали 4% раствором формальдегида для сохранения

содержимого желудка. Для анализа брали 30 мальков, при меньшем количестве брали всех рыб. Всего было изучено 1142 экз. молоди.

Параллельно отбирали пробы зоопланктона путем фильтрации 100 л воды с поверхности через планктонный конус (газ № 70). У рыб, взятых для изучения питания, измеряли общую длину тела с точностью до 0.5 мм, общий вес, после чего вскрывали и под бинокулярным микроскопом исследовали содержимое желудка в камере Богорова. Найденные организмы определяли до наименьшего возможного ранга (обычно вида или рода) и подсчитывали их численность. У части наиболее хорошо сохранившихся экземпляров (до 10 шт.) с помощью окуляр-микрометра измеряли линейные размеры с точностью до 0.03 мм. По линейным размерам рассчитывали их массы. Для большинства планктонных организмов использовали известные из литературы стандартные массы (Перцова, 1967). Для остальных организмов использовали аллометрические уравнения зависимости длины от массы тела (Балушкина, 1979; Численко, 1968). Роль отдельных кормовых объектов в питании молоди оценивали, используя их частоту встречаемости (F) и долю в пищевом комке (I_i) (Hyslop, 1980).

Результаты

В условиях выраженного приливо-отливного цикла в губе Сельдяная спектр питания мальков колюшки в целом достаточно широк, в пище встречаются организмы и бентоса и планктона. Мы наблюдали различия преобладающих компонентов в пище в течение периода наблюдений, что обусловлено температурными показателями и, как следствие, изменениями в составе кормовой базы. Средняя температура воздуха за три летних месяца в 2013, 2015 и 2016 гг. в этом районе заметно различалась и, по данным www.gp5.ru, составляла 14.40, 12.05 и 15.05°C соответственно.

Основным объектом питания мальков в полную воду в теплые 2013 и 2016 г является планктонная копепода *Temora longicornis*, чья доля в пищевом комке (I_i) составляла 50–70%. В малую воду преобладали бентосные организмы – Orthocladinae (в среднем 40%) и Oligochaeta (25%). Остальную часть пищевого спектра, как в отлив так и в прилив, составляют разные планктонные организмы, такие как инфузория *Helicostomella subulata*, кладоцера *Podon leuckarti* копепода *Microsetella norvegica*, а так же ювенильные стадии ракообразных, и др. В общей сложности их доля в пищевом комке (I_i) в среднем составила 20%, а частота встречаемости (F) от 60% и выше. В холодном 2015 году на первый план выходят организмы, которые всегда присутствовали в спектре питания мальков, но никогда не доминировали по массе – *M. norvegica*, *H. subulata*, науплии и копеподиты Copepoda. В среднем, их доля в пищевом комке (I_i) составила 75%, а частота встречаемости (F) – 100%, смены питания в разные фазы приливо-отливного цикла не наблюдалось. Теплолюбивый вид *T. longicornis* практически отсутствовал в составе сообществ зоопланктона, и, как следствие в желудках мальков. Также, в начале августа 2015 г не обнаружены личинки Orthocladinae.

Таким образом, можно отметить, что при выраженных приливо-отливных явлениях, в малую воду основными кормовыми объектами являются бентосные организмы (Orthocladinae). По мере подъема уровня воды в пи-

тании начинает преобладать зоопланктон (*T. longicornis*). Однако в случае отсутствия данных форм такой тенденции не наблюдается. Это указывает на то, что ритм питания колюшки связан, главным образом, с качественными и количественными изменениями в кормовой базе, доступностью разных организмов в течение суток, которая, в свою очередь, обусловлена фазой прилива, а не фазой прилива самой по себе.

В условиях слабо выраженных приливно-отливных явлений (лагуна в проливе Сухая Салма) спектр питания на протяжении всего цикла практически не меняется. При этом, в разные годы, а именно в 2015 и 2016 гг. (в 2013 г. сборов на этой станции не проводилось) характер питания мальков отличался кардинально. В 2015 году наблюдалось ярко выраженное бентосное питание, где преобладающими организмами были *Halectinosoma brunneum* и другие Harpacticoida (20%), Gastropoda (20%), Chironomidae (15%), а также бентосные микроводоросли *Pleurosigma angulatum*, *Pleurosigma subsalsum*, *Surirella sp.* *Tabularia tabulate* и др. суммарно составившие около 25% спектра питания мальков, а частота встречаемости (*F*) достигала 100%. Очевидно, это связано с тем, что в конце августа 2015 г. здесь практически отсутствовал зоопланктон (его биомасса колебалась от 4 мг/л до 33 мг/л в течение суток), что, возможно, связано с пониженными температурами воды. Напротив, в теплом 2016 г. численность зоопланктона к концу августа была на достаточно высоком уровне, его биомасса составляла от 700 до 6500 мг/л, и в питании молоди в основном доминировали копеподы *T. longicornis* и *Acartia longiremis* (около 35 и 40% пищевого комка соответственно). Интересно отметить, что до 2015 г. микроводорослей, которые содержат жирные кислоты необходимые для роста и развития животных, в питании мальков отмечено не было, и мальки в лагуне в 2015 г были гораздо крупнее, чем в губе Сельдяная в тот же период – длина тела составляла 17.6 и 13.9 мм соответственно.

Заключение

В результате проведенных исследований было показано, что в местах, подверженных прямому влиянию приливов, наблюдаются суточные различия питания, в частности переход с планктонного питания в полную воду, когда зоопланктона в местах обитания молоди много, на бентосное питание в малую, когда зоопланктона мало. В изолированных акваториях, где нет значительных приливных явлений, изменения характера питания не наблюдается. Изменения в составе питания связаны, в первую очередь, с изменением доступности пищевых организмов. Выявлены предпочтительные объекты питания молоди колюшки, в числе которых находятся веслоногие ракообразные и личинки хирономид.

Список литературы

Абдель-Малек С.А. 1963. Потребление трехиглой колюшкой икры личинок промысловых рыб в Кандалакшском заливе Белого моря. // Сессия ученого совета по проблеме «Теоретические основы рационального использования, воспроизводства и повышения рыбных и нерыбных ресурсов Белого моря, и внутренних водоемов Карелии» – Петрозаводск: 30–32.

Балушкина Е.В. 1987. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. – Л.: 1–179.

Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. – М.–Л.: 1–468.

- Зюганов В.В. 1991. Семейство колюшковых (*Gasterosteidae*) мировой фауны. – Л.: 1–261.
- Перцова Н.М. 1967. Средние веса и размеры массовых видов зоопланктона Белого моря. // *Океанология*. Т. 7:309–313.
- Численко Л.Л. 1968. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. – М.: 1–105.
- Demchuk A.S, Ivanov M.V., Ivanova T.S., Polaykova N.V., Mas-Marti E., Lajus D.L. 2015. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages. // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 95 (8): 1635–1643.
- Hyslop E. J. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. // *Journal of Fish Biology*. Т. 17. 411–429.

**СТРУКТУРА ФАУНЫ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
СУБЛИТОРАЛЬНОГО МАКРОЗООБЕНТОСА В ГУБЕ ЧУПА
(КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)**

***Н.В. Денисенко, С.Г. Денисенко, А.Д. Наумов,
Д.А. Аристов, К.Л. Биязов, О.Н. Савченко***

*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия
e-mail: ndenisenko@zin.ru*

Исследования морского зообентоса в губе Чупа проводятся достаточно регулярно, начиная с момента организации биологической станции ЗИН РАН в районе мыса Картеш (Белое море) (Кузнецов, 1964; Голиков и др., 1985; Наутов, 2013 и др.). Они выполняются с использованием разных методов и подходов, являются как сезонными, так и многолетними. При этом изучаются различные аспекты биологии и экологии как отдельно взятых видов зообентоса, так и донных сообществ в целом. К сожалению, эти исследования, большей частью, охватывают либо локальные участки дна, либо посвящены какому-то определенному типу сообществ, а чаще – одному или нескольким видам. Сведения о пространственном распределении зообентоса в сублиторальной зоне на всей акватории губы в целом отсутствуют, хотя в начале 2000-х годов была сделана первая попытка изучить особенности пространственного распределения донного населения в сублиторали, глубже пояса макрофитов (Денисенко, Денисенко, 2007). Результаты этих исследований, представленные в виде доклада, не были опубликованы, поскольку во время единовременной съемки, выполненной в 2000 г. сетка станций не охватывала некоторые участки залива, достаточно специфичные по расположению и геоморфологии. Для восполнения этого пробела, в 2013 г. был собран дополнительный материал с применением сходных орудий лова, но для промывки проб использовали не коническое сито, а стол с набором сит, наименьшее из которых имело такой же размер ячеек, что и в 2000 г. (1 мм). Результаты обработки этих материалов были дополнены данными 1994 года, сбор которых осуществлялся в центральной части залива у о-ва Малый Ярославец. Обобщение результатов нескольких съемок нам представлялось вполне возможным, поскольку ранее уже было показано, что донные сообщества сублиторали в губы находятся в стабильном состоянии (Денисенко, Денисенко, 2007).

Материал и методы исследования

Основой для настоящего сообщения послужили результаты обработки проб макрозообентоса, собранные в трех вышеупомянутых экспедициях. Всего было собрано 73 пробы на 27 станциях. Положение станций выбиралось с учетом охвата как можно большего количества участков со специфичным микрорельефом дна. Большинство проб были взяты дночерпателем Ван Вина (0.1 м²) в 3-х кратной повторности (2000 и 2013 гг.), а сборы 1994 г. проводили с использованием дночерпателя Океан-50 (0.25 м²). После промывки через капроновое сито с размером ячеек 1 мм пробы фиксировали 4% нейтрализованным формалином. Камеральная обработка материала проводилась в два этапа. Сначала животных отделяли от донного осадка и сортировали по крупным таксонам, далее определяли их видовую принадлежность, подсчитывали

количество особей каждого вида и взвешивали с точностью до 0.005 г. Одновременно со сбором биологического материала на станциях измеряли глубину, придонную температуру, соленость и выполняли описание гранулометрического состава донных осадков. Данные о видовом составе зообентоса использованы для анализа таксономической и трофической структуры фауны, а также для выявления возможных таксономических группировок в сублиторали залива. Показатели плотности поселений и биомассы послужили основой для оценки влияния факторов среды на распределение зообентоса в губе, для анализа видового разнообразия по индексу Шеннона и детерминации донных сообществ. Статистическую обработку данных выполняли с применением компьютерных программ: Excell; Statistica (version 6); Primer (version 6).

Результаты исследований

В результате таксономической идентификации собранных животных было установлено, что в сублиторали губы обитает не менее 217 видов макрозообентоса, а расчеты индекса $Chao_2$ для оценки ожидаемого богатства фауны в сублиторали губы указывает на возможность обнаружения здесь 278 ± 19 видов. Среди уже найденных таксонов наиболее богатыми в видовом отношении группами были полихеты – 54 вида. Далее в порядке убывания видового богатства следовали мшанки (49 видов), моллюски (47 видов, преимущественно двустворчатые), ракообразные (32 вида), кишечнополостные (9 видов) и иглокожие (8 видов). Остальные 18 видов были объединены в группу *varia*. К ней были отнесены группы (губки, брахиоподы, сипункулиды, немертини), которые в районе исследования были представлены 1–3 видами. Каких-либо закономерностей в изменениях богатства фауны (общего числа видов) от вершины залива к его устью не было выявлено. Однако анализ совокупного влияния факторов среды (температуры, солености, глубины и структуры донных осадков) методом гребневой множественной регрессии показал, что видовое богатство макрозообентоса значительно сопряжено с изменениями солености ($p < 0.03$; $R = 0.74$), хотя градиент изменений этого фактора в сублиторали губы составляет менее 5‰ (от 24.2 до 29‰). Постанционные изменения видового состава донной фауны были в некоторых случаях существенны, но в ранге крупных таксонов на большинстве станций отмечалось явное доминирование общего числа видов полихет. Видовое богатство моллюсков на станциях лишь немногим уступало полихетам, но на некоторых станциях моллюски явно преобладали над остальными группами. Это – станция 1s в вершине залива, станция 591 в центре залива и три станции в устье залива (5, 5n, 6n). Несмотря на высокое видовое богатство мшанок и ракообразных в районе исследования, эти группы не были отмечены среди доминантных по числу видов ни на одной из станций. Анализ трофической принадлежности видов показал, что для фауны залива в целом характерно паритетное соотношение видов-фильтраторов и видов-детритофагов (соответственно 89 видов и 93 вида). Однако при рассмотрении постанционных изменений в соотношении трофических групп оказалось, что оно меняется в пользу преобладания детритофагов над сестофагами. Доля детритофагов на станциях составляла от 55 до 70% от общего числа зарегистрированных на них видов. Явное преобладание сестонофагов было зарегистрировано только на двух станциях на выхо-

де из губы (станции 5 и 6п – 68 и 57% соответственно). Постанционные изменения среди остальных встреченных в заливе трофических групп: хищников, падальщиков, фитофагов-скоблильщиков были незначительны (от 1 до 4 видов), поскольку их доля в общей зарегистрированной фауне была не более 10%. Вычисление параметров гребневой множественной регрессии показало, что изменение числа видов-детритофагов в районе исследования значимо сопряжено с изменениями солености и структуры донного осадка ($p=0.001$ для солености и $p=0.035$ для донного осадка, $R=0.72$). Общая биомасса макрообентоса в районе исследования варьировала от 3.2 до 100.2 г/м². В отличие от числа видов, полихеты по биомассе значительно уступают моллюскам, среди которых наиболее высокими биомассами характеризуются *Arctica islandica*, *Yoldia hyperborea*, *Portlandia arctica*, *Tridonta borealis*, *Mya truncata*. Моллюски преобладают над остальными группами почти на всех станциях. Исключение составляют три станции, на которых было отмечено доминирование кишечнорастворимых *Cerianthus lloydi* (ст. 587), голотурий *Chiridota pellucida* (ст. 590) и офиур *Ophiura robusta* (ст. 5). Статистически значимой взаимосвязи изменений общей биомассы зообентоса, оцененной методом множественной регрессии, с факторами среды не было обнаружено. Значимых предикторов, определяющих изменения биомассы отдельных крупных таксонов зообентоса, также не было выявлено. Плотность поселений макрозообентоса в районе исследования варьировала в широких пределах (от 126 до 8324 экз./м²). Наиболее плотные скопления были зарегистрированы для полихет *Micronephthys minuta* – до 150 экз./м² (ст. 39–41), моллюсков *Portlandia arctica* – до 150 экз./м² (ст. 39–41), офиур *Ophiura robusta* – до 2000 экз./м² (ст. 5с, 5п, 49–51). Из всех рассмотренных факторов только состав донных осадков значимо влияет на численность макрозообентоса ($p=0.03$, $R=0.60$). К аналогичному результату привели и расчеты параметров множественной регрессии для изменений величин индекса Шеннона, рассчитанного по биомассе, в зависимости от рассматриваемых параметров среды.

Использование ординации методом множественного шкалирования с наложением на MDS-диаграмму результатов кластеризации коэффициентов Чекановского–Серенсена для постанционного сходства видового состава, позволило оконтурить пять видовых комплексов. Однако применение программы ANOSIM для оценки достоверности сходства полученных кластеров показало, что достоверно отличаются по видовому составу только три группировки ($p=0.01$; $R=0.67$). Две из них выделяются по материалам сборов 2000 года. Третья включает станции 1994 и 2013 гг. Объединение станций различных годов сборов в разные фаунистические группировки может быть обусловлено различиями условий их обитания, и существует вероятность, что данное разделение также связано с отличиями в методике отбора и промывки проб и последующей обработке материала. В отличие от видовых комплексов, при выделении сообществ основное значение отводится массовым видам, что нивелирует возможные различия в детальности видовых определений для таких таксонов как Polychaeta, Amphipoda, Bryozoa из материала разных лет сборов. При использовании вышеописанной методики для сравнения данных

по биомассе было выявлено шесть сообществ, однако достоверно отличаются только пять из них ($p=0.01$; $R=0.77$). В самой вершине залива это – сообщество *Yoldia hyperborea*–*Portlandia arctica*. В центральной части залива у о-ва Малый Ярославец располагаются два сообщества с доминированием *Arctica islandica* и *Cerianthus lloydii*–*Chiridota pellucida*. Во внешней части залива обитает сообщество *Elliptica elliptica*–*Ophiura robusta*. Всю остальную часть района исследований занимают сообщество с доминированием *Macoma calcarea*–*Yoldia hyperborea*. Разделение станций на перечисленные сообщества произошло также по пространственно-временному принципу: станции разных лет сборов в основном относились разным донным сообществам. Это указывает на то, что все-таки главенствующей причиной разделения на группировки и сообщества является специфичность обловленных биотопов, а не субъективный фактор.

Список литературы

Голиков А.Н., Скарлато О.Н., Гальцова В.В., Меншуткина Т.В. 1985. Экосистемы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. // Хлебович В.В. (Ред.) Биоценозы губы Чупа Белого моря и их сезонная динамика. – Л.: 5–83.

Денисенко Н.В., Денисенко С.Г. 2007. Сублиторальный бентос губы Чупа (Кандалакшский залив, Белое море) в 2000 г. // Экологические исследования беломорских организмов (Материалы 2-ой международной конференции). С.-Петербург: 33–34.

Кузнецов В.В. 1964. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого морей. М.–Л.: 1–241.

Naumov A.D. 2013. Long-term fluctuations of soft-bottom intertidal community structure affected by ice cover at two small sea bights in the Chupa Inlet (Kandalaksha Bay) of the White Sea. // Hydrobiologia. V. 706, № 1: 159–173.

К ТЕОРИИ ДИВЕРГЕНЦИИ РЕКРУТОВ В РЫБОХОЗЯЙСТВЕННОМ АСПЕКТЕ

Д.К. Дирин

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия
e-mail: peteryershov@yandex.ru

Особенности возраста и размеров производителей отражают общую специфику развития скороспелых и позднеспелых видов рыб, а наследуемость популяционных различий не означает их неизменности во времени (Алтухов, 1977). Замедление темпа развития и увеличение длительности жизни при снижении температуры связаны со сдвигами скорости белкового и жирового обмена (Шатуновский, 1982). С возрастом и ростом производителей связаны структура, численность и репродуктивный потенциал популяций. Удобным объектом для анализа этих показателей служат проходные формы лососей с их внутривидовыми различиями сроков жизни, возраста созревания и соотношениями ювенильного и взрослого периодов (2.3≠3.2≠4.1...), т.е. по их «физиологическому возрасту».

О соотношении периодов ювенильной и взрослой жизни лососей

Весьма обычное различие возраста созревания самцов и самок часто не учитывают в нормативах охраны рыб. При анализе периодов ювенильной жизни лососей и их основного нагула обнаруживаются особенности соотношения «smolt-adult» у «рекрутов», отличающихся скороспелостью (часто самцы) и позднее созревающих (чаще у самок). В р. Кола у особей р. 1+ доминируют самцы (самок – 2.4%), а у р. 2+ и р. 3+ – самки (самцов 5.6–6.7%; Азбелев, 1960). Это положение отражается и в общих показателях – в зависимости от возраста смолта (оба пола; расчеты по: Азбелев, 1960):

р. Кола	2.1+ 3.1+ 4.1+	2.2+ 3.2+ 4.2+	2.3+ 3.3+ 4.4+
1469 экз.	33.9 > 29.0 > 16.3	37.7 < 39.9 < 50.0	25.4 < 29.0 < 31.4

Соотношение показателей в группах 2 – 4.1+, 1 – 4.2+ и 2 – 4.3+ сохраняется даже в смешанном материале по Коле, Колвице и Туломе (Халтурин, 1978; расчет – *opt. cit.*, 1960). В холодноводных популяциях семги у рыб с морским нагулом 1+ больше производителей младшего смолт-класса, а среди р. 2+ и р. 3+ преобладают особи из старших по возрасту смолта (у самцов выше темп созревания). Между тем, в обычных группах нерки оз. Дальнее (расчет по: Крогиус, 1948; 83.7 тыс. экз.) у производителей с морским нагулом 2 г. доминировали старшие смолты (3.2=94%), а среди старших «по морю» преобладали младшие (1.3=38% против 3.3=6%; 1935–1937 гг.). Также в р. Скина у самцов и самок нерки с морским нагулом 2 г. преобладали особи «смолт-2», против доминирования смолт-1 у старших мигрантов (расчет по: Todd, Larkin, 1971):

р. Скина	1.2+ (14%)	2.2+ (61%)	1.3+ (86%)	2.3+ (39%)
самцы/самки, %	18/11	62/59	82/89	38/41

В тех популяциях беломорской семги, где особи р. 1+ в большей мере состоят из «озимых» самок (нерест через год после захода в реки), например, в ключевой, сравнительно теплой р. Сояна, соотношение «smolt-adult» сходно с

наблюдениями по указанным стадам нерки (Халтурин, 1978, 1981; расчет по: Кучина, 1935):

р. Сояна, 1932 г.	2.1+ 3.1+ 4.1+	2.2+ 3.2+ 4.2+
Оба пола, %	30 < 59 < 65	70 > 41 > 35

Также у стальноголового лосося в Калифорнии среди р. 1+ преобладали старшие смолты, а младшие – у рыб с двумя годами морской жизни [1933–1942 гг.; расчет по: Sharovalov, Taft, 1954; Дирин, 1985 (расчет)].

Если соотношение smolt-adult у самцов и самок в сезонных группах лососей противоположны по характеру связи, то суммирование данных маскирует реальность – особи малочисленных групп нивелируются под влиянием доминант. Характер связи темпа созревания лососей и возраста смолта различаются на севере и юге ареала видов, т.е. в более или менее скороспелых популяциях (Халтурин, 1978). Соотношение «smolt-adult» обычно рельефнее выражено у самок и согласуется с матроклиническим наследованием темпа созревания (*Salmo* и *Oncorhynchus*), как и на росте рыб (Restle et al., 1977). Важно сохранять структуру популяций лососей для сохранения их генофонда и существования поколений крупных производителей (Gardner, 1976).

*Рост рыб в связи с длительностью ювенильного периода
и лет основного нагула*

Хотя ровесниками считают рыб одинакового календарного возраста, или находящихся в однородном жизненном цикле (Фортунатов, 1927), при анализе цикличности развития и роста многих видов животных и особенностей их плодовитости, повторности размножения, динамики численности и длительности жизни понятию «ровесники» лучше отвечает синтез этих аспектов. Исследование онтогенетических и межпопуляционных у смежных элементарных возрастных групп, отличающихся по какой-либо одной компоненте, оканчивается наиболее перспективным. При этом получают как среднегодовые оценки, так и для возрастных рядов (например, $\Delta_{2.1-4}$, либо $T_{2-4.1}$ и др.). Для сопоставления популяций из разных условий среды ($K_{\text{озерн.}}$ и др.) можно использовать такие общие показатели, как соответствующие оценки в рядах: 2–4.1+ – 4+ и 3–5.1–4+ и др. Эти данные могут характеризовать рост и созревание рыб в тепловодных и холодноводных условиях, а также по плодовитости и повторности нереста, длительности онтогенеза и по динамике численности.

В стадах лососей Атлантического, Ледовитого и Тихого океанов – в 63 репродуктивных водоемах, 7 рыбоводных хозяйствах Норвегии и 2-х российских достоверность положительного влияния длительности ювенильного периода на рост производителей составила от 21.5 (нерка) до 5.2 (арктический голец), либо Δ -рагг не имела отрицательного значения в репрезентативно представленных группах: стальноголового лосося, микижи и кижуча в ряде рек (Дирин, 1983а). У балтийского лосося (до строительства «глухих» ГЭС – без рыбоходов) при нагуле 1+ – 4 г. производители смолт-класса – 1 г. весили на 1 кг меньше, чем с возрастом смолта 2 г. (см. Евтюхова, 1970; не выделен половой состав):

Даугава, 1960–65 гг.	1.1+ – 4; 2.1+ – 4	Разность
Средн. «ас», см/кг	91.5/8.4; 88.9/9.4	–2.6/1.0

Увеличение веса лососей при некотором снижении линейного роста наблюдается и у акклиматизированного на Балтике стальноголового лосося в группах 1.1 и 2.1 (43.8 см, 1043 г. и 48.4 см, 1409 г; мечение, см. Bartel, 1981), отличающихся на 4.9 см и 366 г против разности 2.6 и 584 г в группах 1.2 и 2.2 (59.8 см, 2632 г и 62.4 см, 3216 г). Альтернативная гомология роста выявлена и в естественных условиях у *S. gairdneri*, у кумжи, проходной микижи, у чавычи и нерки. Характерно и превышение средней длины рекрутов лабрадорской трески возраста 6-11 лет достигает 2.4/2.8 см (самцы/самки; расчет по: Постолакий, 1970) над их ровесниками из «остатка». Сходные различия по росту выявлены и у других рыб (Дирин, 1990, 2013: 306). Интенсивность роста и некоторых репродуктивных оценок зависит от возраста первого созревания, различаясь среди ровесников у самцов, самок, неполовозрелых особей, рекрутов и «остатка». Это соответствует общим закономерностям развития животных, но часто игнорируется при организации промысла рыб и в искусственном разведении.

К проблеме изменчивости структуры и уловов стада лососей

В ряде северных районов и в больших реках разность средних уловов проходных лососей в мало- и высокоурожайные годы (ALC и ABC) близка к константной величине 68–69%:

Объект, водоем, годы	ALC, экз.	ABC, экз.	Разность %
нерка, оз.Карлук, 1921–31 ¹	476000	1486000	69
семга, р.Тулома, 1953–78 ²	3600	11200	68
семга, р.Кола, 1959–78 ²	3500	11200	69
Семга, р.Печора, 1923–62 ³	2400	6920	65
балтийский лосось, р. Кеми, 1921–35 ⁴	66	205	68
балтийский лосось, р. Торнио, 1921–35 ⁴	88	282	69
балтийский лосось, р. Даугава, 1958–66 ⁵	322	1038	69

Расчет по: ¹Foerster, 1968; ²Салмов, 1981; ³Новиков, 1965; ⁴Järvi, 1938; ⁵Евтюхова, 1968.

Выявленное соотношение коррелирует с увеличением морского нагула и с возрастом смолта. Так, в северной р. Торнио общий средний возраст рекрутов в высоко- и малоурожайные годы составил 5.07 и 4.85 г, в р. Кеми – 5.95 и 5.75 г, в Даугаве – 4.94 и 3.96 г. При этом морской период составлял у них 2.06, 3.0 и 2.7 года при высокой численности, против 1.7, 2.7 и 2.2 года – в малочисленных поколениях. Сходная изменчивость выявляется и у кеты р. Амур («по морю»; расчет: Бирман, Леванидов, 1953) и др. В годы высоких уловов на р. Торнио средний вес лосося – 8.6 кг и количество рыб – 3348 шт./г. превышали показатели – 7.3 кг и 1373 шт./г. – в неурожайные (расчет по: Järvi, 1938). Доминирующие группы 3.1+, 3.3+ и 4.2+ составили 6.7, 33.5 и 15.2% (в урожайные годы), что отличается от 30.7, 14.0 и 7.7% – в неурожайные в целом на 27%. Те же аспекты отмечены для популяций лосося в реках Кеми и Даугава.

Гидростроительство без гарантий сохранения воспроизводства лососей и промысел сплошными перекрытиями низовьев рек негативно влияют на ге-

нофонд популяций. При искусственном рыбозаведении в естественных водоемах критерии размерно-возрастной половой структуры популяций и биологических групп должны служить контрольными показателями итогов этой работы. Применение «концентрированного» промысла в условиях негативного состояния структуры и численности поколений биологически и экономически ошибочно. Анализ динамики плодовитости, структуры и численности популяций лососей может иметь методическое и прикладное значение в исследовании других рыб, способствовать эффективности прогноза уловов и улучшению дела охраны ценных объектов фауны.

**ОБИЛИЕ И СТРУКТУРА
ПОЗДНЕЛЕТНЕГО ФИТОПЛАНКТОНА БЕЛОГО МОРЯ
(ПО ДАННЫМ 2013 г.)**

Л.С. Житина,¹ Т.А. Белевич,¹ Н.В. Политова²

¹*Биологический факультет Московского государственного университета
имени М.В. Ломоносова, Россия;*

²*Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия
e-mail: lgitina@mail.ru*

Фитопланктон умеренных и полярных вод характеризуется выраженной пространственно-временной изменчивостью структуры и обилия, которая определяется физическими, химическими и биологическими факторами, а также их взаимодействием. В частности, на обеспеченность фитопланктона ресурсами (свет, биогенные элементы) влияет структура и динамика вод (Ferland et al., 2011; Mogan et al., 2012). Акватория Белого моря включает несколько гидрографических районов, различающихся по гидрологическим, гидрохимическим и другим параметрам (Филатов и др., 2007). Это обуславливает специфичность основных механизмов формирования пространственной неоднородности фитопланктона в каждом из районов.

В настоящей работе представлены данные о видовом составе и биомассе фитопланктона, концентрации хлорофилла «а» и биогенных элементов, а также дана оценка сопутствующих гидрофизических условий на двух разрезах Белого моря: от южной части Горла в центральный Бассейн и от Горла в Двинский залив в третьей декаде августа 2013 г.

Материалы и методы

Материалом для работы послужили пробы, отобранные на 14 станциях в южной части Горла и прилежащим к нему районам Бассейна и Двинского залива Белого моря с 17 по 26 августа 2013 г. в ходе рейсе НИС «Эколог» (рис.).

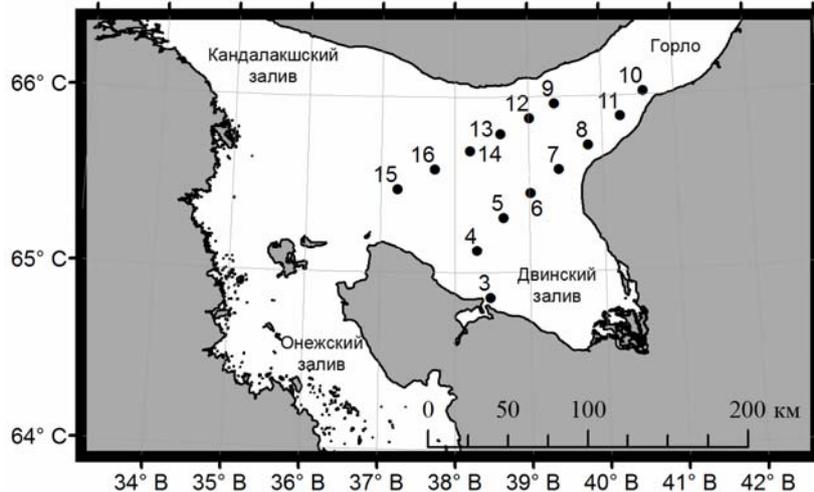


Рис. Схема расположения станций в Белом море (август 2013).

На станциях проводили вертикальное зондирование температуры и солености мультипараметрическим зондом CTD90M. Пробы воды для оценки гидрохимических параметров, концентрации хлорофилла «а» и количественных параметров фитопланктона отбирали с нескольких горизонтов пятилитровыми батометрами Нискина. Концентрацию растворенных минеральных форм фосфора, кремния, нитратного, нитритного и аммонийного азота определяли согласно (Руководство., 2009). Для количественного учета фитопланктона пробу воды объемом 1 л фиксировали раствором Люголя. Описание методики количественного учета фитопланктона приведено в работе (Ильяш и др., 2011). Учтены водоросли с размерами клеток >5 мкм (нано- и микрофитопланктон). Для анализа сходства сообществ фитопланктона использовали пакет анализа экологических данных PRIMER Version 5.2.4 (Clarke, Warwick, 2001). В качестве характеристики структуры сообществ рассматривали значения относительной биомассы популяций водорослей. Сходство оценивали с помощью индекса Брея–Кертиса, чувствительного к изменению обилия как доминирующих, так и редких видов. Затем проводили ординацию сообществ методом многомерного шкалирования (MDS). Характерные виды, обуславливающие высокое сходство внутри каждой группы проб, выделяли с помощью процедуры SIMPER (Clarke, Warwick, 2001). Наибольшее обилие фитопланктона было сосредоточено в верхних слоях, с глубиной обилие существенно снижалось. Поэтому по величинам биомассы фитопланктона, концентрации хлорофилла «а» и биогенных элементов на горизонтах 0 и 3–5 м рассчитывали средние показатели для слоя 0–5 м.

Результаты и их обсуждение

Во второй половине августа 2013 г. температура и соленость поверхностного слоя на исследованной акватории варьировали в пределах 8.5–16.0°C и 24.5–29.0‰, соответственно. На всех станциях, кроме станций 10 и 12, воды были стратифицированы. Термоклин соответствовал положению галоклина и находился на глубине 10–20 м. На станциях 10 и 12 воды были перемешаны. В верхнем пятиметровом слое концентрация растворенного минерального фосфора составила в среднем 0.15 ± 0.11 мкг-ат/л, азота – 2.39 ± 1.07 мкг-ат/л, кремния – 5.63 ± 4.63 мкг-ат/л. Аналогичные величины отмечались и во второй половине августа 2004 г. (Ильяш и др., 2011). Концентрация биогенных элементов увеличивалась с глубиной. Сопоставление соотношения биогенных элементов и соотношения Редфилда свидетельствует о том, что на большей части исследованной акватории развитие диатомового планктона было лимитировано недостатком кремния.

В видовом составе фитопланктона обнаружено более 115 таксонов водорослей разного ранга. По числу видов преобладали динофитовые (59 таксонов) и диатомовые (45 таксонов) водоросли. Отмечены также цианобактерии, представители зеленых, криптофитовых, диктиоховых водорослей, неидентифицированные мелкие жгутиковые и коккоидные водоросли, цисты динофлагеллят и споры диатомей.

Обилие фитопланктона было относительно невысоким. В верхнем пятиметровом слое биомасса изменялась в пределах от 1.18 до 26.36 мг С/м³. Средние значения составили: биомасса 10.63 ± 6.46 мг С/м³, концентрация

хлорофилла «а» — 1.01 ± 0.30 мг/м³, что ниже значений, отмечавшихся во второй половине августа 2004 г. (Ильяш и др., 2011). На всей исследованной акватории (за исключением станций 10 и 12) основной вклад в биомассу давали динофлагелляты, что обусловлено лимитированием роста диатомей недостатком кремния. Нехватка кремния проявлялась и в морфологии диатомовых водорослей – створки у крупноклеточных видов (например, *Thalassiosira* spp., *Ditylum brightwellii*) были тонкостенными с плохо различимой структурой. Диатомеи преобладали только на станциях 10 и 12, где концентрация кремния была выше, чем на остальной акватории (>7 мкг-ат/л). На этих станциях вертикальное перемешивание, захватывающее весь столб воды, вело к обогащению поверхностных вод биогенными элементами и, в частности, кремнием. Однако большая глубина перемешиваемого слоя по сравнению с фотической зоной обуславливала лимитирование водорослей недостатком световой энергии, и биомасса фитопланктона на этих станциях была низкой (1.2–3.6 мг С/м³).

Анализ структуры фитопланктона на основе индекса сходства Брея–Кертиса выявил две группы станций. Первая группа объединила 10 станций (сходство 63%) со стратифицированными водами и доминированием динофлагеллят. Основной вклад в сходство давали *Ceratium fusus* и *Dinophysis norvegica*, которые преобладали по биомассе. Аналогично сообщество с доминированием *C. fusus* и *D. norvegica*, вегетировавшее на значительной части акватории моря, было отмечено во второй половине августа 2004 г. (Ильяш и др., 2011). Станции 10 и 12, на которых доминировали диатомовые водоросли, формировали вторую группу со сходством 50%. Основной вклад в сходство вносили *Thalassiosira angustilineata* и *Rhizosolenia setigera*. Ст. 15, где основной вклад в биомассу фитопланктона (более 30%) давали цисты динофлагелляты *Heterocapsa triquetra*, не вошла ни в одну группу.

В целом, во второй половине августа для стратифицированных вод Бассейна и Горла характерны относительно невысокие значения биомассы фитопланктона и концентрации хлорофилла «а». Основной вклад в биомассу дают динофлагелляты вследствие лимитирования развития диатомовых водорослей недостатком кремния. При вертикальном перемешивании, приводящим к локальному обогащению поверхностного слоя биогенными элементами, диатомеи сохраняют лидирующее положение в сообществе планктонных водорослей.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 16-05-00502.

Список литературы

Ильяш Л.В., Кольцова Т.И., Федоров В. Д. 2002. Пространственное распределение фитопланктона Белого моря в летний период. // Вестник МГУ. Сер. 16. Биология. № 4: 34–41.

Ильяш Л.В., Радченко И.Г., Кузнецов Л.Л., Лисицын А.П., Мартынова Д.М., Новигатский А.Н., Чульцова А.Л. 2011. Пространственная вариабельность состава, обилия и продукционных характеристик фитопланктона Белого моря в конце лета. // Океанология. Т. 51: 24–32.

Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. 2009. Ч. 1.– Ростов-на-Дону. 1–1044.

Филатов Н.Н., Толстиков А.В., Здоровеннов Р.Э. 2007. Закономерности изменчивости гидрофизических процессов по данным натурных изменений. // Белое море и его водосбор под влиянием климатических и антропогенных факторов. – Петрозаводск: 118–185.

Clarke K. R., Warwick R. M. 2001. Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation. 2nd edition: PRIMER-E. Plymouth: Plymouth Marine Laboratory: 1–172.

Ferland J., Gosselin M., Starr M. 2011. Environmental control of summer primary production in the Hudson Bay system: The role of stratification. // J. of Marine Systems. V. 88: 385–400.

Moran S.B., Lomas M.W., Kelly R.P., Gradinger R., Iken K., Mathis J.T. 2012. Seasonal succession of net primary productivity, particulate organic carbon export, and autotrophic community composition in the eastern Bering Sea. // Deep Sea Research. II: Topical Studies in Oceanography. V. 65–70: 84–97.

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СПЕРМИОГЕНЕЗА БЕСКИШЕЧНЫХ ТУРБЕЛЛЯРИЙ (АСОЕЛА) БЕЛОГО МОРЯ

Я.И. Заботин

Казанский (Приволжский) федеральный университет, Россия
e-mail: yaroslav_zabotin@rambler.ru

В работе приводятся новые данные по ультраструктуре сперматид и зрелых сперматозоидов двух видов бескишечных турбеллярий (Acoela) Белого моря из разных семейств – *Achaphanostoma agile* (Isodiametridae) и *Convoluta convoluta* (Convolutidae). В сперматиде *C. convoluta* обнаружены новые ультраструктурные особенности, характерные для более примитивного семейства изодиаметрид, которые представляют собой яркие примеры рекапитуляции признаков на клеточном уровне. Обсуждается эволюционно-морфологическая роль ультраструктурных особенностей спермиогенеза для установления филогенетических отношений в пределах таксона Acoela.

Введение

Бескишечные турбеллярии (Acoela) представляют собой своеобразную группу беспозвоночных с невыясненным до конца систематическим положением. Разнообразие и сложность строения репродуктивной системы Acoela резко контрастирует с общей простотой их организации. В частности, ультраструктура сперматозоидов широко применяется для выяснения филогенетических отношений внутри этого таксона (Petrov et al., 2004; Hooge, Tyler, 2005; Jondelius et al., 2011). Однако процесс спермиогенеза описан лишь для некоторых видов бескишечных турбеллярий (Райкова, 1991; Raikova, Justine, 1994). Поскольку для понимания эволюции Acoela необходимо изучить и процесс формирования необычной архитектуры их спермиев, целью данной работы явилось электронно-микроскопическое исследование сперматид и сперматозоидов двух видов бескишечных турбеллярий из разных семейств – *Achaphanostoma agile* (Isodiametridae) и *Convoluta convoluta* (Convolutidae).

Материалы и методы

Представители *Achaphanostoma agile* и *Convoluta convoluta* были собраны в смывах с водорослей и на песчаной литорали различных островов Керетского архипелага губы Чула Белого моря. Черви были зафиксированы целиком в 1% глютаровом альдегиде на 0.1 М фосфатном буфере. Материал был подготовлен для трансмиссионной электронной микроскопии по стандартной методике и исследован с помощью ТЭМ JEM-100 CX II в лаборатории кафедры зоологии и общей биологии Казанского (Приволжского) федерального университета.

Результаты

Сперматиды *Archaphanostoma agile* имеют вытянутую форму и снабжены двумя свободными жгутиками с формулой аксонемы 9+2. Клетки достигают 10 мкм в длину (без жгутиков) и 3 мкм в ширину. Вокруг удлиненного ядра разбросаны митохондрии и электронно-плотные включения. На периферии сперматиды заметны кортикальные микротрубочки. На дистальном полюсе клетки, к которому смещено ядро, просматриваются основания аксонем двух жгутиков. В ходе спермиогенеза клетка вытягивается, ядро перемещается в

проксимальную область будущего сперматозоида, кинетосомы жгутиков остаются на противоположном (дистальном) конце, а сами жгутики погружаются в сперматиду, так что кончики их оказываются возле ядра – в шейке формирующегося сперматозоида. Таким образом, для спермиев *A. agile* характерно инвертированное положение жгутиков.

Зрелый сперматозоид *A. agile* имеет нитевидную форму, достигает 1–1.5 мкм в ширину и содержит две инкорпорированные аксонемы. Свободные цитоплазматические микротрубочки занимают кортикальное положение. В среднем отделе (шейке) присутствуют многочисленные митохондрии и электронно-плотные гранулы. В дистальном отделе сперматозоида остаются лишь две аксонемы и пара электронно-прозрачных опорных тяжей между ними. Наиболее необычной ультраструктурной особенностью *A. agile* является наличие у сперматозоидов этого вида двух вариантов формулы аксонемы жгутиков – «классической» 9+2 и «абберантной» 9+4. Наружная поверхность спермия не является гладкой и покрыта орнаментацией в виде рядов электронно-плотных бугорков.

Сперматиды *Convoluta convoluta* имеют вытянутую форму, достигают 2 мкм в диаметре и снабжены двумя свободными жгутиками, аксонемы которых имеют формулу 9+0. Далее параллельно (и зачастую асинхронно) проходят два процесса. Первый процесс заключается в формировании аксиального цилиндра. Свободные микротрубочки, поначалу занимающие кортикальное положение, перемещаются к центру клетки и объединяются в один аксиальный цилиндр (до 1 мкм в диаметре). Второй процесс, происходящий во время спермиогенеза – это погружение аксонем в сперматиду в направлении от дистального конца к проксимальному.

Сперматозоид *C. convoluta* содержит две инкорпорированные аксонемы с формулой 9+0, однако на дистальном конце клетки возле кинетосомы каждая аксонема принимает вид 9+2 за счет появления двух очень коротких центральных микротрубочек. Свободные микротрубочки объединены в центре спермия в один аксиальный цилиндр. Многочисленные митохондрии и электронно-плотные гранулы разбросаны в шейке сперматозоида. Наружная орнаментация отсутствует.

Обсуждение

Долгое время большинство представителей бескишечных турбеллярий, зачастую морфологически различных, объединялись в семейство Convolutidae. Позднее на основе молекулярно-генетических (результатов сиквенса 18S рДНК) и морфологических данных (в т.ч. ультраструктуры сперматозоидов) эта гетерогенная группа была разделена на два семейства (Petrov et al., 2004; Hooge, Tyler, 2005). При этом конволутиды с формулой аксонемы сперматозоидов 9+0 и аксиальными микротрубочками были оставлены в семействе с прежним названием, а виды с формулой аксонемы 9+2 и кортикальными микротрубочками были перемещены в новое семейство Isodiametridae (Hooge, Tyler, 2005). В частности, к последнему семейству был отнесен и вид *Archaphanostoma agile* (ранее – *Baltalimania agile*). Ультраструктура его сперматозоидов впервые была исследована Райковой и Жюстином (Raikova, Justine, 1994). Полученные нами данные существенно дополняют их описание,

включая обнаружение «аберрантной» формулы аксонемы 9+4 (Заботин, Голубев, 2011), свидетельствующей о большом разнообразии ультраструктурных особенностей сперматозоидов Acoela и их высокой клеточной пластичности.

Ультраструктура зрелых сперматозоидов *Convoluta convoluta* была впервые описана Мамкаевым и Ивановым (1970). В ходе данного исследования в аксонемах жгутиков сперматид *C. convoluta* перед кинетосомами были обнаружены две очень короткие центральные микротрубочки. Неожиданным оказалось также появление в сперматиде не аксиальных микротрубочек, характерных для зрелых спермиев, а кортикальных. И лишь в сформированных сперматозоидах они объединяются в аксиальный цилиндр (Чернова и др., 2012). Кортикальные микротрубочки свойственны примитивным семействам Acoela, но не встречаются у довольно высокоорганизованных конволутид (Petrov et al., 2004; Jondelius et al., 2011). Для сравнения следует отметить, что у *A. agile* микротрубочки занимают кортикальное положение как на стадии сперматиды, так и в сформированных спермиях.

На наш взгляд, обнаруженные ультраструктурные особенности спермиогенеза Acoela представляют собой яркие примеры рекапитуляции на клеточном уровне. Она заключается в том, что у созревающих сперматид высшей ацелы *C. convoluta* проявляются ультраструктурные особенности сперматозоидов более примитивных ацел – аксонема 9+2 и кортикальное положение микротрубочек. Этот факт еще раз подтверждает предположение о том, что в ходе эволюции Acoela происходит смена формулы аксонемы спермиев с 9+2 на 9+0, а кортикальных микротрубочек на аксиальные.

Список литературы

Заботин Я.И., Голубев А.И. 2011. Ультраструктура сперматозоидов четырех видов бескишечных турбеллярий (Acoela) и ее значение для систематики. // Зоологический журнал. Т. 90. № 1: 3–12.

Мамкаев Ю.В., Иванов В.П. 1970. Электронномикроскопическое исследование сперматозоидов бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta*. // Отчетная научная сессия по итогам работ 1969 г. Тезисы докладов. – Л., Зоол. Ин-т АН СССР: 12–13.

Райкова О.И. 1991. О филогенетическом значении ультраструктурных признаков турбеллярий. // Труды Зоол. Ин-та АН СССР. Т. 241: 26–52.

Чернова Е.Е., Заботин Я.И., Голубев А.И. 2012. Ультраструктура половых клеток и их формирование у бескишечной турбеллярии *Convoluta convoluta* (Acoela). // Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки. Т. 154. Кн. 2: 129–138.

Hooge M., Tyler S. 2005. New tools for resolving phylogenies: a systematic revision of Convolutidae (Acoelomorpha, Acoela). // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. Vol. 43 (2): 100–113.

Jondelius U., Wallberg A., Hooge M., Raikova O.I. 2011. How the worm got its pharynx: phylogeny, classification and bayesian assessment of character evolution in Acoela. // Systematic Biology. Vol. 60. № 6: 845–871.

Petrov A.A., Hooge M., Tyler S. 2004. Ultrastructure of sperms in Acoela (Acoelomorpha) and its concordance with molecular systematics. // Invertebrate Biology. Vol. 123 (3): 183–197.

Raikova O.I., Justine J.-L. 1994. Ultrastructure of spermiogenesis and spermatozoa in three Acoels (Platyhelminthes). // Annales des Sciences Naturelles, Zoologie, Paris. Vol. 15: 63–75.

**«MARINE BENTHOS» –
ИНТЕГРИРОВАННАЯ ИНФОРМАЦИОННАЯ СИСТЕМА
НОВОГО ТИПА**

А.Ю. Зародов,¹ А.Д. Наумов,² О.Н. Савченко²

¹ООО «Аркусис», Петрозаводск, ²Беломорская биологическая станция ЗИН РАН
e-mail: x-booster@mail.ru

По инициативе ряда исследователей из МГУ, ИО им. Ширшова и ББС «Картеш» (ЗИН РАН) нами создается интегрированная информационная система «Marine benthos» (далее ИИС). Прототипом ИИС послужила база данных «Бентос Белого моря», реализованная А.Д. Наумовым в 1990 году в среде Clipper 5.0 под операционной системой MS DOS.

ИИС «Marine benthos» реализуется на основе архитектуры «сервер-клиент» с использованием технологий интернет. Серверная часть построена на комплексе программного обеспечения LAMP (Linux, Apache, MySQL, PHP). Клиентская часть реализована на основе современных W3C стандартов построения web-интерфейсов (HTML, CSS) и языка программирования JavaScript.

Основная задача создания ИИС – интеграция усилий специалистов, работающих в области бентологии. Предлагаемая ИИС может быть использована как инструмент для работы специалиста, позволяющий вносить данные, хранить их в базе, с помощью запросов получать необходимые выборки, проводить первичную аналитическую обработку. Кроме того, система позволяет получать доступ к первичным данным других специалистов с их согласия с сохранением авторских прав.

Новизна предлагаемой ИИС заключается в том, что в отличие от других подобных систем, основной единицей хранения данных (информационным объектом) в ней является не отдельный таксон, а вся совокупность донных организмов в определенной точке (сообщество).

Данные о сообществах имеют следующую многоуровневую структуру: Съемка – Сессия – Станция – Проба – Сообщество.

Съемка – это уровень, который описывает исследование по какой-то научно-исследовательской теме. Имеет ряд атрибутов, которые ее характеризуют, например, название, организация – владелец данных, дата ее начала, ответственное лицо, тип съемки и др. Съемка может быть многолетней. В этом случае вводится уровень сессии.

Сессия – уровень, который описывает отдельную экспедицию (рейс), проводимую в рамках исследования (съемки). Атрибуты сессии могут меняться год от года, например, исследовательское судно, сборщики проб и разборщики материала.

Станция – уровень описания конкретной точки взятия проб в рамках экспедиции (рейса). На этом уровне описываются условия обитания (глубина, характер грунта, гидрологические характеристики придонной воды), а также методика взятия проб. Станция имеет географическую привязку на уровне координат, а также описание места ее взятия (регион, область, конкретное место).

Проба – этот уровень описания сообщества необходим в том случае, если на одной станции было взято несколько отдельных повторностей и они обрабатывались отдельно.

Сообщество – это перечень видов или более старших таксономических категорий, которые были определены во взятой пробе. В случае если съемка количественная, для каждого вида также указывается плотность и биомасса.

ИИС будет также содержать единый для всех включенных в нее набор средовых характеристик, привязанных к конкретным пробам. Это позволяет при формировании запросов, группировке и проведении анализа оперировать понятием «сообщество» и решать более общие экологические задачи, чем в случае использования традиционного подхода к конструированию подобных баз данных. Такая структура ИИС не исключает также и возможности традиционных таксон-ориентированных запросов, что позволяет использовать ее не только как экологическую, но и как таксономическую.

ИИС включает: базу данных, интерфейс ввода и редактирования данных, модуль запросов и аналитической обработки, таксономический модуль, а также систему администрирования.

База данных имеет реляционную структуру и содержит основные таблицы с описанием всех уровней организации данных: съемка, сессия, станция, проба (видовое сообщество). Имеется ряд справочников, то есть таблиц со списками атрибутов, описывающих различные уровни организации данных, например, организация, проводящая съемку, орудие сбора, характеристики грунтов и методов оценки средовых характеристик и т.д. Блок систематики содержит списки видов и таксономических групп. Таксономический блок представляет собой инструмент для работы специалистов по группе с возможностью проведения операций по поддержанию списка видов в актуальном состоянии: сведение, разведение, переименование, а также сохранение истории изменений. Схема базы данных представлена на рис. 1.

Работа в ИИС организована на основе системы разделения прав авторизованного доступа. Каждому пользователю предоставляется определенный набор функций доступа в зависимости от назначенной ему роли.

Для ввода и редактирования данных создан унифицированный интерфейс с широкими возможностями оптимизации работы по заполнению базы. Предусмотрена возможность поиска и предотвращения ошибок ввода. Имеется модуль, позволяющий вносить и обрабатывать данные по размерной структуре видов. Взаимодействие форм пользовательского интерфейса представлено на рис. 2. Для литорального мониторинга ББС ЗИН РАН, создан специальный интерфейс, поддерживающий традиционную структуру сбора этих данных.

Блок запросов и аналитической обработки содержит фильтры, позволяющие создавать запросы по различным критериям. Ниже перечислены некоторые из запросов: 1) встречаемость на станциях отдельного вида или таксономической группы, с выводом полного списка видов этой группы с усредненным значением биомассы и плотности на квадратный метр для каждого вида; 2) отбор станций по их региональной принадлежности с возможностью построения матриц биомассы и плотности для определенных на этих станциях

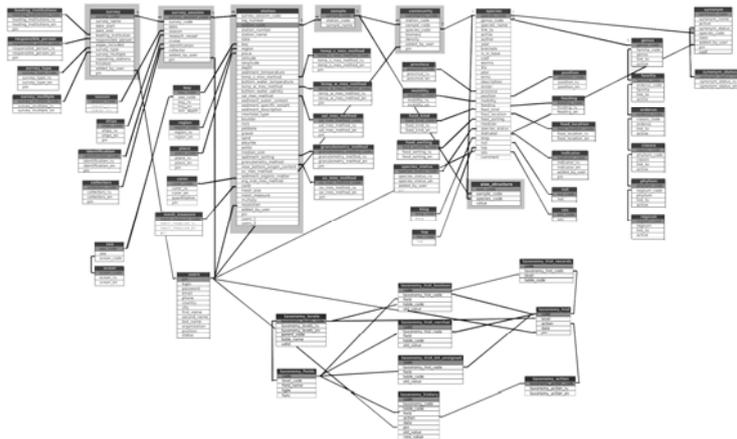


Рис. 1. Схема базы данных Marine Benthos.

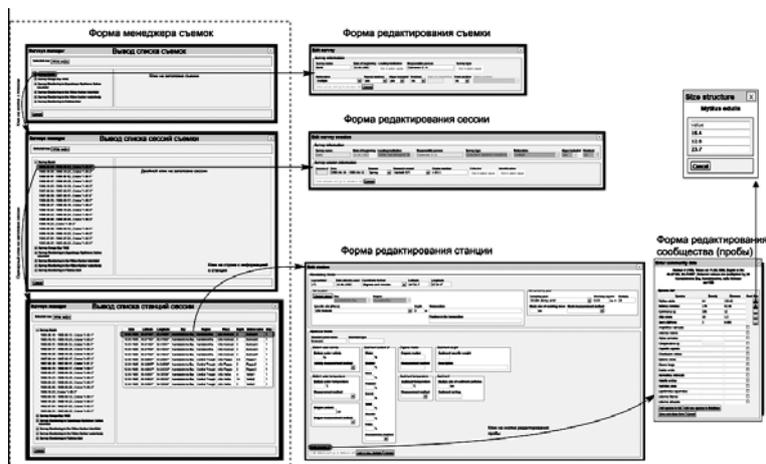


Рис. 2. Схема взаимодействия форм интерфейса ввода и редактирования в интегрированной информационной системе Marine Benthos.

видов; 3) выбор данных по конкретной съёмке и/или параметрам станций – запрос выводит сводную информацию о каждой станции из отобранного списка и информацию о сообществе; 4) расчет индексов Шеннона, Пиелу и олигомиксности для биомассы и плотности поселения видов в сообществе; 5) вывод размерной структуры вида с настраиваемым шагом. Реализована возможность экспорта сводной информации в формате html или матрицы в MS Excel. Список запросов и расчетных характеристик постоянно пополняется.

В настоящее время база данных включает в общей сложности 15 съёмок, 214 сессий, 1775 станций, 3600 проб, более 27 000 записей индивидуальных размеров особей двух видов. Список видов включает 751 таксономическую единицу.

Работа поддержана грантом РФФИ № 15-29-02507-офи_м.

**ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ ДАМПИНГА ГРУНТА
НА ДОННЫЕ БИОЦЕНОЗЫ ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ
ДВИНСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ**

В.М.Зеленков,¹ И.В. Мискевич²

¹Научный центр прикладных исследований экосистем Севера, Архангельск, Россия;

²Северо-Западное отделение Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН,
Архангельск, Россия.

e-mail: zelenkovvm@mail.ru

Научный центр прикладных исследований экосистем Севера (НЦ ПИ-ЭкоС) в период 2004–2006, 2009 годы провел ряд комплексных исследований зон дампинга (захоронения) грунта в юго-западной части Двинского залива Белого моря. Необходимо заметить, что в данный период объем дноуглубительных работ в порту Северодвинск значительно возрос из-за строительства на акватории порта ледостойкой нефтяной платформы «Приразломная» и необходимости ее вывода в Двинский залив для последующей проводки в Печорское море. Комплекс исследований включал в себя наблюдения на 3-х контрольных станциях (в 3-х зонах дампинга) и на 3-х фоновых станциях по гидрологическим, гидрохимическим и гидробиологическим показателям. Центры исследованных зон дампинга грунта, сформированных в виде окружности с радиусом 1 миля, имели следующие координаты:

зона № 1: 4° 37.3' с. ш., 39° 29.5' в. д.;

зона № 3: 4° 42.2' с. ш., 39° 40.5' в. д.;

зона № 4: 4° 40.0' с. ш., 39° 39.2' в. д.

В малоэксплуатируемой зоне дампинга № 2 многолетние исследования не производились.

Экспедиционные работы осуществлялись в летне-осенние периоды. Результаты проведенных исследований позволяют получить объективную оценку влияния дампинга грунта на зообентос рассматриваемого района, как наиболее уязвимую к подобному виду техногенного воздействия часть морской экосистемы.

Анализ полученной информации показал следующее. Содержание нефтяных углеводородов в донных отложениях в зонах дампинга грунта в период проведения исследований колебался в весьма широком диапазоне – 6–167 мг/кг (табл. 1). Если ориентироваться на медиану, как на статистическую оценку центра распределения анализируемых данных, то диапазон изменчивости их соответствующих концентраций составил 37–77 мг/кг. Такой уровень загрязнения следует признать повышенным, что связано со сбросом грунта, вынуженного на акватории порта Северодвинск. В отдельных случаях наблюдается превышение допустимой нормы, равной 161 мг/кг, превышение которой ведет к деградации донных биоценозов в условиях северных морей (Самохина, Мискевич, 2009).

Содержание бенз(а)пирена и тяжелых металлов в донных отложениях исследуемого района следует признать сравнительно низким. Данные по

Таблица 1

Статистическая характеристика изменчивости содержания загрязняющих веществ в донных отложениях в зонах дампинга грунта в юго-западной части Двинского залива в летне-осенний период

Показатель	Статистики	Зона № 1	Зона № 4	Зона № 3
Нефтяные углеводороды, мг/кг	Среднее	73.01	76.97	37.32
	Медиана	67.41	62.57	36.10
	Максимум	151.05	167.00	69.05
	Минимум	6.16	15.75	8.03
Бенз(а)пирен, мкг/кг	Среднее	5.004	0.523	1.836
	Медиана	4.310	0.635	1.495
	Максимум	11.155	0.711	4.313
	Минимум	0.240	0.110	0.040
Кадмий, мг/кг	Среднее	0.010	0.040	0.033
	Медиана	0.003	0.031	0.025
	Максимум	0.025	0.064	0.064
	Минимум	0.003	0.025	0.010
Медь, мг/кг	Среднее	21.509	14.886	17.764
	Медиана	8.164	5.656	9.823
	Максимум	54.800	35.500	40.200
	Минимум	1.562	3.503	3.268
Свинец, мг/кг	Среднее	2.211	1.116	2.500
	Медиана	1.000	1.000	1.000
	Максимум	5.623	1.651	5.567
	Минимум	0.010	0.698	0.934
Цинк, мг/кг	Среднее	37.018	26.220	42.353
	Медиана	35.237	22.440	27.813
	Максимум	61.800	43.900	90.200
	Минимум	14.018	12.321	9.047

бенз(а)пирену в таблице 1 указывают на отсутствие для этого показателя превышения допустимой нормы, которая составляет 21 мкг/кг (Самохина, 2010). Для тяжелых металлов официально утвержденные ПДК для оценки загрязнения морских донных отложений отсутствуют. Здесь следует заметить, что концентрации тяжелых металлов, указанные в табл. 1, не выходят за диапазоны их изменчивости, характерные для не загрязняемых прибрежных районов Белого моря.

Содержание кислорода в придонных слоях морских вод в зонах дампинга грунта во все периоды исследований было выше 9 мг/л, т.е. не выходило за рамки допустимой нормы.

По данным исследований 2004–2006 и 2009 гг. в юго-западной части Двинского залива было определено 20 таксонов донных беспозвоночных, относящихся к пяти классам: *Bivalvia*, *Gastropoda*, *Crustacea*, *Polychaeta*, *Echinodermata*. Сообщество зообентоса зон дампинга грунта характеризуется доминированием представителей класса *Polychaeta* как по биомассе, так и по численности. Последняя может достигать 85–95 % от общей численности донных беспозвоночных. Следует отметить, что морские черви полихеты являются представителями донных беспозвоночных наиболее устойчивых к загрязнению донных отложений и их механической деформации. Иногда в зонах дам-

пинга по биомассе могут преобладать двустворчатые моллюски, в частности *M. calcarea*, представленные, преимущественно, мелкими особями. Результаты статистического анализа количественных характеристик зообентоса на участках грунтотвала приведены в табл. 2.

Таблица 2
Статистическая характеристика изменчивости параметров зообентоса в зонах дампинга грунта и на фоновых станциях в юго-западной части Двинского залива в летне-осенний период

Показатель	Статистики	Зона № 1	Зона № 4	Зона № 3	Фон
Численность зообентоса, экз./м ²	Среднее	737	487	812	1712
	Медиана	662	580	775	1258
	Максимум	1325	687	1660	5370
	Минимум	300	100	38	93
Биомасса зообентоса, г/м ²	Среднее	38.5	7.6	10.0	39.67
	Медиана	27.6	7.4	7.4	24.77
	Максимум	96.8	11.6	24.8	207.17
	Минимум	2.0	4.0	0.5	5.60

Характерный диапазон изменчивости численности донных беспозвоночных по данным проведенных исследований, если ориентироваться на медиану, составил 580–775 экз./м². Наибольшая численность зообентоса наблюдалась в зоне дампинга № 3, наименьшая численность – в зоне № 4.

Характерный диапазон колебаний биомассы зообентоса по данным наблюдений в 2004–2009 гг., составил 7.4–27.6 мг/м². Ее максимум отмечался в наиболее осолоняемой зоне дампинга № 1. Эта зона, также защищена от ветрового волнения, оказывающего неблагоприятное воздействие на сообщества донных беспозвоночных мелководных участков Белого моря. Для зон дампинга № 3 и № 4 медианные значения биомассы зообентоса были одинаковыми, но ее максимальная изменчивость наблюдалась в зоне № 3, расположенной наиболее близко к устью Никольского рукава дельты Северной Двины.

В отличие от планктона, все характеристики бентоса (биоразнообразие, численность и биомасса) в зонах дампинга грунта на юго-западе Двинского залива были заметно беднее, чем на фоновых участках. Это, несомненно, обусловлено негативным воздействием операций по захоронению грунта, в том числе содержащего повышенные концентрации нефтяных углеводородов. Однако, подобные ситуации могут отмечаться и на не загрязняемых мелководных (с глубиной менее 3-х метров) участках Белого моря, доступных штормовым волнам, в частности, на участках южной части Двинского залива, удаленных от зон техногенного влияния. При этом в зоне дампинга № 1, где сброс грунта был минимален, биомасса зообентоса могла даже быть выше чем, на фоновых участках. Можно предположить, что разовый (эпизодический) сброс грунта, обогащенного нетоксичной органикой, может способствовать временному и локальному повышению массы донных беспозвоночных. Таким образом, проведенные исследования указывают на наличие заметного влияния дампинга грунта на бентосные сообщества рассматриваемого района Белого моря. При этом наблюдается снижение видового разнообразия, био-

массы и плотности распределения зообентоса на участках сброса грунта. Однако оно имеет локальный характер и ограничивается границами зон грунтоотвала, не затрагивая донные биоценозы Двинского залива в целом. Необходимо заметить, что указанное влияние не выходит за рамки негативных эффектов, вызываемых природными процессами. Для юго-западной части Двинского залива к ним, в первую очередь, необходимо отнести значительное смещение песчаных и песчано-илистых отложений, происходящих во время штормов, а также переотложение наносов при прохождении мощных весенних паводков на Северной Двине. Эти процессы, как показывают наблюдения на фоновых станциях, способны вызывать значительные межгодовые изменения параметров зообентоса в юго-западной части Двинского залива даже на участках, где сброс грунта не производится.

Список литературы

Самохина Л.А., Мискевич И.В. 2009. О рыбохозяйственном нормировании содержания нефтяных углеводородов в донных отложениях Северных морей Российской Федерации. // Рыбное хозяйство. № 3: 74–76.

Самохина Л.А. 2010. Воздействие нефтяных углеводородов и бенз(а)пирена на количественные характеристики макрозообентоса Белого и юго-восточной части Баренцева морей: Автореф. дисс. канд. биол. наук. – Мурманск, 1–71 с.

ИССЛЕДОВАНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА НА БАЗЕ БИОСТАНЦИИ КАРТЕШ: ИСТОРИЯ, ВАЖНЕЙШИЕ РЕЗУЛЬТАТЫ, ПЕРСПЕКТИВЫ

Л.В. Ильаш

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Россия
e-mail ilyashl@mail.ru

Исследования фитопланктона (ФП) на базе биостанции Картеш начались с 1966 г. До этого времени сведения о ФП Белого моря включали только данные о видовом составе планктонных водорослей в разных районах моря и в разные периоды вегетационного сезона, а также полуколичественные (по балльной шкале) оценки численности отдельных видов при сетных сборах (Киселев, 1925, 1939, 1957).

Впервые исследования сезонной динамики ФП на основе количественных методов учета планктонных водорослей были проведены именно на базе биостанции Картеш в 1966–1968 гг. силами сотрудников станции и группы сотрудников Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Жокин и др., 1970; Хлебович, 1974). На декадной станции отбор проб проводили каждые 3–4 дня с разных горизонтов с использованием батометров с борта судна «Профессор Месяцев». Были получены оценки численности и биомассы ФП, показано наличие трех пиков обилия (весеннего, летнего и осеннего) при практически полном отсутствии ФП зимой, выявлены доминирующие и массовые виды водорослей, показано снижение обилия с глубиной, выявлено изменение удельной поверхности клеток в течение сезона. Впервые показана межгодовая изменчивость сезонной динамики ФП, выражающаяся в изменении состава доминирующих форм, сроков и мощности пиков обилия, особенно весеннего, и высказана гипотеза о связи межгодовых различий с метеорологическими и ледовыми условиями в зимний период.

В 1968 г. при проведении отбора проб ФП оценивали первичную продукцию скляночным методом в радиоуглеродной модификации. Были получены первые представления о сезонной динамике первичной продукции в Белом море (Хромов, Федоров, 1970). Параллельно с полевыми наблюдениями были поставлены факторные эксперименты с добавками нитратного и аммонийного азота, фосфора, кремния и железа. Выявлены потребности в основных биогенных элементах массовых видов планктона (Федоров и др., 1972).

На основе анализа этого обширного массива данных рассмотрен ряд общих вопросов экологии ФП. Например, был предложен способ идентификации доминирующих видов на основании характера их распределения (Федоров, 1969), показана и проанализирована связь между видовым составом фитопланктона и его продуктивностью (Федоров, 1969), между различными показателями разнообразия сообщества и продукционными характеристиками ФП (Федоров, 1970), между видовым разнообразием ФП и условиями минерального питания (Федоров, 1972), между временем генерации и биомассой фитопланктонных организмов (Федоров и др., 1974).

Работы по исследованию ФП были продолжены в 1985 г. сотрудницей биостанции Е.В. Вейко. В ее работе основное внимание было уделено сезонной динамике ФП в районе мидиевого хозяйства (Вейко, 1990).

В 1986–1990 гг. исследования ФП вновь проводились группой сотрудников Московского университета. В 1986–1987 гг. была повторена сезонная съемка на декадной станции с оценкой обилия ФП, первичной продукции и гетеротрофной активности ФП. Выявлены сходства и различия сезонной динамики в 1966–1968 гг., и 1986–1988 гг. (Сарухан-Бек и др., 1991), выделены сезонные комплексы ФП (Федоров и др., 1988), проведено рассмотрение сезонной динамики с позиций концепции жизненных стратегий водорослей (Ильяш и др., 2003), показана значимость гетеротрофной активности в метаболизме ФП на протяжении всего вегетационного сезона (Ильяш и др., 1997). Впервые для Белого моря в июне–июле 1987 г. были оценены численность, биомасса и продукция пикофитопланктона – цианобактерий и эукариотических водорослей с размерами клеток менее 3 мкм (Ильяш, 1988). Рассчитан вклад мельчайших водорослей в суммарную биомассу ФП и продукцию. В 1989 и 1990 гг. была проведена серия экспериментов по оценке микромасштабной пространственной неоднородности ФП и первичной продукции. По этим данным оценены парциальные значения фотосинтетической и гетеротрофной активности популяций ФП (Радченко и др., 1992).

Исследования ФП на базе биостанции Картеш также проводили сотрудники Ботанического института им. В.Л. Комарова в июне–сентябре 1989 г. и в апреле–июне 1994 г. Были дополнены имеющиеся данные по сезонной динамике ФП (Гогорев, 1995, 2005), а также впервые для губы Чупа охарактеризован видовой состав ледовых водорослей в губе Чупа (Гогорев, 1998).

Исследования ледовых водорослей и подледного ФП были продолжены в 2002 г. немецкими коллегами (Alfred Wegener Institute for Marine and Polar Research) и сотрудниками института Океанологии. Показано возрастание обилия ФП от февраля к апрелю, доминирование диатомевых водорослей, наличие во льду кокколитофорид (Krell et al., 2003). Выявлены высокие значения биомассы водорослей во льду и в подледном слое, значительный вклад мелких жгутиковых водорослей в суммарную биомассу подледного ФП (Ратькова и др., 2004; Сажин и др., 2004; Sazhin, 2004). Впервые для Белого моря оценена первичная продукция во льдах (Sazhin et al., 2010).

В этом году сотрудниками биостанции возобновлены исследования ФП на декадной станции. Отбор проб начат в апреле, количественную обработку проб планируется проводить совместно с сотрудниками Московского университета. Ожидается, что сопоставление данных о ФП в современный период с полученными более чем пятьдесят лет назад, прольет свет на возможные изменения в составе и структуре ФП при наблюдаемом климатическом тренде в арктическом регионе.

Список литературы

- Вейко Е.В. 1990. Изучение сезонной динамики фитопланктона в районе мидиевого хозяйства. // Ботанический журнал, Т. 75. № 1: 31–37.
- Гогорев Р.М. 2005. Сезонные изменения фитопланктона губы Чупа Белого моря. // Новости систематики низших растений. Т. 38: 38–47.

- Гогорев Р.М. 1995. Видовой состав фитопланктона губы Чупа Белого моря. // Новости систематики низших растений. Т. 30: 7–13.
- Гогорев Р.М. 1998. Диатомовые водоросли поздневесеннего льда Белого моря. // Новости систематики низших растений. Т. 32: 8–13.
- Ильяш Л.В. 1998. Пикофитопланктон Кандалакшского залива Белого моря. // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. № 2: 49–52.
- Ильяш Л.В., Житина Л.С., Федоров В. Д. 2003. Фитопланктон Белого моря. – М.: 1–68.
- Ильяш Л.В., Федоров В. Д., Сарухан-Бек К.К., Радченко И.Г., Кольцова Т.И., Полякова Т.В. 1997. Фотосинтетическая и гетеротрофная активности фитопланктона Белого моря. // Водные ресурсы. Т. 24. № 2: 205–210.
- Кокин К. А., Кольцова Т. И., Хлебович Т. В. 1970. Состав и динамика фитопланктона Карельского побережья Белого моря. // Ботанический журнал. Т. 55. № 4: 499–509.
- Киселев И.А. 1925. Фитопланктон Белого моря. // Исследования русских морей. Труды РГИ. № 105. Вып. 2: 1–38.
- Киселев И.А. 1939. Фитопланктон малой Пирью-губы Белого моря как показатель опресняющего влияния р. Умбы. // Труды ГГИ. Вып. 8. № 18: 201–216.
- Киселев И.А. 1957. Особенности распределения фитопланктона в Белом море. // Материалы по комплексному изучению Белого моря. М. – Л., Вып. 1: 282–304.
- Радченко И.Г., Ильяш Л.В., Смирнов Н.А., Федоров В. Д. 1992. Экология планктона Белого моря. III. Оценка парциальных фотосинтетических и гетеротрофных активностей популяций фитопланктона. // Биологические науки. № 9: 84–91.
- Ратькова Т.Н., Сажин А.Ф., Кособокова К.Н. 2004. Одноклеточное население беломорской пелагиали подо льдом в ранне-весенний период. // Океанология. Т.44. №2: 259–266.
- Сажин А.Ф., Ратькова Т.Н., Кособокова К.Н. 2004. Население прибрежного льда Белого моря в ранне-весенний период. // Океанология. Т. 44. № 1: 92–100.
- Сарухан-Бек К.К., Радченко И.Г., Кольцова Т.И. 1991. Фитопланктон губы Чупа (Кандалакшский залив Белого моря). // Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. – М.: 111–119.
- Федоров В. Д. 1969. Доминирующие формы фитопланктона Белого моря. // Доклады АН СССР. Т. 188. № 3: 694–696.
- Федоров В. Д. 1969. Функциональное разнообразие фитопланктонного сообщества и его обобщенное выражение. // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. № 6. 116–118.
- Федоров В. Д. 1970. Биотическое разнообразие фитопланктонного сообщества и его продукционные характеристики. // Биологические науки. № 2: 7–15.
- Федоров В. Д. 1972. Связь видового разнообразия фитопланктона с изменением условий минерального питания. // Гидробиологический журнал. Т. 18. № 3: 21–24.
- Федоров В. Д., Кольцова Т.И., Колькин К.А., Хлебович Т.В. 1972. Изучение потребности массовых форм фитопланктона Белого моря в элементах минерального питания методом планируемых добавок. // Ботанический журнал. Т. 57. № 4: 482–492.
- Федоров В. Д., Дауда Т.А., Кольцова Т. И. 1974. О связи между временем генерации и биомассой фитопланктонных организмов. // Биологические науки. № 5: 128–36.
- Федоров В. Д., Кольцова Т. И., Смирнов Н.А., Сарухан-Бек К.К., Федоров В.В. 1988. Экология планктона Белого моря. 1. Фитопланктон. // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. № 4: 25–31.
- Хлебович Т.В. 1974. Качественный состав и сезонные изменения численности фитопланктона в губе Чупа Белого моря. // Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. – Л.: 56–64.
- Хромов В.Н., Федоров В. Д. 1970. Сезонное изменение первичной продуктивности в Белом море. // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. № 5: 23–26.

Krell A., Ummenhofer C., Kattner G., Naumov A., Evans D., Dieckmann G.S., Thomas D., 2003. The biology and chemistry of land fast ice in the White Sea, Russia – a comparison of winter and spring conditions. // *Polar Biology*. V. 26: 707–719.

Sazhin A. 2004. Phototrophic and heterotrophic nano- and microorganisms of sea ice and sub-ice water in Guba Chupa (Chupa Inlet), White Sea, in April 2002. // *Polar Research*. V. 23.: 11–18.

Sazhin A.F., Mosharov S.A., Romanova N.D., Mosharova I.V. 2010. Primary and bacterial production in the ice layer and under ice water of the White Sea in early spring. 2010. // *Proceeding of 20 IAHR international symposium on ice. – Lahti, Finland. Paper 23: 1–13.*

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СВОЙСТВА И УЛЬТРАСТРУКТУРА ОСФРАДИЯ *CLIONE LIMACINA*

Н.Н. Камардин

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр
экологической безопасности Российской академии наук, Россия
e-mail: nik-kamardin@yandex.ru

Введение

У представителей этого семейства Pteropoda, объединяющего пелагические хищные виды, наблюдается полная редукция мантийной полости и жабр. Несмотря на это, на дорзальной стороне тела за крыловидными плавниками обнаружен небольшой непарный участок сенсорного эпителия, связанный с подкожным ганглием и иннервируемый из супраинтестинального ганглия висцеральной дуги (Hoffmann, 1939). В литературе имеются указания на то, что данная структура является осфрадиальным органом (Bullock, Horridge, 1965). Одной из обнаруженных экспериментально функций осфрадия является осморецепция. Осморецепции – одного из древнейших клеточных механизмов поддержания постоянства внутренней среды и объема клеток (Проссер, 1977б) не требуется специфических белковых рецепторных молекул. Изменении внутриклеточной концентрации ионов, вызванном входом или выходом воды при воздействии гипо- и гипертонических цитоплазме клеток растворов. Это приводит к изменению внутриклеточной концентрации ионов кальция или натрия к деполяризации и возбуждению мембраны нейронов моллюсков (Костюк, Крышталь, 1981). По современным представлениям осморецепция является разновидностью механорецепции, когда изолированным клеткам в методике петч-клэмп искусственно изменяли объем, что приводило к возбуждению или торможению механосенсорных каналов мембраны (Hamill, Martinac, 2001). Данные об осморецепторной функции осфрадиев моллюсков ограничены и противоречивы. При внеклеточном отведении от нейронов супраинтестинального ганглия *Viscinum* удалось получить достоверные реакции лишь на гипертоническую морскую воду, осмотическая концентрация которой была повышена относительно нормальной добавлением маннита до 150%, и на гипотоническую, полученную разбавлением морской воды дистиллированной до 50% (Bailey, Laverack, 1966). Также были идентифицированы нейросекреторные клетки в абдоминальном ганглии *Aplysia*, отвечающие на слабо разбавленную морскую воду (Jahan-Parwar, Fredman, 1976). Позднее была показана чувствительность нейронов осфрадия к NaCl и осмотически активным веществам (Kamardin et al, 1999)

Результаты и обсуждения

Осфрадий *Clione* имеет вид небольшого округлого утолщения эпителия. Осфрадиальный эпителий образован одним слоем ресничных, секреторных опорных клеток. На апикальной поверхности клеток помимо ресничек имеются многочисленные микроворсинки, которые переплетаясь, образуют слой толщиной до 5 мкм. В цитоплазме находятся крупные электронно-плотные секреторные гранулы. Зональности в распределении эпителия не наблюдает-

ся. Между опорными клетками лежат периферические отростки рецепторных клеток, расположенных в ганглии под эпителием. Цитоплазма отростков электронно-прозрачная с параллельно ориентированными микротрубочками, у апикальной мембраны обнаружено скопление мелких везикул с плотным содержимым. Вершина отростка булавовидно расширяется и несет до 10 цилий, которые не покидают слоя микроворсинок. Реснички имеют короткие корешки, набор трубчатых фибрилл видоизменен. Центральные отростки рецепторных клеток входят в состав нейронила осфрадиального ганглия. На периферии ганглия располагаются ганглиозные и рецепторные клетки.

Ультраструктурная организация осфрадиального органа *Clione* во многом совпадает с описанием, сделанным для осфрадия *Aplysia* (Theler et al., 1987).



Рис. 1. Импульсная активность, зарегистрированная в осфрадиальном нерве *Clione limacina* (A). B – разбавленная на 50% морская вода; C – последствие, вызванное сменой разбавленной воды на нормальную. Калибровка: 200 мкВ, 2 сек.

Реакция осфрадия на гипо- и гипертоническую морскую воду была исследована нами у морского пелагического крылоногого моллюска *Clione limacina* (Prosobranchia). Суммарная импульсная активность отводилась стеклянным присасывающим электродом от осфрадиального нерва и составляла в среднем 10–15 имп/с с амплитудой до 200 мкВ (рис. 1). Разбавление морской воды дистиллированной (1:1) приводило к увеличению средней частоты импульсации в осфрадии на 85% по отношению к фоновой активности. Реакция носила тонический характер и достигала своего максимума лишь к 20–40-ой секунде от начала воздействия. После статистической обработки установлено достоверное приращение средней частоты импульсной активности над фоновой частотой ($p < 0.05$). Замена морской воды, омывающей осфрадий, на дистиллированную воду приводит к быстрому увеличению средней частоты импульсной активности в нерве до 250% (рис. 2). Полученная реакция сохранялась с небольшим затуханием в течение 10 мин, что говорит об отсутствии повреждения в рецепторных структурах осфрадия, вызываемом гипотоническим стрессом. После замены дистиллированной воды на морскую регистрируемая в нерве импульсация возвращалась к фоновому уровню. Гипертоническая морская вода, осмолярность которой была увеличена в полтора раза добавлением маннита, также приводит к возрастанию импульсации в осфрадиальном нерве клиона, но эта величина составляет 23% от исходной фоновой, регистрируемой в обычной морской воде. Обращают внимание достоверные количественные различия в ответной реакции на гипо- и гипертоническую

морскую воду. Несмотря на то, что приращение силы раздражения ($C/C_{ад}$), выраженное в отношении концентрации исследуемого раствора (C) к исходной концентрации, к которой был адаптирован рецептор ($C_{ад}$) случае 50% и 150%-ной морской воды одинаково, клетки осфрадия более чувствительны к разбавлению морской воды, чем к ее повышенной осмотической концентрации.

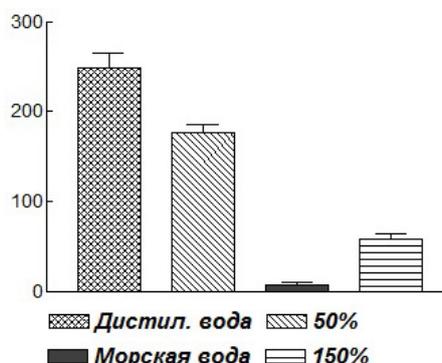


Рис. 2. Гистограмма приращения средней частоты импульсации в % к фону при стимуляции осфрадия морской водой различной осмотической концентрации. По оси ординат – доля приращения импульсации к фону, %.

Пелагический образ жизни клиона не предполагает рецепцию значительных колебаний в солености, так как в открытой части океана она почти не меняется. Однако прибрежная зона, которая, как правило, характеризуется более или менее значительным опреснением, представляет для этих животных опасность: сильное волнение и прибой могут нанести вред хрупкому животному, поэтому восприятие снижения солености может иметь сигнальное значение, предупреждающее животное о приближении к берегу.

Список литературы

- Костюк П.Г., Крышталь О.А. 1981. Механизмы электрической возбудимости нервной клетки. – М.: 1–204.
- Проссер Л. 1977. Сравнительная физиология животных. Пер. с англ. – М. Т. 1 1977а: 608; Т. 2 1977б: 571; Т. 3 1978: 1–653.
- Bailey D.F., Laverack M.S. Aspects of the neurophysiology of *Buccinum undatum* L. (Gastropoda). I. Central responses to stimulation of the osphradium. // J. Exp. Biol. 1966. Vol. 44: 131–148.
- Bullock T.H., Horridge G.A. 1965. Structure and function in the nervous systems of invertebrates. V. 2. – San Francisco: 1684.
- Hamill O.P., Martinac B. Molecular basis of Mechanotransduction in living cells. // Physiol. Reviews, Vol.81. N.2: 685–740.
- Hoffmann H. Opisthobranchia. // Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Leipzig, 1939: 1–1247.
- Jahan-Parwar B., Fredman S.M. 1976. Chemoreception in *Aplysia*. // Neurobiology of Invertebrates. Gastropoda Brain. – Budapest: 511–524.
- Kamardin N.N., Szucs A., S-Rozsa K. 1999. Influence of $HgCl_2$ on the osphradial multisensory system of *Lymnaea stagnalis* L. // Acta Biol. Hung. Vol. 50. № 1–3.
- Theiler J.-M., Castellucci V.F., Baertschi A.J. 1987. Ultrastructure of the osphradium of *Aplysia californica*. // Cell Tissue Res. Vol. 247: 639–649.

**ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ДИФФЕРЕНЦИРОВКА СТОЛОНА
У КОЛОНИАЛЬНОГО ГИДРОИДА
GONOTHYRAEA LOVENI (ALLMAN, 1859)**

В. В. Кожара, Н.Н. Марфенин

Биологический факультет МГУ им М.В. Ломоносова, Москва, Россия.
e-mail: marf47@mail.ru

Гидрориза (совокупность столонов) – это полифункциональный орган колониальных гидроидов. 3 функции свойственны только столонам, а именно: 1) прикрепление к субстрату; 2) переживание неблагоприятных условий; 3) образование новых побегов или гидрантов (в стелющихся колониях). Еще 5 функций свойственны ценосарке как столонов, так и побегов, а именно: 4) ветвление (образование боковых ветвей столонов и побегов); 5) синтез перисарка (внешнего скелета); 6) терминальный продольный рост; 7) усвоение пищи (пристеночное пищеварение); 8) пролиферация клеток. Столоны обычно имеют простое однообразное строение, что стало причиной недооценки значения их пространственной структуры. Однако микроанатомия столонов на самом деле не монотонная, что выявляется, если изучать ее на тканевом уровне с помощью обычных гистологических методов как световой, так и электронной микроскопии (Макаренкова, 1989).

Цель исследования – определение характерных зон в столонах, различающихся между собой по форме и соотношению основных клеток.

Объектом нашего исследования были прямолинейные столоны колоний *G. loveni*. Колонии были выращены на искусственном субстрате при стабильных лабораторных условиях с соблюдением строго режима кормления свежесобраными науплиями *Artemia*. Основной метод гистологического исследования – анализ серийных поперечных полутонких срезов толщиной 1 мкм. Для более детального исследования микроанатомии столона срезы толщиной 45 нм были исследованы с помощью трансмиссионной электронной микроскопии. Сканирующая электронная микроскопия была использована, главным образом, для исследования внутренней поверхности гастроваскулярной полости.

Наши исследования показали, что растущий столон подразделяется на следующие морфолого-функциональные зоны: 1) апикальная часть верхушки роста протяженностью 0.025–0.1 мм, представленная только эпидермой, клетки которой вытянуты параллельно оси столона, характеризующаяся повышенным содержанием морулярных (выделяющих некоторые вещества перисарка) и стрекательных клеток; 2) субапикальная часть верхушки роста протяженностью 0.2–0.4 мм с клетками эпидермы, расположенными под углом к оси столона, утолщенной, вакуолизированной гастродермой и узкой, щелевидной гастроваскулярной полостью; 3) проксимальная часть верхушки роста протяженностью 0.1–0.3 мм с расширенной гастроваскулярной полостью, в которой происходит накопление пищи для обеспечения питания верхушки; 4) предверхушечный участок ценосарка столона с наименьшей толщиной стенки и наименьшим количеством клеток всех типов на единицу длины; 5) ценосарк первого и второго междоузлий столона – переходная зона между местами встраивания новых клеток (предверхушечным участком) и местами активной клеточной пролиферации (центральной частью столона);

б) удаленные от верхушки роста междоузлия столона начиная с 4-го, характеризующиеся большой концентрацией секреторных, интерстициальных и стрекательных клеток, образующих скопления в эпидерме, сниженной пищеварительной активностью гастродермы и максимальным содержанием запасенных веществ в ее клетках.

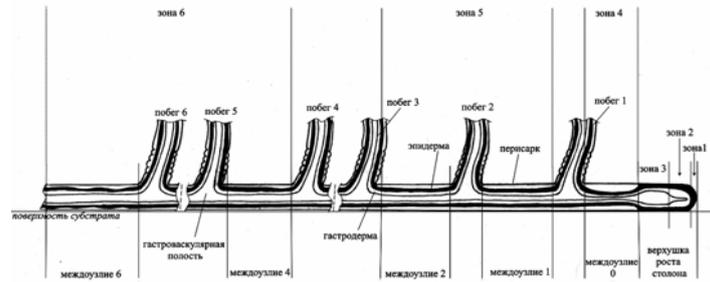


Рис. 1. Схема продольной дифференцировки столона *Gonothyraea loveni* на морфофункциональные зоны (масштаб не соблюден, расстояния между 3-м и 4-м, а также 5-м и 6-м побегами сокращено).

Столон гидроидной колонии морфологически дифференцирован не только в продольном направлении, но и в поперечном. За исключением первых двух зон из вышеупомянутых, стolon имеет полукруглую в сечении форму и эпидерму, четко различающуюся по толщине между вентральной (обращенной к субстрату) стороной столона, дорзальной (противоположной субстрату) и латеральными сторонами. Вентральная эпидерма столона имеет минимальную толщину, латеральная — максимальную. В дорзальной и латеральной эпидерме происходит, в основном, образование и перемещение секреторных, интерстициальных и стрекательных клеток. Гастродерма же по толщине на поперечном сечении не различается.

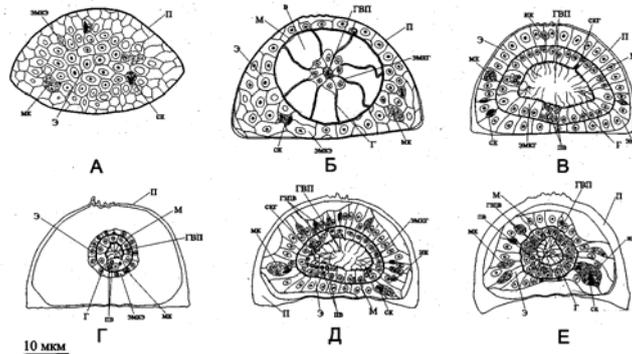


Рис. 2. Схемы поперечного сечения столона *Gonothyraea loveni* в различных зонах. Подписи под сечениями: А — зона 1; Б — зона 2; В — зона 3; Г — зона 4; Д — зона 5; Е — зона 6. Подписи на сечениях: П — перисарк; Э — эпидерма; М — мезоглея; Г — гастродерма; ГВП — гастроваскулярная полость; эмкэ — эпителиально-мышечная клетка эпидермы; эмкг — эпителиально-мышечная клетка гастродермы; мк — морулярная клетка; ск — стрекательная клетка; ик — интерстициальная клетка; скг — секреторная клетка гастродермы; в — вакуоль; пв — пищеварительные вакуоли; гзпв — гранулы запасенных питательных веществ.

Результаты микроанатомического исследования показали пространственную неоднородность столона гидроидной колонии и подтверждают данные наблюдений *in vivo* (Marfenin, Dementyev, 2017) о различии функций описанных зон растущего столона.

Список литературы

Макаренкова Е. П. 1989. Морфо-функциональный анализ строения гастродермы колониальных гидрополипов рода *Obelia* в процессе питания и морфогенеза: Автореф. диссертации канд. биол. наук. – Ленинград: 1–20.

Marfenin N.N., Dementyev V.S. 2017. Functional morphology of hydrozoan stolons: stolon growth, contractility, and hydroplasmic movement in *Gonothyrea loveni* (Allman, 1859). // Marine Biology Research, DOI: 10.1080/17451000.2016.1276292

**ПРОДОЖИТЕЛЬНОСТЬ АККЛИМАЦИИ БЕЛОМОРСКОЙ МОРСКОЙ
ЗВЕЗДЫ *ASTERIAS RUBENS* LINNAEUS, 1758
К ИЗМЕНЕНИЮ СОЛЕННОСТИ СРЕДЫ**

А.Ю. Комендантов, А.О. Смуров

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия

e-mail: alexsmurov112004@mail.ru

Морская звезда *Asterias rubens* является одним из наиболее массовых литоральных и сублиторальных видов Белого моря. В 1980-х годах проводились исследования влияния адаптивных реакций этого вида на изменение солености и температуры (Саранчова, 1985а, Саранчова, 1985б, Саранчева, 1988). В первую очередь они были инициированы работами по марикультуре беломорской мидии на ББС ЗИН РАН. Однако, ряд вопросов, посвященных соленостным реакциям *A. rubens* остался без ответа. Целью настоящей работы было проанализировать, как меняется время адаптации *A. rubens* к изменению солености среды в пределах диапазона соленостной потенциальной толерантности. Для этого нам было необходимо построить соленостный толерантный полигон этого вида, выбрать функцию для тестирования продолжительности акклимации и оценить продолжительность акклимации в пределах толерантного полигона.

Материал и методы

Работа была выполнена на Беломорской биологической станции Зоологического института РАН. Морские звезды *A. rubens*, стандартизованные по размеру, были собраны в бухте Круглой Чупинской губы Кандалакшского залива Белого моря на илисто-песчаной литорали. Сразу после сбора животные были помещены в аквариумы с аэрируемой морской водой соленостью 25‰, которые располагались в изотермической комнате при температуре $10 \pm 1^\circ\text{C}$. Вода сменялась ежедневно. Звезды были использованы в работе через две недели после сборов и адаптации к аквариальным условиям. Солености определялись с помощью рефрактометра-солемера Atago S/Mill. Экспериментальные среды готовились разведением морской воды пресной или выпариванием.

Животные, акклимированные к соленостям вне первоначального толерантного диапазона, были получены с помощью сдвига толерантных границ в результате акклимации. После окончания акклимации, длившейся три недели, для всех величин солености акклимации были определены толерантные границы.

Оценка значений соленостных толерантных границ проводилась разработанным нами оригинальным методом. Организмы в количестве 5 экз. помещались в пластиковые контейнеры объемом 2 л с различными тестовыми соленостями. Тестовые солености готовились с интервалом 2.5‰. Ежедневно в течение двух недель определялось количество живых звезд в каждом микроаквариуме. Критерием смерти животных служило отсутствие реакции на укол иглой.

Соленость, в которой выживало 100% исследуемых организмов в течение 14 дней, считалась принадлежащей толерантному диапазону. Соответственно, за оценку толерантной границы, принимали середину интервала между макси-

мальной (в случае определения верхней границы толерантного диапазона) соленостью, при которой выживало 100% организмов, и следующей за ней минимальной летальной соленостью, при которой гибли все особи. В случае определения нижней границы поступали аналогичным образом. Для оценки значений толерантных границ были использованы животные, акклимированные к 12.5, 15, 20, 22.5, 25, 27.5, 30, 35 и 40‰. Полученные данные позволили оценить потенциальный соленостный толерантный диапазон и построить соленостный толерантный полигон.

На основании полученных оценок толерантных границ был построен соленостный толерантный полигон *A. rubens*. Оценку достоверности коэффициентов линейной регрессии и коэффициентов корреляции проводили с помощью программы STATISTICA 6.0 для WINDOWS.

Для оценки скорости адаптации морских звезд к новой солености среды в качестве показателя использовали время их переворачивания. При помещении особей *A. rubens* в аквариум с новой соленостью их клали на аборальную сторону. Тестировали время, необходимое звезде, чтобы перевернуться в правильное положение. Перед каждым опытом время переворачивания определяли для особей *A. rubens*, акклимированным к 12.5, 15, 20, 25, 30, 35, 37.5 и 40‰. В каждом опыте тестировали 5–10 звезд. В результате получали среднеарифметическое или медианное время переворачивания. Каждый опыт после перенесения в новую соленость продолжался несколько суток (некоторые более 2 недель). Тестирование проводилось через 1, 3, 7, 12, 24 ч после переноса и далее один раз в сутки. Окончанием акклимации считалось восстановление прежнего времени переворачивания или установление нового уровня функции отклика, который затем, достоверно не отличался от предыдущих значений в течение 3 дней.

Результаты и обсуждение

Соленостный толерантный полигон *A. rubens*, имеет семиугольную форму (рис.). Верхняя толерантная граница резко возрастает при изменении солености акклимации от 12.5 до 15‰, затем линейно возрастает в диапазоне 15–34‰ до достижения потенциальной толерантной границы. Для звезд, акклимированных к 12.5‰ значение верхней границы едва достигает 24‰ – нормальной летней солености Белого моря, а для звезд акклимированных к 15‰, достигает 30‰, и это значение лежит на линии регрессии верхней границы.

Горизонтальная линия нижней пороговой солености располагается в диапазоне солености акклимации от 12.5 до 22.5‰, а наклонная линия нижней пороговой солености в диапазоне от 22.5 до 42.5‰.

Время переворачивания было наименьшим у морских звезд, акклимированных к соленостям 30–35‰ – 40–47 сек. На правой части графика, оно незначительно, но достоверно ($p < 0.05$) возрастало для звезд, акклимированных к 37.5‰ и затем уменьшалось до 40 сек для звезд, акклимированных к 40‰. На левой части графика при 20–25‰ время переворачивания звезд составляло 50 сек. При дальнейшем уменьшении значения солености акклимации время переворачивания заметно возрастало: до 140 сек при 15‰ и до 846 сек. при 12.5‰.

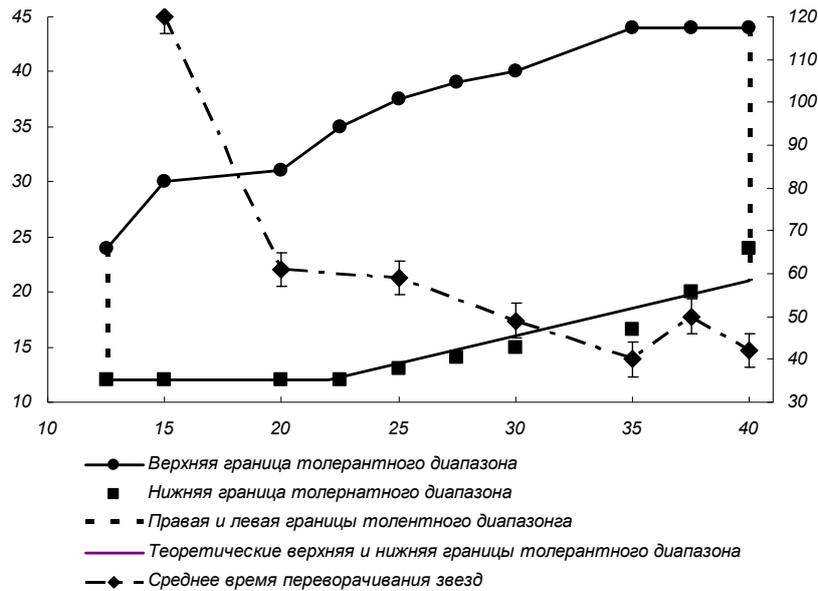


Рисунок. Соленостный толерантный полигон *Asterias rubens* и время переворачивания звезд, акклимированных к разным соленостям. По оси абсцисс – соленость акклимации, ‰; по левой оси ординат – тестовая соленость, ‰; по правой оси ординат – среднее время переворачивания звезд, мин., точки – экспериментальные данные, вертикальные штрихи – статистическая погрешность.

График зависимости времени адаптации от величины изменения первоначальной солености имеет характерную колоколообразную форму, описанную нами ранее при изучении соленостных адаптаций моллюсков *Hydrobia ulvae* и *Littorina obtusata* (Комендантов, Смуров, 2013), т.е. при небольших изменениях солености время адаптации составляет 1–2 дня, при переносе в соленость, близкую к границам толерантного диапазона время адаптации увеличивается до 1–2 недель.

В целом, следует отметить у звезд, акклимированных к пониженной солености среды, большее время для адаптации к понижению солености, в тот момент как время адаптации к повышению солености значительно меньше.

Выводы

1. По результатам наших экспериментов потенциальный толерантный диапазон у *A. rubens* лежит в диапазоне 12.5–42.5‰.
2. Переворачивание морских звезд демонстрирует признаки классической функции отклика: значительное повышение отклика сразу после воздействия, колебательный режим отклика в процессе адаптации и возвращение к исходному уровню либо выход на новый уровень в конце процесса адаптации.
3. Время переворачивания акклимированных звезд может служить маркером активности, оно является наименьшим для звезд, акклимированных в диапазоне солености 30–35‰, незначительно увеличивается для звезд, аккли-

лимированных в диапазоне 20–30‰ и очень значительно возрастает у звезд, акклимированных к соленостям ниже 20‰.

4. График зависимости времени адаптации от величины изменения первоначальной солености имеет форму близкую к таковым, которая была получена нами при изучении соленостных реакций других морских организмов.

5. В целом, время адаптации к понижению солености среды у *A. rubens* занимает большее время, чем к повышению солености среды.

Литература

Смуров А.О., Комендантов А.Ю. 2013. Продолжительность соленостной адаптации беломорских брюхоногих моллюсков *Hydrobia ulvae* (Pennant, 1777) и *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758). // Пятьдесят лет концепции критической солености – СПб: 201–206.

Саранчева О.Л. 1985а. Влияние температуры и солености на жизнедеятельность и распределение беломорских *A. rubens* L. // Тез докл. 2 координационного совещания по повышению продуктивности и рациональному использованию биологических ресурсов Белого моря – Архангельск: 173–174.

Саранчева О.Л. 1985б. Особенности экологии морской звезды *A. rubens* L. как компонента сообществ обрастания на искусственных субстратах. // Экология обрастания в Белом море – Л.: 40–52.

Саранчова О.Л. 1988. Исследование особенностей распространения морской звезды *Asterias rubens* L. в Белом море. Автореферат дисс. канд. наук – Л.: 24 с.

MAINTENANCE OF A SHELL COLOR POLYMORPHISM IN NATURAL POPULATIONS OF *LITTORINA FABALIS* FROM THE WHITE SEA

E.V. Kozminsky¹, E. Rolán-Alvarez²

¹*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St.-Petersburg, Russia*

²*Facultad de Biología, Universidade de Vigo, Vigo, Spain*

e-mail: ekozminsky@gmail.com

Littorina fabalis (Turton, 1825), an intertidal snail living and grazing on *Fucus* spp., show frequent shell color polymorphisms in the wild, although the underlying mechanism is currently unknown. A similar polymorphism has been shown to be potentially caused by negative assortative mating for shell colors in a natural population from NW Spain (Rolán-Alvarez et al. 2015), as negative assortative mating cause negative frequency-dependent sexual selection, and therefore it can contribute to the maintenance of the polymorphism. The same mechanism should be presumably working in most *L. fabalis* populations. To check this hypothesis, shell color variation was studied in mating and not mating specimens of this species from different populations from White Sea.

Shell marking in periwinkles is represented by background shell color and shell pattern in the form of bands and/or spots of additional pigment. The background shell color of *L. fabalis* may be yellow, orange, olive or brown. In the White Sea populations, yellow and olive specimens predominate; brown and orange individuals are quite rare. For the purposes of the present study mollusks were combined into two groups: with light and dark background color. The first group included yellow and orange specimens, while the second group contained olive and brown ones.

We studied two populations of *L. fabalis* – located near the White Sea Biological Station Kartesh of Zoological Institute of RAS and in Levaya bay. Mollusks were sampled in the beginning of June 2016. Periwinkles were collected by hand in the upper subtidal below zero tidal datum. Mating pairs recognized by the typical position (the male is over the female, on right side). The fact of copulation was verified by observing whether the male penis was inserted into the vagina of female. In the microarea less than 20 cm around the mating couple four not mating specimens of *L. fabalis* were collected and the interval to the most distant specimen was measured. The mating pair and not mating specimens were placed in separate tubes and transferred to the laboratory, where their sex and background shell color were determined. Precise species identification was carried out basing on the structure of reproductive system.

In total 117 mating pairs were collected from Biostation population and 180 mating pairs from Levaya Bay.

For estimation of assortative mating and sexual selection on shell color we used parameters Ipsi and W, respectively (Rolán-Alvarez and Caballero, 2000).

We found strong negative assortative mating for shell colors in pairs (average Ipsi= -0.32 ± 0.042), in a similar degree than the Spanish populations (average Ipsi= -0.41 ± 0.146 ; from Rolán-Alvarez et al. 2015). Therefore *L. fabalis* preferred to mate with individuals having the opposite phenotype. Additionally, we observed that sexual selection estimates on shell color showed a negative frequency-

dependent trend in females (but not in males), increasing sexual fitness when the frequency of a color drops below certain frequency. This could be caused by males following with certain preference the mucus trail of females with a different color and/or mollusks are able to distinguish the shell marking of a potential partner.

Thus, the obtained data confirm the existence of a mechanism that contributes to the maintenance of shell color polymorphism in *L. fabalis* populations. It is not now clear how such mechanism has evolved.

Literature cited

Rolán-Alvarez E., Coballero A. 2000. Estimating sexual selection and sexual isolation effects from mating frequencies. // *Evolution*. V. 54: 30–36.

Rolán-Alvarez E., Carvajal-Rodríguez A., Coa A., Cortes B., Estevez D. 2015. The scale-of-choice effect and how estimates of assortative mating in the wild can be biased due to heterogeneous samples. // *Evolution*. V. 69: 1845–1857.

**ВНУТРИВИДОВАЯ КОНКУРЕНЦИЯ КАК ПРИЧИНА ИЗМЕНЕНИЙ
ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ У БЕЛОМОРСКИХ МОЛЛЮСКОВ
LITTORINA OBTUSATA (GASTROPODA: LITTORINIDAE)**

Е.В. Козминский

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия.
e-mail: ekozminsky@gmail.com

В ходе многолетних наблюдений за популяционной динамикой брюхоногих моллюсков *Littorina obtusata*, проводившихся с 1982 по 1995 г. на о. Ряшков (67°00'N, 32°34'E; Кандалакшский государственный природный заповедник), были обнаружены циклические изменения численности популяции литторин, связанные с флуктуациями уровня воспроизводства популяции (Сергиевский и др., 1997). Причины, вызывающие изменения численности популяции, не были установлены. В настоящей работе представлены данные, полученные в ходе мониторинговых наблюдений в том же местообитании в период с 2001 по 2016 гг. В это время также наблюдались изменения численности популяции *L. obtusata*, соответствующие по времени очередному циклу. Анализ полученных данных показал, что флуктуации плотности популяции литторин обусловлены внутривидовой конкуренцией за ресурс в условиях ограниченной емкости местообитания.

Материалы и методы

Сбор материала осуществлялся раз в год, между 10 августа и 6 сентября, в период с 2001 по 2016 гг. Использовались количественные сборы с площадок в 1/40 м², которые были размещены сериями по 3 вдоль транссекты, расположенной в зоне фукоидов – на уровнях 0, 5, 10, 15, 20 и 25 м. Пробы транспортировались в лабораторию, где их промывали пресной водой (через сито диаметром 0.6 мм) и осуществляли количественную разборку. Для каждой пробы определяли влажный вес *Fucus vesiculosus* (± 0.5 г), а также биомассу (± 1 мг), количество и возраст (Козминский, 2006) обнаруженных особей *Littorina obtusata*.

Результаты

Полученные результаты показывают, что изменения плотности популяции *Littorina obtusata* согласованы с изменениями биомассы *Fucus vesiculosus*. Численность моллюсков в возрасте одного года и старше (рис. 1) изменяется практически синхронно с биомассой фукусов ($R_s=0.67$; $\alpha=0.005$), что обусловлено в первую очередь взаимосвязью между численностью моллюсков в возрасте 1+ и 2+ и биомассой *F. vesiculosus* ($R_s=0.67$; $\alpha=0.004$). Изменения численности сеголеток также согласованы с обилием фукусов, однако зависимость менее четкая из-за того, что на выживание молоди влияет, по видимому, ряд факторов. При анализе распределенных лагов (Judge et al., 1985), коэффициент регрессии между численностью сеголеток и обилием *F. vesiculosus* при лаге «0» был статистически достоверен ($\alpha < 0.05$). Связи между численностью половозрелых особей ($\geq 3+$) и биомассой *F. vesiculosus* не выявлено.

Численность сеголеток и биомасса литторин в возрасте 1+ и старше (рис. 2) изменялись практически в противофазе ($R_s = -0.52$; $\alpha = 0.037$). Взаи-

моотношения между численностями сеголеток и моллюсков в возрасте 1+ и 2+ с одной стороны и численностью половозрелых особей с другой стороны также были близки к противофазным.

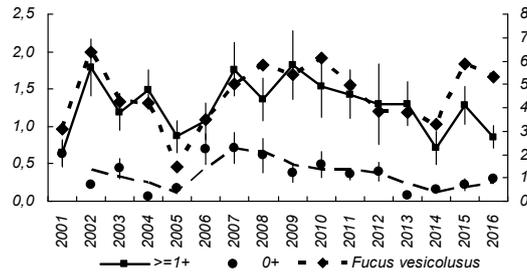


Рис. 1. Изменение численности сеголеток (0+), моллюсков в возрасте одного года и старше ($\geq 1+$) и биомассы *Fucus vesiculosus*. По оси абсцисс – время, годы; по левой координат – численность моллюсков различных возрастов, полученная методом линейной фильтрации, тыс. экз./м²; по правой оси координат – по правой оси ординат биомасса фукуса, кг/м².

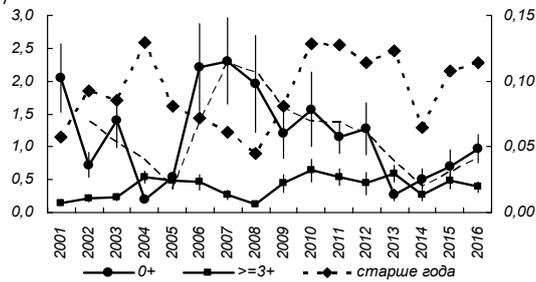


Рис. 2. Сглаженное значение численности сеголеток (0+), половозрелых моллюсков ($\geq 3+$) и биомассы особей в возрасте одного года и старше. По оси абсцисс – время, годы; по левой координат – численность (0+), тыс. экз./м²; по правой оси координат – биомасса моллюсков разных возрастов, кг/м² (получено методом линейной фильтрации).

Обсуждение

Анализ полученных данных свидетельствует, что флуктуации плотности популяции *Littorina obtusata* обусловлены внутривидовой конкуренцией за ресурс в условиях ограниченной емкости местообитания.

Fucus vesiculosus служат для *L. obtusata* основным источником корма (и сами по себе, и за счет микрообрастаний), субстратом для обитания и откладки яиц (Бескупская, 1963; Матвеева, 1974 и др.). Наличие связи между плотностью моллюсков младших возрастов (0+ – 2+) и биомассой *F. vesiculosus* позволяет сделать вывод, что последние являются ресурсом, ограничивающим численность популяции литторин. Так как численность вышеупомянутых возрастных групп четко связана с обилием фукусов, можно сделать вывод, что емкость *F. vesiculosus* как субстрата для обитания литторин в данном местообитании практически исчерпана и существует жесткая внутривидовая конкуренция за этот ресурс.

Существование внутривидовой конкуренции за ресурс подтверждается тем, что численность сеголеток и биомасса литторин в возрасте 1+ и старше изменяются практически в противофазе. Численность неполовозрелых моллюсков (0+ – 2+) также находится в отношениях близких к противофазным с численностью половозрелых особей. Следовательно, во время максимума численности половозрелых особей либо рождается, либо выживает наименьшее количество молоди, что непосредственно указывает на существование внутривидовой конкуренции.

Колебания численности сеголеток опережают на год таковые моллюсков в возрасте 1+, на два года – моллюсков в возрасте 2+, на три года – в возрасте 3+ и т.д. Следовательно, наличие противофазных отношений между численностями сеголеток и моллюсков в возрасте 3+ (и близких к противофазным отношениям с половозрелыми особями в целом) является естественным следствием демографических процессов в популяции *L. obtusata* и может рассматриваться как механизм, обеспечивающий регуляцию уровня воспроизводства популяции по принципу «обратной связи».

Полученные результаты позволяют предложить следующий сценарий, объясняющий циклические изменения численности популяции *L. obtusata*. Последние возникают как результат чередования периодов с высоким и низким воспроизводством. Высокое воспроизводство наблюдается, когда численность половозрелых моллюсков низка и остается достаточно ресурсов для выживания большого количества молоди. Продолжительность таких периодов (примерно 3 года) определяется временем полового созревания литторин. В тот момент, когда молодые моллюски достигают половой зрелости, количество доступных ресурсов уменьшается и уровень смертности молоди возрастает. Со временем, вследствие гибели половозрелых особей ресурсы высвобождаются, что приводит к уменьшению смертности сеголеток и началу следующего цикла.

Список литературы

Бескупская Т. И. 1963. Питание некоторых массовых литоральных беспозвоночных Белого моря. // Труды Кандалакшского государственного заповедника. Вып. 4. Т. 2: 114–135.

Козминский Е.В. 2006. Определение возраста у *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia). // Зоологический журнал. Т. 85: 146–157.

Матвеева Т.А. 1974. Экология и жизненные циклы массовых видов брюхоногих моллюсков Баренцева и Белого морей. // Сезонные явления в жизни Белого и Баренцева морей. – Л.: 65–190.

Judge G.G., Griffith W.E., Hill R.C., Luetkepohl H., Lee T.S. 1985. The theory and practice of econometrics. – Wiley, New York.

Sergievsky S.O., Granovitch A.I., Sokolova I.M. 1997. Long-term studies of *Littorina obtusata* and *Littorina saxatilis* populations in the White Sea. // Oceanologica acta. V. 20: 259–266.

ВОДОЕМЫ, ОТДЕЛЯЮЩИЕСЯ ОТ БЕЛОГО МОРЯ: РАЗНООБРАЗИЕ И ТИПОВАЯ СТРУКТУРА

Е.Д. Краснова

Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, Россия

e-mail: e_d_krasnova@wsbs-msu.ru

С 2010 г. на Беломорской биологической станции МГУ им. М.В. Ломоносова развернуты исследования прибрежных соленых озер, которые сформировались путем отделения от Белого моря (Краснова и др., 2016). Процесс изоляции связан с послеледниковым подъемом берега Белого моря, которое продолжается в наши дни со скоростью около 30 см за столетие. На дне современных пресных озер беломорского бассейна находят морские осадки, которые свидетельствуют об их былой связи с морем (Романенко, Шилова, 2012), а непосредственно в береговой зоне можно найти меромиктические водоемы на промежуточных стадиях изоляции от моря. Конвективное перемешивание в них ограничено верхним слоем, который получил название «миксолимнион», а в нижней водной массе («монимолимнионе») наблюдается застой.

Меромиктические озера широко распространены по всему земному шару. Наиболее подходящие условия для их возникновения складываются в засушливых районах (например, оз. Шира и оз. Шунет в Хакасии), в районах с глубокими озерами карстового и вулканического происхождения (оз. Павин во Франции, оз. Светлое в Архангельской области, оз. Каданьо в Швейцарии), в областях, некогда освободившихся от моря в результате его регрессии (Антарктида), а также на морских побережьях с извилистой береговой линией (побережье Канады, Скандинавии, Камчатки, Сахалина, Белое море).

В результате обследования береговой линии Кандалакшского залива Белого моря мы обнаружили 16 водоемов, частично изолированных от моря, с признаками меромиксии.

Пять из них расположены вблизи Беломорской биостанции МГУ: озера Кисло-Сладкое, Трехцветное, Еловое, Нижнее Ершовское и лагуна на Зеленом мысе; на о. Оленьем в губе Ковда находится самое большое меромиктическое озеро Большие Хрусломены; 4 водоема найдено в вершине Кандалакшского залива: три лагуны на о. Телячьем (Кандалакшский заповедник) и оз. Савино-Канозеро в черте г. Кандалакша; один водоем есть в губе Чула (оз. Вонючее напротив д. Пулоньга) и три на Карельском берегу в районе о. Соностров: губа Глубокая, оз. Меролабмина и оз. Вонючее на о. Тонисоар.

Обычно это маленькие водоемы (несколько га) с небольшой глубиной (от 2 до 10 м), которая, однако, достаточна для формирования контрастных водных масс. Исключение составляет оз. Б. Хрусломены глубиной 20 м. Каждый водоем отгорожен от моря узким мелководным порогом, вследствие чего приливные явления ослаблены или вовсе отсутствуют. В некотором смысле это реликтовые водоемы, поскольку со времен, когда водоем имел связь с морем, сохранилась придонная соленая водная масса. Именно так называли подобные водоемы исследователи Беломорской методической станции Государственного гидрологического института (Гурвич, Соколова, 1939).

Еще один похожий тип объектов, широко распространенный в Белом море – ковшовые губы. Так называют акваторию, отделенную от моря мелко-водным порогом, который не препятствует приливам, что не позволяет образоваться опресненному поверхностному слою, а вместе с ним и некоторым гидрологическим особенностям, возникающим на следующих этапах изоляции.

В числе таких особенностей – пятислойная вертикальная структура с двумя геохимическими барьерами: 1) пикноклином между опресненной и соленой водными массами и 2) редокс-зоной на границе аэробных и анаэробных условий (рис. 1).

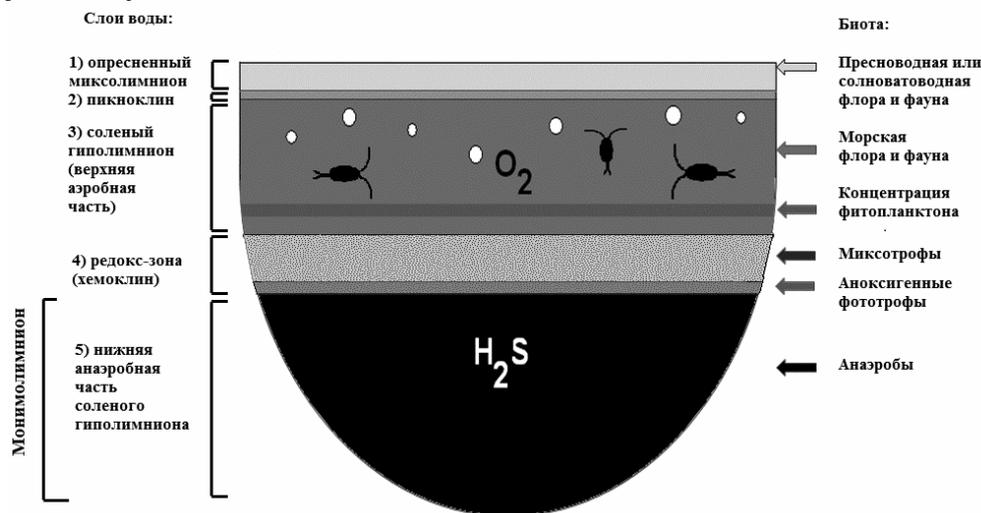


Рис. 1. Типовая вертикальная структура водоемов, отделяющихся от Белого моря.

Миксолимнион, подверженный ветровому перемешиванию в летнее время, в большинстве водоемов имеет толщину 1 м. В более крупном оз. Б. Хрусломены он достигает до 2 м. Мы называем этот слой «опресненным», имея в виду, что соленость в нем ниже по сравнению с нижележащей водной массой. Нередко он, действительно, практически пресный (0.1–0.5‰), но чаще представляет собой в разной степени разбавленную морскую воду. В оз. Кисло-Сладком, при солености основной толщи более 23‰, возле поверхности соленость колеблется от 10‰ после схода льда до 22‰ осенью перед ледоставом. В лагуне на Зеленом мысе, куда на каждом приливе вода в течение 30–40 мин поступает из моря и несколько часов вытекает обратно, соленость такая же, как в море (21–24‰). Однако, начиная с 2 м, она возрастает до 27–29‰, что превышает уровень солености в ближайших окрестностях.

Пикноклин толщиной около 0.5 м характеризуется резким градиентом солености. В большинстве континентальных меромиктических озер пикноклин одновременно служит границей раздела аэробной и анаэробной зон, однако в изучаемых нами водоемах редокс-граница расположена ниже пикноклина. Между двумя этими геохимическими барьерами располагается соленая водная масса, насыщенная кислородом, а порой пересыщенная им до 200–300%.

В летнее время соленый аэрированный слой нередко оказывается самым теплым, из-за аккумуляции тепла по принципу «солнечного соляного пруда». В водоемах, подверженных регулярным приливам, соленый аэробный слой больше, чем в изолированных (1–2.5 м). В наиболее изолированном озере Трехцветном пикноклин и редокс-клин накладываются друг на друга, однако между пресным поверхностным слоем и границей сероводородной зоны есть 10–20 см солоноватой (4–5%) воды, где численность и биомасса фитопланктона достигают наибольших величин, и может накапливаться кислород, нарабатанный в ходе оксигенного фотосинтеза.

Хемоклин (редокс-зона), где аэробные условия сменяются анаэробными, в беломорских прибрежных озерах имеет толщину 0.2–0.5 м. В летнее время в нем формируются ярко окрашенные слои за счет массового развития фототрофных микроорганизмов. Нередко он состоит из двух прослоек. В верхней части, где условия микроаэробные, а если и анаэробные, то концентрация сероводорода еще невелика, находится зона миксотрофных микроорганизмов. В некоторых озерах это криптофитовые жгутиконосцы, например – морские *Rhodomonas* sp. (Краснова и др., 2014) которые при массовом развитии придают воде ярко-красный цвет, или олигогалобные *Cryptomonas* sp., дающие розоватую окраску; в других озерах это эвгленовые жгутиконосцы, и соответствующий слой зеленоватый. Ниже границы аэробных и анаэробных условий, как правило, образуется высокоплотное сообщество аноксигенных фототрофных бактерий, с лидирующей ролью зеленых серобактерий (Lunina et al., 2016; Kharcheva et al., 2016). На ранних этапах изоляции в сообществе зеленых серобактерий велика доля коричнево-окрашенных, и цвет бурый; в наиболее продвинутых озерах преобладают зелено-окрашенные, и слой густо-зеленый. Численность, биомасса микроорганизмов и показатели интенсивности бактериальных процессов здесь существенно превышают таковые в выше- и нижележащих слоях (Саввичев и др., 2014).

Цветные слои располагаются ниже глубины, до которой доходит 1% света, т. е. ниже глубины компенсации, где кислорода в ходе фотосинтеза образуется столько же, сколько расходуется на дыхание.

Ниже хемоклина располагается анаэробная зона с высоким содержанием сероводорода, метана, органических веществ и биогенных элементов, и афотическими условиями. Сезонные колебания физико-химических параметров здесь минимальны. Обмен теплом и веществами с вышележащими слоями ограничен диффузией. Здесь формируется сообщество сапротрофных и хемотрофных микроорганизмов.

Распределение донной фауны соответствует зональности водной толщи. Глубины, которые приходятся на опресненный слой, заселены бентосными формами, соответствующими его солёности. Например, в лагуне на Зеленом мысе, где поверхностный слой имеет морскую солёность, бентос представлен морскими формами, в оз. Кисло-Сладком с переменной солёностью – эвригаллиными, а в оз. Трехцветном и Н. Ершовском с пресным миксолимнионом – пресноводными. Солёному аэробному слою, если его толщина позволяет развиваться сообществу, соответствует обедненная морская фауна, но в большинстве озер он слишком узкий. С хемоклина начинается безжизненная анаэроб-

ная зона, где встречаются лишь немногие представители Nematoda и случайно вынесенные с мелководий и обреченные на гибель беспозвоночные-аэробы.

Исследование поддержано грантом РФФИ № 16-05-00548а.

Список литературы

Гурвич Г.С., Соколова Е.В. 1939. К познанию реликтовых водоемов Белого моря. // Труды ГГИ, вып. 8, № 15: 142–161.

Краснова Е.Д., Воронов Д.А., Демиденко Н.А., Кокрятская Н.М., Пантюлин А.Н., Рогатых Т.А., Самсонов Т.Е., Фролова Н.Л. 2016. К инвентаризации реликтовых водоемов, отделяющихся от Белого моря. // Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота – изменения на фоне трансгрессии берегов. Труды Беломорской биостанции МГУ, Т. 12.: 211–241.

Краснова Е.Д., Пантюлин А.Н., Маторин Д.Н., Тодоренко Д.А., Белевич Т.А., Милютин И.А., Воронов Д.А. 2014. Цветение криптофитовой водоросли *Rhodomonas* sp. (Struthophyta, Rhodomonadaceae) в редокс зоне водоемов, отделяющихся от Белого моря. // Микробиология, т. 83, №3: 346–354.

Романенко Ф.А., Шилова О.С. 2012. Последледниковое поднятие Карельского берега Белого моря по данным радиоуглеродного и диатомового анализов озерно-болотных отложений полуострова Киндо. // Доклады Академии наук, т. 442, № 4: 544–548.

Саввичев А.С., Лунина О.Н., Русанов И.И., Захарова Е.Е., Веслополова Е.Ф., Иванов М.В., 2014. Микробиологические и изотопно-геохимические исследования озера Кисло-Сладкое – меромиктического водоема в Кандалакшском заливе Белого моря. // Микробиология, т. 83, № 2: 191–203.

Kharcheva A.V., Krasnova E.D., Gorlenko V.M., Lunina O.N., Savvichev A.S., Voronov D.A., Zhiltsova A.A., Patsaeva S.V. 2016. Depth profiles of spectral and hydrological characteristics of water and their relation to abundances of green sulfur bacteria in the stratified lakes of the White Sea. // Proceedings of SPIE, 9917: 9917OQ–1–9917OQ–16.

Lunina O.N., Savvichev A.S., Krasnova E.D., Kokryatskaya N.M., Veslopolova E.F., Kuznetsov B.B., Gorlenko V.M. 2016. Succession processes in the anoxygenic phototrophic bacterial community in Lake Kislo-Sladkoe (Kandalaksha Bay, White Sea). // Microbiology, V. 85, № 5: 531–544.

**ИНТРОГРЕССИВНАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ МЕЖДУ
ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДЬЮ И АТЛАНТИЧЕСКОЙ СЕЛЬДЬЮ
И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПОНИМАНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ
СТРУКТУРЫ БЕЛОМОРСКОЙ СЕЛЬДИ**

**Д.Л. Лайус,¹ Х. Лаакконен,² П.П. Стрелков,¹
М.А. Киреева, Р. Вайнола²**

¹Санкт-Петербургский государственный университет

²Университет Хельсинки

e-mail: dlajus@gmail.com

В северном полушарии встречаются два вида сельдей р. *Clupea*: атлантическая, или многопозвонковая *C. harengus* и тихоокеанская, или малопозвонковая *C. pallasii*. Атлантическая сельдь обитает повсеместно в северной Атлантике. Тихоокеанская сельдь – в северной Пацифике, а также в Белом море и на юго-востоке Баренцева. В Белое и Печорское моря заходит, во время нагульных миграций, также и атлантическая сельдь, причем иногда в больших количествах. Уровень молекулярно-генетической дивергенции между двумя видами соответствует примерно 3 миллион лет (Laakkonen et al., 2013). Эти виды также имеют заметные морфологические, физиологические и поведенческие различия, в частности, по числу позвонков – у малопозвонковой сельди их в среднем около 53, у многопозвонковой – около 57, и по нерестовому поведению – малопозвонковая сельдь нерестится на водную растительность на мелководье, а многопозвонковая – чаще всего на гравий на значительной глубине.

Особую группу составляют сельди двух северо-восточных норвежских фьордов, Россфьорда и Балсфьорда. До последнего времени считалось, что они являются своеобразными формами атлантической сельди. По нерестовому поведению они сходны с тихоокеанскими сельдями, а число позвонков у них меньше, чем у атлантической сельди. Недавно мы показали, что популяции двух этих фьордов, генетически ближе к тихоокеанской сельди, чем к атлантической. У сельди Балсфьорда соотношение ядерных и митохондриальных генов *C. harengus* и *C. pallasii* оценивается как 2:8, а у сельди Россфьорда как 3:7 (Laakkonen et al., 2015, Стрелков и др., 2016, наши неопубликованные данные). Строго говоря, этих сельдей сложно назвать *C. pallasii*, тем более *C. harengus*. Они – гибриды. У сельди из Печерского моря (Чешская и Индигская губы), равно как у сельди Мезенского залива Белого моря «атлантические» гены не оказались совсем, а вот у остальных рас беломорских сельдей «атлантические» гены имеются, но в довольно небольшом количестве, 7–10% у ивановской и 3–5% у егорьевской.

Ивановская сельдь – быстрорастущая форма сельди, нерестящаяся в июне при обычных для тихоокеанских сельдей температурах – 8–10°C. Егорьевская – медленно растущая форма, которая в одном и том же возрасте по весу уступает ивановской сельди в 4–5 раз, и нерестится в апреле при необычно низкой для сельдей температуре – около 0°C (Тамбовцев, 1957). При этом, численность егорьевской сельди гораздо выше, чем ивановской. Согласно нашей гипотезе, ивановская сельдь мало изменилась по сравнению со своими тихоокеанскими предками, пришедшими в Белое море, в то время как егорь-

евская – сильно изменившаяся форма, вторично приспособившаяся к суровым климатическим условиям Кандалакшского залива (Lajus, 1996). Ранний нерест и, соответственно, беспрецедентно долгое для сельдей эмбриональное развитие приводит к тому, что сроки вылупления и перехода на активное питание личинок (критический период для сельдей) совпадают с массовым появлением кормового планктона в Кандалакшском заливе. Высокая выживаемость личинок позволяет егорьевской сельди достигать высокой численности.

Таким образом, на генофонды «мало позвоночных» сельдей Норвегии и Белого моря повлияла интрогрессивная гибридизация. Возможно, гибридизация тихоокеанской и атлантической сельдей проходила следующим образом.

Шельфовые моря северо-восточной Европы были заселены в позднем плейстоцене – раннем голоцене. В то же время случилась трансарктическая инвазия *S. pallasii* из Тихого океана в западную Арктику и Европу (Laakkonen et al., 2013). Пришедшая с востока тихоокеанская сельдь, которая более холодолюбива, чем атлантическая, расселилась по северо-восточным окраинам региона, вплоть до Норвегии на западе. Атлантическая сельдь колонизовала регион с юго-запада. В местах перекрытия ареалов создались предпосылки для гибридизации. Для понимания механизмов гибридизации важно отметить, что спермии сельди очень долго сохраняют способность к оплодотворению в морской воде, особенно при низкой температуре. Поэтому для гибридизации родителям не обязательно нереститься вместе, достаточно делать это на разных нерестилищах, расположенных неподалеку.

Сегодня, сильно модифицированные гибридизацией популяции Россфьорда и Балсфьорда являются реликтовыми в пределах репродуктивного ареала атлантической сельди. Россфьорд является морским изолятом (морским озером). Популяции морских организмов, в том числе сельди, существуют в озере в условиях изоляции (Hognestad, 1994). Этот пример показывает, что в гибридизацию атлантическая и тихоокеанская сельди вступали уже давно, до изоляции озера в ходе изостатического и (или) изогляциального поднятия суши. В Балсфьорде атлантическая и гибридная сельди сосуществуют, и нерестятся поблизости, хотя и на разной глубине, примерно в одно и то же время (Jørstad et al. 1994), сохраняя при этом свою идентичность (Laakkonen et al., 2015). Это показывает, что гибридные популяции могут быть достаточно «герметичными» для дальнейшей интрогрессии.

Анализ митохондриальных полиморфизмов показал, что интрогрессия атлантических митохондрий в генофонды норвежских и беломорских была независимой (Laakkonen et al., 2013; 2015). По-видимому, атлантическая и беломорская сельдь вступали (возможно, и сегодня вступают) в гибридизацию непосредственно в Белом море. Атлантическая сельдь, которая склонна к дальним миграциям, особенно в периоды высокой численности (Toresen and Østvedt, 2000; Sætre et al., 2002), часто приходит в Белое и Печорское моря для откорма (Дмитриев, 1946, Тамбовцев, 1957). Для Белого моря известны годы очень высокой численности сельди, когда ее уловы многократно превышают уловы соседних годов, например, 1842 г, что, скорее всего, связано именно с массовыми заходами атлантической сельди (Lajus et al., 2007). Счи-

тается, что атлантическая сельдь не достигает половозрелости в Белом море. Мы, однако, думаем, что это не так.

По-видимому, не случайно именно у ивановской сельди больше «атлантических» аллелей, чем у егорьевской, поскольку по температурным условиям нереста именно эта форма больше похожа на атлантическую сельдь: нерест и тех и других протекает при относительно высокой температуре. От ивановской сельди «атлантические» гены в свою очередь «перешли» к егорьевской, которая выделяется среди всех беломорских сельдей наибольшим своеобразием в отношении условий размножения. С учетом большого, более чем на порядок преобладания егорьевской сельди по численности над ивановской, масштаб интрогрессии в генофонд последней кажется неожиданно высоким. Так или иначе, наличие атлантических генов в генофондах обеих форм беломорской сельди согласуется с высказанным нами ранее тезисом о тесной связи между ними (Lajus, 1996).

Скорее всего, соотношение между «атлантическим» и «тихоокеанскими» генами у сельди довольно чувствительно к климатическим изменениям – можно предположить, что при повышении температуры преимущество будут получать более «теплолюбивые» атлантические гены. Потепление также увеличит и присутствие атлантической сельди в Белом море и, соответственно, шансы на дальнейшую гибридизацию. В том случае, если местная форма уже имеет в своем гено типе «атлантические» гены, этот процесс может идти гораздо быстрее. С этой точки зрения для прогнозирования ситуации в Белом море важно изучать и отслеживать ситуацию в норвежских фьордах, где доля «атлантических» генов у гибридов выше, чем в Белом море.

В целом, помимо проверки гипотезы о возможности созревания и нереста атлантической сельди в Белом море, вопросы для дальнейших исследований следующие:

является ли интрогрессия адаптивной?

в какой степени интрогрессия повлияла на популяционные фенотипы?

в какой степени гибридизация и интрогрессия являются факторами динамики популяций сегодня?

Работа выполнена при поддержке РФФИ 16-04-00723-а.

Список литературы

- Дмитриев Н.А. 1946. Биология и промысел сельди в Белом море.
Стрелков П.П., Лайус Д.Л., Вайнола Р.О. 2016. В погоне за гибридной сельдью. // Природа. № 10: 51–59.
Тамбовцев Б.М. 1957. Биология и современное состояние промысла беломорских сельдей. // Материалы по комплексному изучению Белого моря. М.–Л: 45–104.
Jørstad K.E., Dahle G., Paulsen O.I. 1994. Genetic comparison between Pacific herring *Clupea pallasii* and a Norwegian fjord stock of Atlantic herring *Clupea harengus*. // Canadian Journal of Fisheries and Aquaculture Sciences. V. 51: 233–239.
Laakkonen H.M., Lajus D.L., Strelkov P., Väinölä R. 2013. Phylogeography of amphiboreal fish: tracing the history of the Pacific herring *Clupea pallasii* in North-East European seas. // BMC Evolutionary Biology. V. 13: 1–6.
Laakkonen H.M., Strelkov P., Lajus D.L., Väinölä R. 2015. Introgressive hybridization between the Atlantic and Pacific herrings (*Clupea harengus* and *C. pallasii*) in the north of Europe. // Marine Biology. V. 162: 39–54.

Lajus, D. L. 1996. What is the White Sea herring *Clupea pallasii marisalbi* Berg, 1923?: A new concept of the population structure. // Publicaciones Especiales Instituto Español de Oceanografía, 21: 221–230.

Lajus D.L., Alekseeva Y.I., Lajus J.A. 2007. Herring fisheries in the White Sea in the 18th-beginning of the 20th centuries: spatial and temporal patterns and factors affecting the catch fluctuations. // Fisheries Research. V. 87: 255–259.

Sætre R, Torensen R, Anker-Nilssen T. 2002. Factors affecting the recruitment variability of the Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus* L.). // ICES Journal of Marine Sciences. V. 59: 725–36.

Toresen R, Østvedt OJ. 2000. Variation in abundance of Norwegian spring-spawning herring (*Clupea harengus*, Clupeidae) throughout the 20th century and the influence of climatic fluctuations. // Fish and Fisheries, 1: 231–56.

ДЕМЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
MACOMA CALCAREA (GMELIN) В БЕЛОМ МОРЕ
К. Н. Лисицына, А.В. Герасимова, Н.В. Максимович
Санкт-Петербургский государственный университет, Россия
e-mail: lisitsina_ksenia_1997@mail.ru

Двустворчатые моллюски *Macoma calcaria* – широко распространенный бореально-арктический циркумполярный вид, обитает во всех северных морях России, в северной части Тихого и Атлантического океанов, в Балтийском море. В Белом море эти представители инфауны обнаружены практически повсеместно на глубинах от 1 до 250 м преимущественно на илисто-песчаных грунтах. Наиболее массовые поселения *Macoma calcaria* в этой акватории (с биомассой 50–100 г/м² и численностью 160–320 экз./м²) отмечены на глубинах 10–20 м. Не смотря на широко распространение *Macoma calcaria* и их способность к формированию весьма плотных поселений, структурные характеристики локальных агрегаций (поселений) данного вида до сих пор остаются слабо изученными. Последнее в значительной степени обусловлено трудностями в оценке возраста представителей данного вида, и, соответственно, возрастной структуры поселений. Наиболее известна лишь одна работа, связанная с кратковременным (на протяжении только трех лет) изучением особенностей жизненного цикла *Macoma calcaria* (цикла гаметогенеза, линейного роста, смертности, продукции локальных популяций) в заливе Диско у западного побережья Гренландии (Petersen, 1978).

В конце 80-х годов непосредственно вблизи Морской биологической станции СПбГУ на Белом море в устье губы Чула (район Керетского архипелага) было найдено три участка, на которых *Macoma calcaria* отличались относительно высокими для Белого моря показателями обилия – в сублиторальной зоне у о-ва Матренин (1), в проливе Подпахта (2) и в проливе Большой Керетский Рейд (3). Структурные характеристики этих поселений являлись предметом многолетних (в течение 10–24 лет) наблюдений. В задачи работы входило изучение межгодовых изменений структуры поселений, закономерностей выживания и смертности особей в возрастных группах, а также линейного роста моллюсков. С учетом того, что максимальная продолжительность жизни маком в ареале оценивается в 15–17 лет (Petersen, 1978), полученные нами результаты могут быть весьма познавательны в отношении закономерностей пространственно-временной организации поселений данного вида.

Выбранные участки представляли обычные местообитания *Macoma calcaria* в Белом море, при этом они располагались в широком диапазоне глубин от 5–15 (1) до 40 (3) м, соответственно в отличающихся гидрологических условиях, а также различались составом донных отложений. Мелкозернистая фракция (размеры частиц менее 0.25 мм) составляла основу грунта на участках 2 и 3 (75–82%). Аналогичный показатель на участке 1 достигал всего 27%, в составе грунта в этом местообитании преобладал мелкий гравий (47%). В целом сходство видового состава макробентоса участков было достаточно велико – более 50%. За все время исследований существенных изменений ни в абиотических, ни в биотических характеристиках участков отмечено не было.

Наблюдения за поселениями маком осуществлялись в основном с интервалом 1–3 года в конце июня — июле. Материал собирали драгой. Оценка площади, охваченной дражными сборами, произведена с учетом уловов массовых видов *Bivalvia* дночерпателем Петерсена или Ван-Вина (площадь захвата 0.025 м²). Возраст маком оценивали в результате анализа внешней морфологии раковин.

В качестве ростовых показателей моллюсков использованы индивидуальные и групповые возрастные ряды. Индивидуальные возрастные ряды были составлены путем измерения для каждой отдельной особи размеров в периоды всех зимних остановок роста. Эти ряды использованы при изучении неоднородности ростовых характеристик в пределах отдельных местообитаний. Анализ внутренней гетерогенности поселений *Macoma calcaria* в пределах локальных по скорости роста особей проведен на примере 5-летних (участок 3) – 6-летних (участки 1, 2) особей. Различия в характере роста между поселениями маком оценивались как расстояние между групповыми возрастными рядами. Групповые возрастные ряды были построены в результате усреднения размеров моллюсков в периоды зимних остановок роста в каждом поселении по данным всех лет наблюдений. Сравнение возрастных рядов осуществлено в ходе анализа остаточных дисперсий относительно кривых роста (Максимович, 1989). В качестве модели роста использована линейная модификация уравнения Бергаланфи или в случае онтогенетической неполноты данных – уравнение прямой линии.

Закономерности смертности *Macoma calcaria* в возрастных группах исследованы на примере только одного поселения – на участке 2 – объекте наиболее долговременных наблюдений (в течение 24 лет). В этом поселении маком явно выражено доминирование представителей отдельных генераций на протяжении нескольких лет. Часто преобладающие генерации отличались значительными показателями обилия, что повышало надежность их учета. В результате нам удалось проследить судьбу отдельных поколений в течение 2–4 лет, и, соответственно, собрать данные для построения статической таблицы выживания (Гиляров, 1990).

Структура поселений *Macoma calcaria* на разных участках существенно отличалась. На глубинах менее 20 м (участки 1, 2) представители данного вида формировали многовозрастные поселения, обычно включающие особей не менее 5–6 возрастных групп. При этом наблюдалось как почти равномерное распределение моллюсков по возрастным группам (участок 1), так и явное доминирование представителей отдельных генераций (участок 2). Максимальные размеры *Macoma calcaria* в обоих биотопах были достигали 24–29 мм, однако особи размерами более 15 мм (возраст не меньше 6 лет) в обоих местообитаниях составляли незначительную часть поселений (в основном менее 10%). На глубинах около 40 м (участок 3) размерно-возрастная структура поселения маком оказалась смещена в сторону преобладания особей младших возрастных групп – большую часть наблюдений практически отсутствовали моллюски старше 3 лет и размерами более 10 мм. Для поселений маком на всех участках были характерны значительные межгодовые изменения показателей обилия и размерно-возрастного состава. При этом синхрон-

ности в многолетней динамике размерной (или возрастной) структуры поселений *Macoma calcaria* в разных местообитаниях выявить не удалось. Наибольшими флуктуациями год от года на всех участках отличалась численность сеголеток (особей, пополнивших поселение в предыдущем году и не достигших возраста одного года к моменту исследования). Их доля в суммарной численности поселений варьировала от 0 до почти 80%. Появление значительного числа сеголеток (успешное пополнение) в поселениях маком, за редким исключением, наблюдалось на фоне весьма низкой численности особей других возрастных групп. Перерывы в успешном пополнении поселений маком могли достигать от 2-х (участок 3) до 4–7 лет (участок 2). В результате на протяжении нескольких лет наблюдалось доминирование представителей отдельных генераций. На протяжении таких периодов межгодовые изменения в структуре поселений маком в основном определялись скоростью роста и элиминации особей доминирующих генераций. На участке 1 доминирование особей отдельных поколений даже протяжении двух последовательных лет было выражено слабо. На данном этапе исследований в качестве основной причины межгодовых колебаний численности сеголеток мы склонны видеть известные для двустворчатых моллюсков конкурентные отношения взрослых особей и молоди.

Максимальные размеры *Macoma calcaria* в анализируемых поселениях в Белом море (24–29 мм) оказались близки показателям, известным из весьма скудных литературных источников для других районов распространения данного вида. Однако продолжительность жизни беломорских маком, оцененная в результате анализа внешней морфологии раковины, была существенно короче – 8–9 лет, а среднегодовая скорость роста выше в 1.5–2 раза. Были обнаружены достоверные различия в групповом росте *Macoma calcaria* в изученных местообитаниях, однако они не были подтверждены результатами сравнения индивидуальных ростовых характеристик пятилетних. В каждом поселении были выделены две аналогичные группы моллюсков (условно быстрорастущие и медленно растущие), ростовые показатели которых достоверно различались. При этом не обнаружено статистически значимых различий в характере линейного роста, как между быстрорастущими, так и медленно растущими макомами в разных местообитаниях. Внутригрупповую гетерогенность роста нам удалось связать с особенностями начального периода роста моллюсков. Ранговый коэффициент корреляции Спирмена между размерами особей в возрасте одного года и размерами в первую зимнюю остановку роста был статистически значим и достигал 0.49–0.76.

Среднегодовая скорость смертности *Macoma calcaria*, оцененная только для одного участка (участок 2), составила 0.37 год⁻¹. Полученные результаты в принципе соответствуют единственным известным аналогичным данным для поселений маком в прибрежных водах Западной Гренландии (Petersen, 1978). Однако в разных возрастных группах скорость элиминации беломорских моллюсков менялась почти в десять раз – от 0.06 до 0.67 год⁻¹, при этом наблюдалось U-образное изменение величины показателя. Наиболее высоким уровнем смертности отличались моллюски в возрасте 1 года и в возрасте

5 лет. Относительно низкая скорость элиминации оказалась характерна для маком в возрасте 3–4 лет.

Список литературы

- Гиляров, А.М. 1990. Популяционная экология: Учеб. пособие. М.: 1–191.
- Максимович, Н.В. 1989. Статистическое *сравнение* кривых роста. // Вестник Ленинградского университета. Серия 3. Вып. 4: 18–25.
- Petersen, G.H. 1978. Life Cycles and Population Dynamics of Marine Benthic Bivalves from the Disko Bugt Area of West Greenland. // *Ophelia*. Vol. 17. № 1: 95–120.

ОБ ОРГАНИЗАЦИИ СООБЩЕСТВ МАКРОБЕНТОСА ИЛИСТО-ПЕСЧАНЫХ ЛИТОРАЛЬНЫХ ПЛЯЖЕЙ БЕЛОГО МОРЯ

Н.В. Максимович, А.В. Герасимова, Н.А. Филиппова

Санкт-Петербургский государственный университет, Россия

n.maximovich@spbu.ru

Введение

Мониторинг морского макробентоса – обычная процедура как в поисковых исследованиях, так и в решении прикладных задач, поскольку макробентос относится к легко тестируемым в полевых условиях объектам изучения, является наглядным показателем разнообразия биоты на участках бентали, и тем самым удобен и в картировании акваторий, и в описании антропоически обусловленных и естественных трендов в изменении условий обитания гидробионтов. Обычный целевой посыл мониторинга макробентоса – выделение небольшого (относительно дробности станций) числа описательных единиц (сообществ, биоценозов). Его методической основой является опора на выборочный метод и методы сравнительного анализа массива исходных постанционных описаний. Однако в выборочном методе есть свободы для субъективных решений, и предложенные в специальных руководствах процедуры сравнительного анализа описаний макробентоса по-разному подчеркивают проявления неоднородности и согласованности в распределении организмов макробентоса. В интерпретации такой неоднородности исследователи часто вынуждены учитывать степень ее выраженности и доверие к исходным данным, что способствует появлению в анализе субъективных выводов. Налицо проблема актуализации выявленных формально эффектов гетерогенности в распределении организмов макробентоса. В ее решении принципиальное место должна занимать модель организации макробентоса, преследуемая при мониторинге макробентоса акваторий, особенно если речь идет о биотопах мягких грунтов. Однако на практике при сравнительном анализе описаний макробентоса в пылу решения задачи их группировки представление об исходной модели организации макробентоса не формулируется в явном виде, а то и утрачивается совсем. Предмет настоящей работы – организованность макробентоса илисто-песчаной литорали Белого моря.

Материал и методы

Базой для настоящей работы послужил многолетний (1983–2015 гг.) мониторинг макробентоса Белого моря, выполняемый на Морской биологической станции СПбГУ (УНБ «Беломорская») сотрудниками и студентами кафедры ихтиологии и гидробиологии. Конкретно в данном сюжете прямо учтены только результаты цикла разовых летних (конец июня–июль) непрерывных наблюдений макробентоса в 2008–2015 гг. на трех типичных участках илисто-песчаной литорали в Керетском архипелаге Кандалакшского залива (см. Филиппова и др., 2015). Материал собран постанционно в среднем и нижнем горизонтах литорали и в верхней (до 0.5 м) сублиторали. Объем выборок 10 сдвоенных проб. Размер выборочной площадки 0.1 м² (сдвоенная проба зубчатым водолазным дночерпателем Е.Н. Грузова, площадью захвата 0.05 м²) – всего около 60 выборок. Макробентос по каждой станции (пробе)

был описан по таким показателям как: видовой состав, биомасса и плотность поселения каждого вида.

Сравнительный анализ описаний сообществ осуществлен с использованием принципа доминирования (Воробьев, 1949) и процедур иерархической нумерической классификации. Как мера различия использован индекс Брея–Кертиса. Объединение элементов матрицы индексов осуществлено по методу среднего соседа, а расстояние между описаниями определяли по методу Варда (пакет статистических программ Statistica-10). Показатели обилия видов в выборках стандартизировали.

Результаты и обсуждение

В самом начале цикла наблюдений было определено уверенное расхождение станций по участкам (рис.).

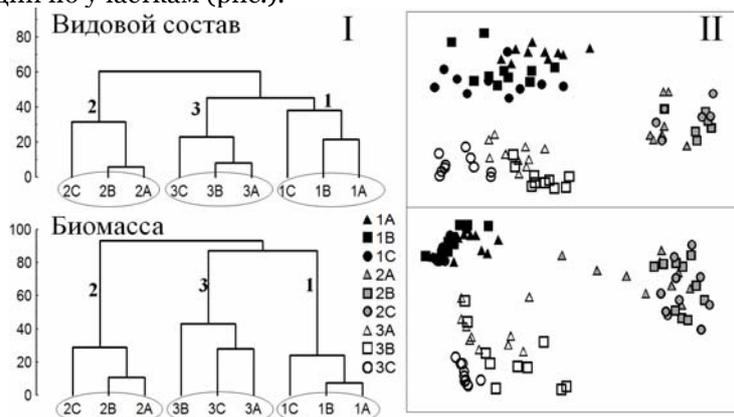


Рис. Структура комплекса описаний станций по составу и биомассе таксонов в 2008 г. I – Кластерный анализ (варианта – станция); II – Многомерное шкалирование (варианта – проба) (По Филишова и др., 2015, с изменениями). 1–3 участки. А, В и С станции в пределах каждого участка (соответственно, средний и нижний горизонты литорали и верхняя сублитораль). I – по оси ординат – индекс Брея–Кертиса, %; по оси абсцисс – станции.

При этом оказалось, что:

1. все три участка существенно различаются по видовому составу организмов макробентоса (всего 36 таксонов, из них только 2 общих);
2. дистанция между описаниями станций одного участка много меньше, чем между участками;
3. по принципу доминирования каждый участок – это биотоп биоценоза: участок 1 – биоценоз *Macoma balthica*+*Arenicola marina*, участок 2 – биоценоз *Mitylus edulis*+*Mya arenaria* и участок 3 – биоценоз *Zostera marina*+нитчатые водоросли;
4. по 50%-й встречаемости на станциях для каждого участка выделяется ядро таксонов (см. Филишова и др., 2015)
5. результаты классификации описаний по биомассе и составу таксонов совпадают с итогами использования принципа простого доминирования, а по численности такого совпадения нет, как следствие высокой численности и крайне неравномерного распределения по станциям моллюсков *Hydrobia* sp.

Налицо согласие каждого из участков представлениям о биоценотической организации макробентоса. Отталкиваясь от идеи К. Мебиуса, биоценозы бентоса обычно описывают по совокупности форм макробентоса, и приписывают им свойства самоорганизующихся биосистем. Согласно классическим представлениям В.П. Воробьева (1949) структуру такого биоценоза характеризует набор доминирующих и субдоминантных форм. Отсюда биоценоз – это облигатная для данных условий самоорганизующаяся биосистема, которую помимо доминирующей формы характеризует также набор сопутствующих форм (ядро биоценоза), биотически связанных с доминантой.

Однако к характеристике описанного явления следует добавить следующее. В 2013–2015 гг. на участке 1 прежние доминанты были замещены зарослями *Z. marina*. Явления смены доминанты в сообществах осушенной зоны были описаны нами ранее (Gerasimova et al., 2013). При попытке найти режим надежного картирования изученных участков оказалось, что такой результат соответствует высоким требованиям к объему выборок – 5–6 проб (Флиппова и др., 2015), и это при столь резких различиях между участками (рис. 1). При классификации временных рядов и объем выборок в 10 проб оказался недостаточным.

При анализе сопряженности организмов макробентоса нами также не были найдены устойчивые связи биоценотического уровня, за исключением чисто топического вытеснения корневищами взморника морского крупных представителей инфауны – пескожилов и песчаных ракушек (Флиппова и др., настоящий сборник).

Очевидно, что в нашем случае концепция биоценоза не проходит, и в этом выводе нет новизны. Однако сегодня незаметно оказались забытыми все высказывания оппонентов биоценотической модели организации макробентоса мягких грунтов. Еще С. Петерсен, описывая сообщества мягких грунтов сублиторали, писал, что сообщество с невыраженным доминированием построено не на сильных биотических взаимодействиях, а на индивидуальных ответах каждой популяции на воздействие условий среды (Нессис, 1977). В своей схеме А.А. Протасов (1994) отмечает, что сообщества можно расположить в градиенте изменения их структуры в связи с ролью доминирующего вида, поместив их между полюсами Р – слабых взаимодействий (незначительного влияния доминанта) и М – явной эдифицирующей роли доминанта. Похоже, что в условиях литорали Белого моря именно выраженные абиотические градиенты определяют распределение организмов макробентоса, а биотические отношения оказываются второстепенными.

Таким образом, следует констатировать, что модели, адекватно описывающей распределение макробентоса на литорали Белого моря, нет. А значит, нет и мотивации для подбора рекомендованных (Шитников и др. 2003) более «показательных» показателей доминирования или режима классификации. Исследователю никогда не удастся определить, какой эффект при этом достигается: увеличение объективности результата, или усиление его субъективности, как следствие ненадежности выборочных показателей. В таком случае в анализе гетерогенности макробентоса осушенной зоны Белого мо-

ря ни один из способов выделения сообществ не имеет преимуществ относительно принципа простого доминирования вида по биомассе.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-34-00216 мол_а.

Список литературы

Воробьев В.П. 1949. Бентос Азовского моря. – Симферополь: 1–190.

Несис К.Н. 1977. Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум. // Океанология. Биология океана. Т. 2 – М.: 5–14.

Протасов А.А. 1994. Пресноводный перифитон. – Киев: 1–307.

Шитников В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. – Тольятти: 1–463.

Филиппова Н.А., Максимович Н.В., Герасимова А.В. 2015. К практике анализа неоднородности сообществ макробентоса мягких грунтов литорали (Кандалакшский залив, Белое море). // Вестник СПбГУ. Сер 3. Вып. 2: 61–67.

Gerasimova A.V., N.V. 2013. Age-size structure of common bivalve mollusc populations in the White Sea: the causes of instability. // Hydrobiologia. Vol. 706: 119–137.

ДЕЦЕНТРАЛИЗОВАННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НА ПРИМЕРЕ КОЛОНИАЛЬНЫХ ГИДРОИДОВ

Н.Н. Марфенин

Кафедра зоологии беспозвоночных биологического факультета,

МГУ имени М.В. Ломоносова, Россия

e-mail: marf47@mail.ru

Аннотация

Децентрализованная организация у колониальных гидроидов в общем виде выражается в: 1) модульной организации, которая основана на 2) мультипликации (или полимеризации), 3) осуществляющейся в виде циклического морфогенеза и характеризуется: 4) отсутствием общеорганизменных регуляторных органов, 5) значительной самостоятельности составляющих, 6) высокой резистентностью к воздействию на отдельные части организма, 7) пластичностью формы и широкой вариативностью размеров взрослого организма за счет формирования новых модулей и рассасыванием старых, что позволяет 8) преодолевать возрастные ограничения и 9) «вращать» в неоднородное окружающее пространство, 10) образуя многоротый сетевидный организм.

Ключевые слова: Hydrozoa, модульное строение, самоорганизация, рост, пластичность формы, мультипликация, резистентность, циклический морфогенез.

Исследование специфики колониальной организации, особенностей строения и функционирования колониальных организмов подводит к пониманию ведущей роли децентрализации в биологии модульных беспозвоночных. Ниже приведен краткий обзор исследований, выполненных на ББС МГУ им. Н.А. Перцова, позволивших на примере колониальности у гидроидов выявить важнейшие биологические проявления и значения децентрализации. Методы исследования и детальное обсуждение результатов приведены в указанных первоисточниках. Цель данной статьи заключается в интеграции разрозненных результатов и выделения в них наиболее существенных характеристик децентрализации, как основы биологических систем.

Децентрализованная система – это целое, состоящее из взаимодействующих частей, функционирование которых не управляется из какого-либо одного органа. Децентрализация выражается в высокой самостоятельности частей системы, параллелизме основных процессов, в значительной вариативности целого, высокой неопределенности во всех ее видах и, в конечном итоге, в значительной гибкости алгоритмов реализации жизненно важных процессов.

Значение двух альтернативных способов организации систем: централизованной и децентрализованной активно обсуждается в научной литературе уже более полувека, но в основном применительно к социальным системам, управлению коллективами, экономике и информационным потокам без признаков появления общесистемных обобщений (Zabojnik, 2002). Однако концептуальные возможности анализа степени централизации значительно шире и могут быть применимы к любой системе, в том числе и к биологической (Seeley, 2002; Марфенин, 2004).

Колониальные гидроиды – удобный объект для изучения строения и функционирования децентрализованных организмов, т.к. обладают полупрозрачным двухслойным телом, единой распределительной системой и пр. Мы исследовали наиболее подробно *Gonothyrea loveni* (Allman, 1859) и *Dyapomona pumila* (L. 1758), выясняя особенности роста, питания перемещения пищи внутри колонии в связи с модульным строением и децентрализованной организацией (Марфенин, 2016).

Модульное строение – главная особенность колониальных гидроидов. Столоны и побеги подразделены на стереотипные сегменты, каждый из которых включает трубковидный ценосарк и гидрант. Иногда эта закономерность не очевидна, например, в колониях с побегами одному сегменту столона соответствует не гидрант, а побег, но в генезисе каждый побег – это первый гидрант, надстроенный остальными. Если стolon сильно ветвится и образует анастомозы, то участок между соседними гидрантами не похож на трубку, но все же таковым по существу является. У побегов с симподиальным ветвлением модульное строение хорошо различимо, а у многорядных побегов морфогенез модуля побега значительно усложняется. Это обстоятельство мешало долгое время понять, что в основе модульного строения морфогенетический цикл: формирование модуля завершается начальной формой, с которой стартует морфогенез следующего модуля. Именно циклический морфогенез лежит в основе модульного строения (Марфенин, 2008), обеспечивая повторение одной и той же формы.

Мультипликация или полимеризация – широко распространенное явление в живой природе: от молекул до популяций. У колониальных гидроидов благодаря мультипликации посредством повторяющегося (циклического) морфогенеза формируется тело, состоящее из стереотипных модулей нескольких разновидностей (кормус).

Среди них нет уникальных, т.е. неповторяющихся модулей. Все разновидности модулей у колониальных гидроидов множественны. Исключение – только пневматофоры – плавательные пузыри у сифонофор, но это обусловлено пелагическим образом жизни: наличие нескольких пневматофоров привело бы к разрушению колониального организма, поскольку ствол колонии не покрыт перисарком.

Благодаря множественности идентичных модулей возникает дублирование, повышающее надежность и толерантность целого. Колонии неуязвимы при повреждениях или утери частей. Любой полноценный модуль способен существовать и производить новые модули. Благодаря этому из частей побегов одной колонии можно вырастить множество колоний одного клона аналогично черенкованию у растений. Однако гидрант, отделенный лигатурой от ближайшего участка ценосарка и зоны роста (которые в совокупности составляют модуль), не способен существовать, даже если получает пищу (Летунов, 1987).

Множественность гидрантов – «многоротость» – повышает вероятность перехвата добычи. Эта особенность модульной организации в процессе эволюции проявляется в особой упорядоченности расположения гидрантов, например в перьевидном строении побегов (Marfenin, Kossevitch, 2004). Форми-

руется «сеть» из ловчих органов. В общем случае у децентрализованного организма количество захваченной пищи зависит от эффективности сетевого плана строения (Марфенин, Малютин, 1994).

Множественность пульсаторов (гидрантов, верхушек роста) лежит в основе эквивалентности функционирования распределительной системы (Марфенин, 1993а, б) и нецентрализованной самоорганизации распределительной системы.

Отсутствие общеколониальных органов управления – следствие полной мультипликации и основа для децентрализованного типа строения, имеющего свои преимущества над централизованным, характерным для всех унитарных организмов (Марфенин, 2002, 2004) такие как толерантность к повреждениям отдельных частей тела и высокая пластичность формы тела.

Пластичность формы тела выражается в неограниченности роста столонов и побегов в любых направлениях. На краю субстрата столоны могут перейти на противоположную его сторону или же остановиться. При неравномерном поступлении пищи, те части колонии, которые ее недополучают со временем перестают расти, а получающие больше пищи растут сильнее, хотя пища и поступает частично из одних частей колонии в другие (Косевич, 1991; Бурыкин, 1993а, б, 1995). Получается, что колониальные гидроиды растут, соответствуя особенностям среды, а точнее «врастают в анизотропное пространство» (Marfenin, 1997). В зрелой колонии или при недостатке пищи одновременно с формированием новых модулей старые рассасываются, а их материал поступает в полость колонии. Таким способом снимаются возрастные ограничения, т.к. вместо старых гидрантов образуются молодые, нередко на тех же самых местах.

Список литературы

Бурыкин Ю.Б. 1993а. Зависимость роста и строения колонии *Dynamena pumila* (L.) (Hydrozoa, Sertulariidae) от путей проникновения в нее пищи. // Вестник Московского университета. Сер. 16. Биология. № 1: 38–46.

Бурыкин Ю.Б. 1993б. Взаимосвязь в росте разных частей колонии *Dynamena pumila* (L.) (Hydrozoa, Sertulariidae) при различном количестве пищи. // Журнал общей биологии. Т. 54. № 6: 722–738.

Бурыкин Ю.Б. 1995. Взаимосвязь процессов роста и рассасывания в колонии *Dynamena pumila* (L.) (Hydrozoa, Sertulariidae) при голодании. // Зоологический журнал. Т. 74. Вып. 6: 12–22.

Косевич И.А. 1991. Сравнение функционирования верхушек роста побегов и столонов в колонии *Obelia loveni* (Allm.) (Hydrozoa, Campanulariidae). // Вестн. моск. ун-та. Сер. 16, биология, № 2: 44–52.

Летунов В.Н. 1987. Пищеварительно-распределительный аппарат гидроидов рода *Obelia* (Hydrozoa, Thesaphora, Campanulariidae). // Журнал общей биологии, Т. 48. № 5: 651–657.

Марфенин Н.Н. 1993а. Феномен колониальности – М.: 1–237.

Марфенин Н.Н. 1993б. Функциональная морфология колониальных гидроидов. – СПб: 151.

Марфенин Н.Н. 2002. Нецентрализованная саморегуляция целостности организма. // Журнал общей биологии. Т. 63. № 1: 26–39.

Марфенин Н.Н. 2004. Современные представления о целостности биологических систем. // Системный подход в современной науке. – М.: 436–458.

Марфенин Н.Н. 2008. Фундаментальные закономерности модульной организации в биологии. // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. Вып. 9: 147–161.

Марфенин Н.Н. 2016. Децентрализованный организм на примере колониальных гидроидов. // Междисциплинарный научный и прикладной журнал «Биосфера», Т. 8. № 3: 365–387.

Марфенин Н.Н., Малютин О.И. 1994. Влияние потока воды на отдельные побеги разных видов гидроидов. // Журнал общей биологии. Т. 55. № 1: 119–127.

Marfenin N.N. 1997. Adaptation capabilities of marine modular organisms. // *Hydrobiologia*. Vol. 355: 153–158.

Marfenin N.N., Kossevitch I.A. 2004. Morphogenetic evolution of hydroid colony pattern. // Fautin D.G., et al (eds). *Coelenterate Biology 2003: Trends in research on Cnidaria and Ctenophora*. *Hydrobiologia*, Vol. 530/531: 319–327.

Rockart J.F, Leventer J.S. 1976. Centralization as decentralization of information systems: a critical survey of current literature. // REPORT CISR-23, SLOAN WP: 845–876.

Seeley T.D. 2002. When is self-organization used in biological systems? // *Biological Bulletin*. Vol. 202. № 3: 314–318.

Zabojnik J. 2002. Centralized and Decentralized Decision Making in Organizations. // *Journal of Labor Economics*. Vol. 20. № 1: 1–22.

БИОЦЕНОЗЫ ПОЯСА КРАСНЫХ ВОДРОСЛЕЙ В ГУБАХ ЧУПА И КОЛВИЦА (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ)

*Т.А. Михайлова,¹ А.Д. Наумов,² О.Н. Савченко,²
Д.А. Аристов,² К.Л. Биязов²*

¹*Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия*

²*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия
tmikhaylova@binran.ru*

Далеко не все экосистемы Белого моря изучены в достаточной степени. Так, среди сообществ с участием макрофитов пояс красных водорослей изучен значительно хуже, как альгологами, так и зоологами, чем сообщества ламинариевых и фукусовых. В настоящее время в этой зоне проводятся очень интересные работы по изучению структуры и функционирования макросообществ (Яковис, Артемьева, 2014; Yakovis, Artemieva, 2017). Однако эти исследования не охватывают всего ценотического многообразия зоны, поскольку авторы работают фактически в единственном биотопе.

Летом 2016 г. в губах Колвице (67°04' N, 32°49' E) и Чупе (мыс Картеш 66°20' N, 33°40' E) Кандалакшского залива впервые проведено изучение нижней части фотической зоны с учетом практически всех групп макробентоса. Гидрологические данные были получены с помощью автоматических зондов MIDAS CTD+500, Cyclops и мареографов Levelogger Solinst 3001. На каждом исследованном участке было взято по 5 бентосных станций в трех повторностях с 3–4 горизонтов глубин. Отбор проб осуществлялся водолазным способом в диапазоне глубин от 6 до 20 м с помощью пробоотборника площадью 0.05 м² и рамки площадью 0.04 м². Пробы фиксировались 5%-ным раствором формалина. Обработка включала определение представителей всех групп макробентоса, их взвешивание, подсчет и измерение ряда унитарных форм. Количественные характеристики сообществ включали биомассу видов, плотность их поселения, встречаемость, индекс разнообразия Шеннона (Песенко, 1982), индекс олигомиксности (Наумов, 1991). Для первичных описаний построены ранговые распределения биомасс, вычислены индексы сходства Чекановского между ними по логарифмированным данным. Биоценозы выделялись на основе объединения первичных описаний, сгруппированных в диаграмме Чекановского с индексом сходства не менее 30%.

Гидрологические условия в губе Колвице и возле мыса Картеша, в целом, однотипны, средняя высота прилива варьирует в пределах 1–1.1 м. В диапазоне исследованных глубин температура в июле равномерно падает с 14–15 до 4–6°C, соленость плавно растет с глубиной с 21 до 24‰ в Колвице, и с 25 до 26‰ в районе Картеша, мутность воды несколько выше в Колвице. Характер грунта на изученных участках различен: в губе Колвице грунты представлены редкой каменистой, заиленной россыпью на глинистом основании, а в районе мыса Картеша в верхней части разрезов наблюдаются выходы коренных пород, переходящие в своей нижней части в заиленный пологий склон с разреженными камнями.

В ходе исследования всего отмечен 301 вид (таксон) макробентоса, из них только 20 таксонов определено до ранга выше рода. К зообентосу относятся

236 видов (таксонов), к фитобентосу – 65 видов. Наибольшее видовое разнообразие отмечено для групп Polychaeta (65) и Bryozoa (51). Только 46.8% из всех отмеченных таксонов являются общими для изученных участков. Максимальное количество общих видов отмечено в группах Echinodermata (75%) и Bryozoa (66.7%), минимальное – в группах Hydrozoa (25%), Gastropoda (30%) и Crustacea (30%).

Установлено, что пояс красных водорослей сравнительно узок по вертикали и довольно отчетливо ограничен поясом ламинарий сверху и лишенной растительности зоной снизу. При этом он занимает на разных участках несколько разные глубины: в районе мыса Картеша пояс простирается от 7 до 22–23 м, а на участке в губе Колвице распределение водорослей ограничено глубиной 17–18 м. В нижней части пояса обоих участков (глубже 15 м) на твердом субстрате развиваются только корковые организмы, из водорослей – преимущественно представители известковых красных. В верхней и средней частях пояса обоих участков описано 10 сообществ. Среди растений господствующая роль, как по количеству видов, так и по биомассе, принадлежит красным водорослям.

В верхней части пояса бентос распределен сравнительно равномерно. Биоценозы на глубинах 8–10 м полидоминантные и полимиксные (индекс олигомиксности варьирует от 47.6 до 73.1), но при этом вполне отчетливые. Они характеризуются высокими показателями видового богатства (115–157 видов), разнообразия (индекс Шеннона варьирует от 2.1 до 2.8) и максимальными биомассами (250–500 г/м² в Колвице и 500–850 г/м² в Чупе). На глубинах от 11 до 13 м распространена область экотона: индекс олигомиксности развивающихся здесь сообществ, как правило, не превышает 50. При этом видовой состав беднеет (72–76 видов), биомасса 200–350 г/м², индекс разнообразия максимальный (3–3.6). Глубже 14 м на отдельно встречающихся камнях бентос распределен очень неравномерно, в целом он беднеет, отмеченные сообщества включают от 32 до 54 видов. Возвышающихся над субстратом организмов остается все меньше, каменистый субстрат оккупирован, главным образом, корковыми формами. Биомасса не превышает 150 г/м², и, в основном, складывается двусторчатými моллюсками.

Вместе с различиями в видовом составе бентоса, наблюдаются значительные различия и в биоценозах изученных участков. Среди 12 доминантов всех выявленных биоценозов единственный вид, красная водоросль *Coccotylus truncatus*, характерен для обоих участков.

В Колвице на глубинах 7–9 м на крупных валунах развивается биоценоз красной водоросли *Odonthalia dentata*, субдоминанты – *Polysiphonia stricta* и *Musculus discors*, в корковом ярусе преобладают водоросли. Глубже распределение камней становится более редким, на глубине 9–11 м развивается другой биоценозе багрянок, в котором доминирует *Coccotylus truncatus*, субдоминантом является *Ophiura robusta*. Соотношение биомасс водорослей и животных в биоценозах на глубинах 7–8 и 9–10 м составило 2.3 и 1.6. С увеличением глубины доля водорослей в сообществах резко сокращается до 0.2 и 0.1 на глубинах 12 и 14 м, соответственно. На редких камнях по биомассе преобладает *Balanus crenatus*, а *Coccotylus truncatus* уходит на второе место, в корковом

ярус вместе с водорослями становятся обильными губки и мшанки. В илистом грунте на глубинах от 9 до 14 м доминирует *Macoma calcarea*.

В районе мыса Картеша на скальном грунте сразу за поясом ламинарий развивается хорошо выраженный биоценоз асцидий с доминирующим видом *Styella rustica* (383.9 г/м²) и довольно высокой биомассой багрянок (86.7 г/м²), среди которых преобладает *Phycodryis rubens*. Этот биоценоз занимает небольшой диапазон глубин, начиная с 10 м, асцидии уходят с ведущих позиций в сообществе, их доля сокращается с 76% до 4.5%. Багрянки же, напротив, сохраняют свое обилие. И хотя по биомассе в данном сообществе преобладает *Modiolus modiolus* с довольно высокой плотностью поселения (120 экз./м²), однако не моллюск формирует здесь сообщество: высокое значение его биомассы определяется немногочисленными крупными особями. Фактически на глубине 10 м мы наблюдаем настоящий биоценоз красных водорослей, в котором доминируют *Phycodryis rubens* и *Coccotylus truncatus*, субдоминантом является *Polysiphonia stricta*. В корковом ярусе биоценозов верхней части пояса, как и в Колвице, преобладают водоросли, и только глубже 12 м рядом с ними, или прямо на них, поселяются губки и, в меньшей степени, мшанки. В диапазоне глубин от 10 до 14 м распространены гравиево-галечные грунты, на которых по биомассе преобладают моллюски *Arctica islandica* и *Modiolus modiolus*. На гальке наиболее крупных фракций развиваются водоросли (*Coccotylus truncatus* и, не глубже 12 м, *Phycodryis rubens*) и редкие асцидии (*Molgula*, *Bolthenia*, *Didemnum*), встечаются крупные экземпляры губки *Polymastia mamillaris*, но по биомассе преобладает офиура *Ophiopholis aculeata*. В целом во всех сообществах в районе мыса Картеша доля биомассы водорослей значительно ниже по сравнению с биомассой зообентоса.

С чем могут быть связаны такие отличия в бентосе одной зоны двух участков? Вероятно, сказывается различие в эдафических факторах. Кроме того, измеренная в Колвице соленость несколько ниже, а мутность несколько выше, чем в районе мыса Картеш.

Несмотря на узкий диапазон глубин и крутой уклон дна изученных участков пояс красных водорослей демонстрирует богатое ценоотическое разнообразие. Это позволяет ожидать не меньшего разнообразия бентоса в районах с пологим уклоном дна, например на моренных мелководьях Онежского залива, где большие площади нижней части фотической зоны будут сопровождаться разнообразием абиотических условий.

Исследование проводилось при поддержке грантов РФФИ 16-34-00682 и 15-29-02507 офи_м.

Список литературы

Наумов А.Д. 1991. К вопросу об изучении биоценозов макробентоса Белого моря. / А. Д. Наумов, В. В. Федяков (ред.). // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 233. Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. – Л.: 127–147.

Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: 1–287.

Яковис Е.Л., Артемьева А.В. 2014. Многолетние изменения в бентосном сообществе с несколькими видами-эдификаторами вблизи Соловецких островов (Белое море). // Состояние и рациональное использование пресноводных и морских экосистем (в т.ч. водных биологических ресурсов) Соловецкого архипелага. (Научно-практич. конф. по

водным ресурсам, (включая биологические ресурсы) Соловецкого архипелага). – Архангельск: 91–94.

Yakovis E., Artemieva A. 2017. Cockles, barnacles and ascidians compose a subtidal facilitation cascade with multiple hierarchical levels of foundation species. // Scientific reports. V. 7, № 1: 1–11.

**НАЧАЛО 40-х – НАЧАЛО 70-х гг.:
ЗАБЫТЫЕ СТРАНИЦЫ ИСТОРИИ
БЕЛОМОРСКОЙ БИОСТАНЦИИ ЗИН РАН**

А.Д. Наумов

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия

email: andrewnmv@gmail.com

История возникновения Беломорской биологической Станции ЗИН восходит к Беломорским экспедициям АН СССР и Карело-Финского Наркомрыбпрома. Они проводились в 1941–1945 под руководством старшего научного сотрудника Зоологического музея МГУ З.Г. Паленичко. Сохранился ее полевой журнал за 1945 г. Судя по нему, главным объектом изучения были мидиевые банки, в основном в Онежском и Кандалакшском заливах. Надо полагать, основной целью был поиск альтернативных источников питания, чем в военное время занимались многие биологические организации.

Последующие документы во многом противоречивы. Для данной статьи выбраны наиболее правдоподобные версии.

В 1946 году была основана Карело-Финская научно-исследовательская база АН СССР, куда З.Г. Паленичко и перешла на работу в качестве старшего научного сотрудника и руководителя лаборатории гидробиологии.

Основной задачей была разработка научных основ рыбного промысла, а также составление рыбопромысловой карты. Помимо этого велись работы по акклиматизации в Белом море некоторых рыб с целью пополнения сырьевых запасов и удобрения суперфосфатом ряда губ для повышения их первичной продукции. Обе эти идеи прекрасно отвечали положениями мичуринской биологии.

Для решения этих задач З.Г. Паленичко считала необходимым не только подробное изучение планктона и бентоса, но и решение ряда теоретических задач: «история происхождения водоема и его фауны, загадочные явления в режиме моря – переохлаждение огромной толщи вод, процесс водообмена с Баренцевым морем, процесс аэрации глубин и т. п.» (докладная записка директору Базы И.И. Горскому от 26.07.48 г.). Для всей этой обширной программы у нее был один научный сотрудник и три лаборанта. В своей докладной записке она просит о расширении штата и выделении лаборатории собственного судна, оборудованного для морских гидробиологических, гидрологических и геологических работ.

Следующая докладная записка подана уже секретарю ЦК КП(б) К-Ф ССР Г.Н. Куприянову (2.08.48 г.).

Здесь, по-видимому, в моем архиве пропуск нескольких документов. Можно думать, что в процессе деловой переписки возникла мысль о создании Биостанции на Белом море, результатом чего стало Постановление Совета министров СССР об организации ББС от 30.6.49 г. за № 2824.

Приказом от 6.10.49 г. № 144 директор К-Ф Базы АН СССР член-корр. АН СССР И.И. Горский назначил З.Г. Паленичко исполняющим обязанности директора Беломорской биологической станции с 1 октября 1949 г. (приказом № 154 от 28.10.49 г. она утверждена директором с того же числа) и поручил

ей к 1 ноября представить в дирекцию Базы проект положения о ББС и обоснованные соображения о местоположении ББС на побережье Белого моря. Имеется черновик докладной записки З.Г. Паленичко, недатированный и неадресованный, в котором изложена программа создания ББС. Это – обширный документ с описанием направлений исследований, штатным расписанием (более 80 человек), требований к судам, сметой, и списками необходимого оборудования. Местом размещения Станции в этом документе назван остров Кондостров.

Об.10.49 г. Карело-Финская научно-исследовательская база АН СССР была реорганизована в К-Ф филиал АН СССР. ББС вошла в него на правах самостоятельного учреждения. Дискуссия о месте расположения полевого стационара продолжалась. Во всяком случае, в архиве имеется Акт об обследовании Разнаволка с целью размещения ББС от 14.10. 49 г. Тем не менее, стационар так и не был создан. Станция размещалась в Петрозаводске и имела помещение в Беломорске, исследования проводили только с борта судов ББС «Испытатель» и «Профессор Месяцев». Была проведена первая и до сих пор единственная планомерная комплексная съемка Онежского залива. Были получены данные по бентосу и планктону, сопровождавшиеся гидрологическими наблюдениями.

С начала 1950-х годов в тематике Станции появилось новое направление: мониторинг бентоса на двух стандартных разрезах в Онежском и Кандалакшском заливах. Это было едва ли не первое исследование такого рода в мире, и наверняка – первое в России.

По приказу председателя Президиума К-Ф АН СССР от 29.04.1953 № 87. ББС вошла в состав Института биологии. В 1956 г. К-ФСС была низведена до уровня КАСР, но К-Ф филиал АН СССР сохранился.

З.Г. Паленичко руководила Биостанцией до 01.06.57 г., когда она приказом председателя президиума Карельского филиала В.С. Слодкевичем была переведена на должность старшего научного сотрудника. Причины неизвестны, но еще 17.05.57 г. В.С. Слодкевич обратился к заместителю директора ЗИН АН СССР Д.М. Штейнбергу с просьбой прикомандировать старшего научного сотрудника В.В. Кузнецова к Карельскому филиалу для организации и деятельности Станции, сроком на один год, мотивируя это тем, что «Карельский филиал не располагает достаточно компетентным специалистом». Между тем, такой специалист был – З.Г. Паленичко, что вполне доказывается архивными документами, да и создавать Станцию было не надо: она уже существовала и активно работала 8 лет.

13.06.57 г. В.В. Кузнецов написал в Дирекцию ЗИН АН СССР заявление, которое можно считать решительным отказом, замаскированным в порядке партийной дисциплины двумя предложениями: «Я смогу взять на себя руководство организацией и деятельностью Беломорской Биологической Станцией только в том случае, если в задачу этого учреждения не будет входить решение прикладных вопросов рыбной промышленности». Невозможно предположить, что он не знал, что Станция существует уже 8 лет, и ее основная задача – как раз то, что он считает для себя неприемлемым. Далее он просит прикомандировать его не на год, а всего на три месяца и только для выбора

места стационара. Это «даст мне возможность окончательно решить вопрос о возможности и целесообразности моего участия в деятельности этого учреждения».

Тем не менее, директор ЗИН академик Е.Н. Павловский приказом № 95 от 17.06.57 г. откомандировал его на год. Прикомандирование продлилось реально не год, а полтора, и только 28.01.59. В.С. Слодкевич подписал приказ об освобождении В. В. Кузнецова от должности директора ББС по состоянию здоровья.

В.В. Кузнецов приезжал на станцию еще раз летом 1959 г в качестве научного консультанта. Несмотря на краткость пребывания на посту директора ББС, он сыграл очень важную роль: нашел идеальное место для размещения полевого стационара и внес в тематику Станции новое направление – изучение жизненных циклов морских беспозвоночных.

Данных о перебазировании Станции на Картеш практически нет, однако сохранился рейсовый журнал 11-го и 12-го рейсов НИС «Испытатель» за 1957 г., составленный Ф.Б. Мухомедияровым. Из этого документа можно извлечь немного, а именно: 16.07 загрузили судно. 17.07 к 9 вечера прибыли на Картеш, разгрузились, поставили палатку и легли спать. 18.07 встретили в Чупе В.В. Кузнецова и вернулись. По приходе судно занималось промерами Кривозерской губы¹ через каждые 5 м. 19.07 продолжали промеры. 20.07 судно вышло на декадную станцию (что это такое не объяснено) в Кривозерской губе: измеряли температуру воды каждые два часа в течение полусуток. Судя по записям в этом журнале, первое время в основном занимались постановкой сетей в Кривом озере и ближайших губах. В этом журнале практически никто из других сотрудников Станции не упоминается.

Кто был директором Станции в 1959 и 1960 гг. неизвестно, документов нет. С 01.02.1961 г. по 25.11.1962 г. исполняющим обязанности директора Станции была М.Н. Русанова, а с 27 ноября 1962 г. по конец декабря 1964 г. – З.Г. Паленичко. После этого она год работала на Станции в качестве старшего научного сотрудника и в конце 1965 г. вышла на пенсию.

В 1963 г. Карельский филиал АН СССР был расформирован, и ББС вошла в состав Института языка, литературы и истории, единственного оставшегося в Карелии, под эгидой Академии наук.

С 01.01.1964 г. ББС административно подчиняется ЗИН РАН, что сохраняется по настоящее время.

С конца 1964 по 1978 г. директором Станции становится В.В. Хлебович. Ему удалось получить серьезное финансирование, позволившее радикально перестроить Станцию.

Был создан проект автомобильной дороги, реализованный лишь частично: сделана просека, которая используется в настоящее время в качестве зимней дороги, и наведен мост над большим ручьем. Предполагалось провести кабельную линию электропередач. Реализован этот проект тоже не был, но документы сохранились. Вместо кабельной линии была построена ЛЭП на

¹ В оригинале: «бухта Картеж».

деревянных опорах, заработавшая осенью 1971 г. На станцию был проведен телефон.

В начале полевого сезона 1972 г. сдан в эксплуатацию большой лабораторный корпус, оснащенный в 1974 г. термостатированными помещениями. В этом же году была закончена постройка 16-квартирного жилого дома, и пришло новое судно РС-300 «Картеш», специальное построенное для Станции. Это было лучшее из биологических судов, работавших и работающих на Белом море.

Переоборудованная под руководством В.В. Хлебовича Станция приобрела всем нам знакомый вид.

С приходом на Станцию В.В. Хлебовича добавилось и новое направление исследований – экспериментально-физиологическое, результатом которого стала разработка концепции критической солености.

Итак, наша Станция своим существованием обязана троим людям:

З.Г. Паленичко ее организовала;

В.В. Кузнецов выбрал чрезвычайно удобное место для полевого стационара;

В.В. Хлебович к началу 70-х годов сделал ее лучшим морским стационаром европейской части страны, а, возможно, и всего Советского Союза.

Заложенные всеми тремя названными исследователями направления до сих пор продолжают развиваться.

Я благодарен О.Н. Бахмет и В.А. Спиридонову за их неоценимую помощь в получении копий документов из Архива КНЦ РАН, Е.П. Тихоновой за помощь в поиске документов в научном архиве ЗИН РАН, Л.А. Иванченко за архивный поиск документов в библиотеке ББС, а также П.Н. Ершову за предоставление копии полевого журнала ББС за июль–август 1957 г.

Список архивных источников

Научный архив ЗИН РАН. Фонд 1, опись 3.

Архив КНЦ. Фонд 20, опись 1, дело № 6.

Архив ББС ЗИН РАН.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ВОДООБМЕНА БЕЛОГО И БАРЕНЦЕВА МОРЕЙ

А.Д. Наумов

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия

email: andrewnmv@gmail.com

Вопрос о времени, требующемся для полной смены воды в Белом море достаточно важен, в первую очередь потому, что он напрямую связан с процессами самоочищения этого водоема в условиях нарастающего антропогенного пресса. По этому поводу имеются различные мнения. Большинство авторов приводит очень краткие сроки, основываясь на расходе прибрежного поверхностного квазистационарного течения на траверзе мыса Никодимского. Между тем, течение в этом месте представляет собой северо-восточную часть общего циклонического круговорота, т. е. несет лишь беломорскую воду.

Более того, в основном принимается, что втекающая из Горла в Белое море вода полностью вытесняет соответствующий ей объем воды, уже в море присутствующей. Математическая модель такого водообмена не учитывает процесса смешения вод и описывается формулой

$$V_t = V_o - tV_{ex},$$

где V_o – полный объем водоема, равный исходному объему старой воды; V_t – остаточный к моменту t объем старой воды; V_{ex} – объем новой воды, втекающей за единицу времени; t – время. Приравнявая V_t нулю, получаем, что время, за которое вода сменится полностью, равно V_o/V_{ex} .

Названная модель ошибочна. Корректные способы расчетов должны учитывать процессы смешения поступающих в море вод с теми, которые там уже имеются. Принимая, что поступающая новая вода полностью смешивается со старой, и из водоема вытекают перемешанные воды, можно считать, что в единицу времени бассейн будет терять определенную долю исходных вод, равную $k_{ex} = V_{ex}/V_o$. Тогда модель водообмена принимает вид:

$$\frac{dV}{dt} = -k_{ex}V,$$

где V – объем, k_{ex} – коэффициент.

Решение этого уравнения:

$$V = V_o e^{-k_{ex}t},$$

где e – основание натуральных логарифмов.

Следовательно, остаточный объем старой воды будет с течением времени экспоненциально падать. Это значит, что время, за которое в водоеме совершенно не останется исходной воды, вычислено быть не может. Обычно для таких процессов стандартом принимается время, требующееся для того, чтобы исходная характеристика изменилась вдвое, в нашем случае – время полураспада. Тем не менее, большая практическая значимость заставляет найти некое разумное приближение ко времени полной смены беломорских вод. В качестве такового условно примем, что при разведении старой воды в 10^6 раз, процесс ее обновления завершается.

Все расчеты проводились на основе данных Елисова (1997), наших собственных (Наумов, Федяков, 1991) и сведений, опубликованных в «Ежемесячнике», издававшемся в течение ряда лет Севгидрометом.

Как известно, водообмен водоемов, подобных Белому морю, обеспечивается энергией приливов, а объем обменивающихся вод – пресным стоком и вызываемым им компенсационным противотечением.

Объем самого Белого моря, а также поступающего в него берегового стока и баренцевоморской воды оценивались различными авторами. Полученные ими результаты весьма близки. В данной работе принято, что объем Белого моря составляет 6000 км³, а суммарный объем годового пресного стока – 239 км³. Поскольку компенсационное противотечение равно ему по объему, получаем, что в Белое море каждый год поступает 468 км³ чужеродных (пресных и баренцевоморских) вод. По нашим расчетам (Наумов, Федяков, 1991) получается, что приблизительно 78% пресного стока ежегодно остается в Белом море. Очень близкие величины получил и Елисов (1997). В целом можно считать, что собственно беломорские воды – баренцевоморские, трансформированные пресным стоком.

Поскольку в Белом море в силу особенностей его гидрологического режима постоянного перемешивания вод по вертикали не происходит, разумно разделить его на некие условные слои и вычислять время полуобмена для каждого из них по отдельности, а для моря в целом принять максимальное из полученных значений.

Такие слои легко выделяются на основе различий летнего, зимнего и весенне-летнего типов водообмена. Понятно, что втекающие из Горла воды могут распространяться только в пределах изопикнических им слоев. Зная плотность беломорских вод на разных глубинах и плотность горловских вод в разное время года, несложно понять, на какие глубины, и в какое время они попадают.

Пресный сток, смешиваясь с баренцевоморскими водами в основном в Воронке, зимой опускается на горизонт 200–340 м, а летом – 30–50 м. В слой 0–10 м баренцевоморские воды вообще не попадают (Наумов, Федяков, 1991). Учитывая наличие весенне-осеннего водообмена, крайне плохо изученного, с известным огрублением весь столб беломорских вод может быть разделен на три основных слоя: 0–10 м (слой полного ветрового перемешивания, представленный только беломорскими водами), 10–100 м (слой летнего и, частично, весенне-осеннего обменов, представленный трансформированными беломорско-баренцевоморскими водами) и слой 100–340 м (слой зимнего и, частично, весенне-осеннего обменов, также представленный трансформированными беломорско-баренцевоморскими водами).

Результаты расчетов приведены в таблице.

Таким образом, видно, что сроки водообмена в различных слоях существенно различаются, причем вся вода в море обменивается не быстрее, чем за 350 лет. Полученные результаты больше чем на порядок превышают даже наиболее осторожные оценки.

Из приведенных данных следуют достаточно важные выводы, касающиеся судьбы попадающих в Белое море поллютантов. Те из них, которые попадают

в море непосредственно на его поверхность, т.е. наиболее вероятным путем, вымываются довольно быстро, и их концентрация падает вдвое всего за год.

Таблица

Темпы обмена воды в различные слоях

Характеристика	Слой		
	0–10	10–100	100–340
Объем слоя, км ³	600	4355	1045
Воды пресного стока, км ³	186.4	165.1	18.0
Чужеродные морские воды, км ³	239.0	252.8	23.1
Всего чужеродных вод, км ³	425.4	417.9	41.1
Время полуобмена, лет	0.98	7.22	17.62
Время полного обмена (разведения в 10 ⁶ раз), лет	19.48	143.96	351.12

Поступление загрязнений непосредственно в слой 10–100 м имеет более низкую вероятность. Для того чтобы чужеродное вещество в него попало, необходимо его поступление в воду в Горле в течение летних месяцев. Вероятность загрязнения Горла относительно невелика, и причины его, скорее всего, должны быть связаны с судоходством и с выносом из внутренней части моря загрязненных поверхностных вод. Подобное загрязнение попадает в наибольший объем беломорской воды и, соответственно, разводится в максимальной степени. Концентрация этих поллютантов снижается вдвое за 7 лет.

Наиболее неприятно загрязнение, поступающее в зимний период через Горло, так как глубинные воды, куда оно с неизбежностью попадает, обновляются всего медленнее. Для снижения его вдвое требуется почти 18 лет. Однако малонаселенность берегов Горла и резкое снижение судоходства в зимнее время дают основание полагать, что этот риск относительно невелик.

Так или иначе, то обстоятельство, что особенности водообмена Белого моря обеспечивают постоянное перемещение вод снизу вверх, способствует достаточно интенсивным процессам самоочищения этого водоема.

Список литературы

Елисов В.В. 1997. Оценка водного, теплового и солевого балансов Белого моря. // Метеорология и гидрология. № 9: 83–93.

Морской гидрометеорологический ежемесячник. 1961–1968 гг. – Архангельск.

Наумов А. Д., Федяков В. В. 1991. Особенности гидрологического режима северной части Белого моря. // А.Д. Наумов, В.В. Федяков. (ред.) Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. // Тр. Зоол. ин-та. Т. 233. – Л.: 13–26.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ УГЛЕВОДОРОДОВ В РАЗЛИЧНЫХ СФЕРАХ БЕЛОГО МОРЯ

И.А. Немировская, З.Ю. Реджепова, А.М. Титова, А.В.Медведева

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

e-mail: nemir@ocean.ru

Нефть и нефтепродукты, попадающие в водную среду естественных водоемов, очень скоро перестают существовать как исходные субстраты. Их судьба характеризуется последовательными биогеохимическими процессами: испарением, эмульгированием, растворением, окислением, образованием агрегатов, седиментацией, биодegradацией, включающей микробное разрушение и ассимиляцию планктонными и бентосными организмами. Наличие снежно-ледяного покрова меняет поведение нефти, так как создаются два дополнительных барьера: снег–лед и лед–вода. При низких температурах происходит замедление скорости испарения легких фракций, повышение плотности сырой нефти, снижение ее текучести (возможность затвердевания некоторых типов нефтей), ограничение подвижности за счет абсорбции нефти на поверхности льда и накопления в пористых наслоениях, каналах и пустотах ледяного покрова. При определении загрязненности морских сред нефтяными углеводородами необходимо знать их фоновые уровни, так как распространение антропогенных углеводородов идет на существующем в природе устойчивом биогеохимическом фоне во всех формах миграции (Немировская, 2013). Для оценки экологического состояния Белого моря было проведено изучение углеводородов (алифатических и полициклических ароматических – ПАУ) в снежно-ледяном покрове, в водах и в донных осадках Белого моря. Цель исследования – определить уровни и происхождения углеводородов (в том числе загрязненность моря нефтепродуктами) в различных средах.

Исследования, проведенные в кутовой части Кандалакшского залива и в устье Северной Двины показали, что большая площадь поверхности делает снег и лед эффективными ловушками для переносимых воздухом соединений, поступающих из атмосферы и из воды во время ледостава, в том числе и углеводородов. Несмотря на низкие зимние температуры, в пограничных слоях снег–лед и лед–вода интенсивно происходят как процессы разложения, так и синтеза органических соединений. В снеге и верхней части керна льда, минеральная часть преобладала над биологической. Видовое разнообразие водорослей последовательно повышалось от снега к нижней части льда, где минеральные частицы так же, как и продукты сгорания, практически не встречались. За счет накопления на границе лед–вода питательных веществ создаются благоприятные условия для развития здесь диатомовых водорослей. В тоже время, при высоких концентрациях углеводородов в загрязненной нефтепродуктами подледной воде, может происходить их поглощение льдом, как это наблюдалось в устье Северной Двины. Большое количество взвеси во льдах, а также гидрофобные свойства углеводородов обуславливают преимущественное содержание их во взвешенной форме даже в фоновых арктических и антарктических районах (Немировская, 2013). Распределение углеводородов в снежно-ледяном покрове Белого моря отличается простран-

ственной и временной изменчивостью их концентраций от года к году даже в одном и том же районе. Обусловлено это, прежде всего, состоянием самого снежно-ледяного покрова. Снег становится накопителем аэрозольных загрязняющих веществ, поступающих из атмосферы и с поверхности моря – эффект «промокашки». Поэтому концентрации углеводородов в снеге Белого моря выше, чем в фоновых районах Арктики и Антарктики. Низкая доля углеводородов среди других органических соединений обусловлена составом выбросов их в атмосферу. Загрязненность арктической атмосферы из-за отопления жилищ повышается от ноября к марту, и содержание углеводородов значительно превышали их концентрации в фоновых акваториях. Поэтому в марте 2015 в губе Ругозерской, установили более высокое содержание углеводородов (40–92, в среднем 60 мкг/л, $n=7$, $\sigma=17$). Однако их концентрации были ниже, чем в другом районе Кандалакшского залива – в губе Чуца в марте 2004 г.: 80–239 мкг/л. В то же время даже в феврале в составе взвеси снега губы Ругозерской наряду с диатомовыми водорослями и минералами обнаружена окалина, зола ТЭЦ, зола от сжигания угля.

Однолетние льды Белого моря фиксируют состояние поверхностного слоя вод в период замерзания. Особенности формирования припая приводят к изменчивости концентраций углеводородов в разных слоях льда. Верхний слой льда аккумулирует соединения, поступающие со снегом, а при погружении льда в воду из поверхностных вод. Содержание и состав углеводородов в нижнем слое льда зависят не только от их концентраций в подледной воде, но от интенсивности биогеохимических процессов в пограничном слое вода–лед. Поэтому во льдах Белого моря концентрации углеводородов могут быть ниже, чем в паковых льдах Северного Ледовитого океана и припайных льдах Антарктики

В воде, взвесь и биоте в составе углеводородов преобладают природные соединения, что обусловлено быстрой трансформацией антропогенных углеводородов даже при низких температурах. С 1993 г. содержание углеводородов в водах Белого моря оставалось практически неизменным и сопоставимым с таковым в шельфовых водах Мирового океана (18–20 мкг/л). В поверхностных водах средние концентрации алифатических углеводородов уменьшаются в последовательности: Двинский зал. (23 мкг/л, $n=5$) > Кандалакшский зал. (20, $n=10$) > Горло (18, $n=4$) > Бассейн (12 мкг/л, $n=5$). Средние концентрации алифатических углеводородов в прибрежных районах Двинского и Кандалакшского заливов не достигают величины ПДК для нефтяных углеводородов, однако их повышенное содержание в составе липидов, а также состав алканов и ПАУ указывают на влияние антропогенных источников.

На границе река–море распределение углеводородов подчиняется закономерностям маргинального фильтра (Лисицын, 2014). Изменение гидрофизических и гидробиологических характеристик здесь обуславливает своеобразие седиментационных процессов, изменчивость содержания и состава, как алифатических углеводородов, так и ПАУ в донных осадках. Нефтяные и пирогенные углеводороды осаждаются при смешении речных вод с морскими и не попадают в открытые воды Белого моря. Поэтому в противоположность бытующему мнению, что главное загрязнение несут реки, полученные дан-

ные показали, что барьер река–море выступает в качестве фильтра и загрязнение практически не попадают в открытые районы моря. Это явление характерно для эстуарных областей Волги, Даугавы, Дуная и других рек, т.е. проявляется вне зависимости от климатических зон.

Активные процессы трансформации углеводородов в толще воды и на границе вода–дно приводят к тому, что в составе алканов донных осадков доминировали природные компоненты. Обусловлено это тем, что, несмотря на низкие температуры, скорости окисления органических соединений в арктических морях сопоставимы с их скоростями в умеренных и тропических широтах. Поэтому и состав алканов и ПАУ определяют преимущественно природные углеводороды. Однако во время половодья в устье Северной Двины в составе ПАУ преобладали нефтяные и пирогенные гомологи. Высокие концентрации флуорантена и пирена в осадках могут быть обусловлены поступлением с аэрозолями продуктов сгорания различных видов топлива. Флуорантен, как наиболее стабильный из идентифицированных полиаренов, доминирует во многих водных объектах даже в районах, удаленных от источников загрязнения (Немировская, 2013). Поэтому повышенные концентрации флуорантена могут указывать на то, что пирогенные полиарены уже в достаточной степени трансформированы. В осадках вблизи источников горения доля пирена обычно выше, чем флуорантена, и при выпадении антропогенных аэрозолей вблизи мест формирования соотношение в них молекулярных масс ПАУ сохраняется (АМАР, 2007).

Наиболее высокие концентрации углеводородов в воде (в среднем 54 мкг/л) и в осадках (в среднем 75 мкг/г), установлены в отшнуровывающихся озерах Кандалакшского залива. Однако при высокой концентрации здесь органических соединений (средняя концентрация $C_{орг}$ в донных осадках 6.1%) доля алифатических углеводородов в составе $C_{орг}$ была низкой (в среднем 0.09%). Среди алканов осадков в этих районах в отдельных пробах доминировал гомолог фитопланктона ($n-C_{17}$), в других серия нечетных гомологов $n-C_{25}-C_{31}$. Источником формирования такого состава являются продукты разложения отмерших водорослей, скапливающихся в природных ловушках в этих озерах.

Установлено, что поступающие нефтяные загрязняющие вещества повышают в осадках уровень углеводородов, создавая тем самым современный углеводородный фон. Эти результаты были получены при изучении углеводородов не только в Белом, но и в Карском, Лаптевых, Баренцевом и Печорском морях (Немировская, 2013). Мониторинг наиболее стойких органических поллютантов – ПАУ, пестицидов, бифенилов, диоксинов, фуранов и т.д., а также некоторых металлов также установил, что их уровень в осадках незначительный (Monitoring..., 2011). Судостроение и добыча топлива как источник нефтяного загрязнения Арктики может представлять определенную опасность только на акваториях, прилегающих к портам и трассам интенсивных морских перевозок (например, кутовые части Кандалакшского и Двинского заливов). На основной части арктических морей этот фактор пока не играет заметной роли (Немировская, 2013; АМАР, 2007). Поэтому вывод о том, что реки являются основным источником нефтяного загрязнения шельфа арктических морей, явно преувеличен.

Список литературы

Лисицын А.П. 2014. Современные представления об осадкообразовании в океанах и морях. Океан как природный самописец взаимодействия геосфер земли. // Мировой океан Т. 2. М.: 331–571.

Немировская И.А. 2013. Нефть в океане (загрязнение и природные потоки). М.: 432.

AMAP (Arctic Monitoring and Assessment Programme) 2007. Chapter 4. Sources, Inputs and Concentrations of Petroleum Hydrocarbons, Polycyclic Aromatic Hydrocarbons, and other Contaminants Related to Oil and Gas Activities in the Arctic. Oslo: 1–87.

Monitoring of hazardous substances in the White Sea and Pechora Sea: harmonisation with OSPAR's Coordinated Environmental Monitoring Programme (CEMP). 2011. Tromsø: 1–71.

ОБИЛИЕ ПЛАНКТОННЫХ ЖГУТИКОВЫХ ПРОТИСТОВ В БЕЛОМ МОРЕ В ОСЕННЕ-ЗИМНИЙ ПЕРИОД

Е.Р. Никишова, Л.В. Ильяш, И.Г. Радченко

*Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова,
биологический факультет, Москва, Россия.
e-mail: katenq@list.ru*

Введение

Жгутиковые протисты или флагаеллы — важнейший компонент пико- (<3 мкм), нано- (3–20 мкм) и микропланктона – (>20 мкм) в морских экосистемах. В их состав входят фотоавтотрофные, миксотрофные и гетеротрофные организмы. Фотоавтотрофные флагаеллы включают представителей практически всех классов водорослей, за исключением диатомей.

Количественная обработка проб фитопланктона традиционными методами ведет к неадекватным оценкам обилия фотоавтотрофных нанофлагаелл. Это обусловлено разрушением нежных клеток при фиксации проб формалином или раствором Люголя, а также высокой долей мелких (3–8 мкм) форм, плохо видимых под световым микроскопом в стандартных счетных камерах. Соответственно, при общепринятой обработке проб фитопланктона недоучет обилия фотоавтотрофных жгутиковых протистов может вести к заниженным оценкам суммарной биомассы фитопланктона. Это в полной мере относится и к оценкам биомассы фитопланктона Белого моря, особенно в периоды невысокого обилия диатомовых водорослей. Биомасса диатомового планктона в Белом море низка в осенне-зимний период, вследствие лимитирования развития недостатком световой энергии (Ильяш и др., 2003). Учитывая, что имеющие к настоящему времени немногочисленные оценки биомассы фитопланктона в осенне-зимний период получены традиционными методами (Конопля, 1971; Сарухан-Бек и др., 1991; Ильяш и др., 2012), мы полагаем, что основными продуцентами в этот период являются фотоавтотрофные нанофлагаеллы. Это дает основание ожидать более высоких величин суммарной биомассы фитопланктона при использовании современного метода флуоресцентной микроскопии, позволяющего получать адекватные оценки численности и биомассы фотоавтотрофных нанофлагаелл (Sherr et al., 2003).

Целью данной работы являлась оценка вклада мелких фотоавтотрофных жгутиковых протистов в биомассу осеннего и зимнего фитопланктона в поверхностном горизонте Кандалакшского залива Белого моря.

Материалы и методы

Пробы воды были отобраны на пяти станциях в проливе Великая Салма Кандалакшского залива в сентябре 2016 г. и феврале 2017 г. Станции располагались в губах Кислая, Ругозерская, Ермолинская, у мыса Киндо и у пирса Беломорской биологической станции МГУ. В феврале пробы у мыса Киндо не отбирали. В сентябре пробы отбирали с поверхностного горизонта пятилитровым батометром Нискина с борта судна, в феврале – из подледного слоя пластиковой емкостью из лунки, сделанной кольцевым буром. При отборе проб измеряли температуру воды, а в лаборатории определяли соленость воды кондуктометром (Cond 3150i, WTW).

Для оценки численности и биомассы нанофлагеллят пробу воды объемом 40 мл фиксировали 1% раствором глутаральдегида, выдерживали 10 минут и осаждали на ядерные фильтры с диаметром пор 0.2 мкм, предварительно окрашенные суданом черным. Затем добавляли 1 мл насыщенного раствора флуорохромного красителя примулина, выдерживали 5 минут и отфильтровывали. Подсчет клеток на фильтре проводили под люминесцентным микроскопом Leica DM2500 при увеличении $\times 100$, $\times 10$ и $\times 1.3$, просматривая не менее 30 полей зрения в зависимости от концентрации клеток. При подсчете клеток на фильтре учитывали тип свечения клеток (оранжевый – фотоавтотрофные криптофитовые, красный – автотрофные флагелляты других классов). Также учитывали гетеротрофные жгутиковые формы, у которых отсутствуют флуоресценция фотосинтетических пигментов. По измеренным размерам клеток рассчитывали их объем, исходя из объема соответствующих стереометрических фигур. Клеточное содержание углерода определяли по объемам клеток с использованием аллометрической зависимости (Menden-Deuer, Lessard, 2000).

Для оценки численности остального фитопланктона (диатомей, динофлагеллят, без жгутиковых форм других классов водорослей) пробы воды (объем 1 л) фиксировали раствором Люголя и концентрировали методом обратной фильтрации (диаметр пор фильтра 2 мкм). Концентрированные пробы просчитывали под световым микроскопом в камере Ножотта объемом 0.05 мл. Тотально просматривали 3–5 камер. Линейные размеры клеток измеряли окуляр микрометром, объемы клеток рассчитывали, исходя из объема соответствующих стереометрических фигур с последующим переводом в единицы углерода по аллометрическим зависимостям (Menden-Deuer, Lessard, 2000). Биомассу гетеротрофных флагеллят в суммарную биомассу фитопланктона не включали.

Результаты

В третьей декаде сентября 2016 г. температура поверхностного слоя на исследуемой акватории колебалась от 10.4 до 10.9°C, соленость изменялась в пределах 23.9–24.5‰. В феврале температура и соленость подледной воды варьировали от –1.4 до –1.1°C и от 26.6 до 28.2‰, соответственно.

Биомасса фотоавтотрофных нанофлагеллят в осенний период колебалась в диапазоне от 8.2 до 23.7 мкг С/л и в среднем составила 15.1 ± 6.4 мкг С/л. Суммарная биомасса фитопланктона варьировала в пределах 8.7–27.7 мкг С/л (среднее 16.5 ± 7.4 мкг С/л). Вклад фотоавтотрофных нанофлагеллят в суммарную биомассу фитопланктона составлял 87–97%.

В феврале в подледной воде биомасса фотоавтотрофных нанофлагеллят изменялась в пределах 2.2–6.0 мкг С/л. Среднее значение биомассы фотоавтотрофных жгутиковых протистов (3.7 ± 1.6 мкг С/л) было достоверно ($p=0.02$) меньше, чем в сентябре. Суммарная биомасса фитопланктона варьировала в пределах 2.2–6.1 мкг С/л (среднее 3.9 ± 1.6 мкг С/л). Вклад фотоавтотрофных нанофлагеллят в суммарную биомассу фитопланктона составлял 93–98%.

Полученные нами оценки биомассы фитопланктона превышают ранее опубликованные данные для соответствующих месяцев, полученные традиционными методами. Суммарная биомасса фитопланктона в сентябре оказа-

лась более чем в 3 раза больше предыдущих оценок (Конопля, 1974; Сарухан-Бек и др., 1991), в феврале – на порядок больше (Ильяш и др., 2012).

О видовом составе фотоавтотрофных нанофлагеллят мы судить не можем, кроме констатации факта присутствия зеленых и криптофитовых водорослей. Для надежной идентификации нанопротистов необходимо использование молекулярно-генетических методов. Так метагеномные исследования подледного планктона Белого моря показали высокое разнообразие фотоавтотрофных жгутиковых форм (Белевич и др., 2015). Были выявлены зеленые водоросли (представители родов *Pyramimonas*, *Nannochloris*, *Chlamydomonas*), золотистые (*Phaeoplaca*, *Spumella*, *Uroglena*, *Epiryxis*, *Ochromonas*), криптофитовые (*Hemiselmis*, *Goniomonas*, *Rhodomonas*), гаптофитовые (*Pavlova*, *Dicrateria*, *Syracosphaera*, *Emiliana*, *Isochrysis*, *Phaeocystis*, *Chrysochromulina*, *Chrysoculter*), диктиоховые (*Pedinella*, *Pseudopedinella*, *Pteridomonas*) и представители других систематических групп водорослей (Белевич и др., 2015). В состав остального фитопланктона (за исключением фотоавтотрофных нанофлагеллят) в период наших исследований входили диатомеи (52 таксона), динофлагелляты (7 таксонов), а также эвгленовые и неидентифицированные коккоидные водоросли.

Помимо фотоавтотрофных нанофлагеллят мы также оценили биомассу гетеротрофных жгутиковых протистов, которых традиционно относят к микрозоопланктону. Оказалось, что биомасса фотоавтотрофных нанофлагеллят превышала биомассу гетеротрофных нанофлагеллят не только осенью, но и зимой. Это довольно неожиданный результат, поскольку при крайне низкой освещенности в подледном слое можно было ожидать более высокого обилия гетеротрофных форм.

Таким образом, в поверхностном горизонте Кандалакшского залива Белого моря в осенний и зимний периоды основной вклад в суммарную биомассу фитопланктона вносили фотоавтотрофные нанофлагелляты. При оценке обилия фотоавтотрофных нанофлагеллят современным методом величины биомассы осеннего и подледного фитопланктона оказались в несколько раз выше оценок, полученных ранее традиционными методами.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант №16-05-00502).

Список литературы

Белевич Т.А., Л.В. Ильяш, И.А. Милютина, М.Д. Логачева, Д.В. Горюнов, А.В. Троицкий. 2015. Метагеномика пиководорослей Белого моря: первые данные. // Биохимия, Т. 80. вып. № 11: 1731–1740.

Ильяш Л.В., Радченко И.Г., Кузнецов Л.Л., Лисицын А.П., Мартынова Д.М., Новигатский А.Н., Чульцова А.Л. 2011. Пространственная вариабельность состава, обилия и продукционных характеристик фитопланктона Белого моря в конце лета. // Океанология, Т. 51. № 1: 24–32.

Ильяш Л. В., Житина Л. С., Кудрявцева В. А., Мельников И. А. 2012. Сезонная динамика видового состава и биомассы водорослей в прибрежных льдах Кандалакшского залива Белого моря. // Журнал Общей биологии, Т. 73. № 6: 461–472.

Ильяш Л.В., Житина Л.С., Федоров В. Д. 2003. Фитопланктон Белого моря. – М.: 168.

Конопля Л.А. 1971. Состав и сезонная динамика фитопланктона пролива Великая Салма (Кандалакшский залив Белого моря). // Экология морских организмов. – М.: 42–43.

Сарухан-Бек К.К., Радченко И.Г., Кольцова Т.И. 1991. Фитопланктон губы Чупа (Кандалакшский залив Белого моря). // Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. – М.: 111–119.

Menden-Deuer S., Lessard E.J. 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. // *Limnol. Oceanogr.* V. 45: 569–579.

Sherr E.B., Sherr B.F., Wheeler P.A. Thompson K. 2003. Temporal and spatial variation in stocks of autotrophic and heterotrophic microbes in the upper water column of the central Arctic Ocean. // *Deep-Sea Res. I.* V. 50: 557–571.

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ПЛОТНОСТИ И БИОМАССЫ МЕЙОБЕНТОСА ОЗЕРА КРИВОЕ

В.А. Петухов, Н.В. Аладин, И.С. Плотников, А.О. Смуров

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия

e-mail: nematoda50@mail.ru

Введение

Мейобентос – сообщество придонных животных с размерами тела 0.1–3.0 мм до сих пор остается относительно малоизученным объектом. Типичные животные пресноводного мейобентоса: Nematoda, Ostracoda, Cyclopoidea, Naupacticoidea, Hydracarina, некоторые Cladocera (все относящиеся к эвмейобентосу) и молодь макробентосных форм (Chironomidae, Oligochaeta, Mollusca), относящиеся к псевдомейобентосу, встречаются в различных водоемах все вместе или отдельными группами. При этом зачастую, плотность организмов очень высока и значительно превышает численность животных макробентоса. В современной литературе подробно обсуждается вопрос, о связи многолетней изменчивости климатических условий и их экологических последствий. Ранее, нами было показано, что существуют значительные сезонные и межгодовые колебания плотности и биомассы мейобентоса (Петухов, 2009). В данной работе нам было интересно проследить связи между изменчивостью климатических индексов и количественным развитием мейобентоса оз. Круглое.

Материал и методика

Озеро Кривое расположено у северного берега устья губы Чупа Кандакшского залива Белого моря на мысе Картеш в районе Беломорской биологической станции ЗИН РАН. Водоем характеризуется наличием в центре глубоководного желоба с глубинами 20–32 м, заполненного иловыми отложениями многометровой толщины. Температура воды в желобе постоянна в течение года – 4–6°C.

Материал для данного исследования собирался в 2003–2015 гг. в течение вегетационного сезона – с мая по октябрь. Всего собрано и обработано более 500 проб мелководного (ст. 1а, 8а, 10а и 3а) и глубоководного мейобентоса: ст. 18 (гл. 18.0 м); ст. 2 (гл. 32.0 м); ст. 9 (гл. 8.5 м). Пробы отбирались почвенным стаканчиком из специальных окон в крышке дночерпателя Петерсена 1/40 м². На каждой станции отбиралось по две пробы грунта. Исследовался верхний пятисантиметровый слой грунта. Отобранный грунт промывался через газовое сито с размером ячеек 90 мкм. Из оставшегося осадка животные выбирались с помощью камеры Богорова под микроскопом. Отобранные животные помещались в глицерин (для просветления). Определение извлеченных животных происходило с помощью многочисленных существующих определителей под микроскопом. Сбор и обработка проб осуществлялись по стандартной методике (Berezina, Petukhov, 2006).

Для анализа влияния климата на динамику количественного развития мейобентоса рассчитывали коэффициенты корреляции и линейной регрессии связи между среднесезонной (май–сентябрь) плотностью и биомассой мейобентоса и индексами Северо-Атлантического колебания (NAO) и аркти-

ческой осцилляции (АО). Связь с индексами NAO и АО анализировались в двух вариантах, для выявления связи использовались как годовые индексы (NAO_annual и АО_annual), так и значения индексов для 4-х зимних месяцев: декабря, января, февраля и марта – индексы NAO_DJFM и АО_DJFM.

Результаты и обсуждение

На глубинах до 3.0 м в мейобентосе отмечены все обычные для северных озер группы и виды животных. Основу численности мейобентоса составляли нематоды, доля которых составляла до 100% общей плотности (на отдельных станциях и в отдельные даты сбора). В общей биомассе, как правило, доминировали водяные клещи, олигохеты, хирономиды, нематоды. В макробентосе прибрежной зоны была велика роль амфипод, личинок ручейников, олигохет. В центральном желобе дна озера фауна мейобентоса сильно отличалась от таковой на мелководье. На максимальных глубинах озера (18.0–32.0 м) был встречен один вид нематод *Paramononchus alimovi* (Tsalolikhin, Petukhov, 2006). Плотность и биомасса этих нематод достигали больших величин – 6.8–93.0 тыс. экз./м², 0.044–0.596 экз./м² (в среднем за сезон). Из других групп мейобентосных животных иногда встречались в незначительных количествах Cladocera, Cyclopoida, Oligochaeta, Chironomidae.

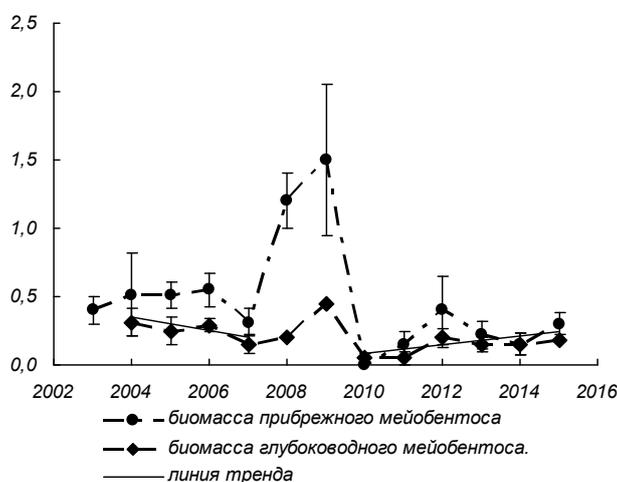


Рис. Динамика биомассы мейобентоса оз. Круглое. По оси абсцисс – время, г., по оси ординат – биомасса, г/м². Для динамики биомассы глубоководного мейобентоса приведены линии тренда за 2004–2007 гг. и за 2010–2015 гг. Для значений среднесезонной биомассы указана ошибка среднего.

Динамика плотности мейобентоса в прибрежье и на глубине имеет четкую цикличность (не опубликовано). В отличие от динамики плотности, динамика биомассы мейобентоса, выраженной цикличности не имеет. Для глубоководных станций биомасса мейобентоса имеет два четких статистически значимых тренда ($p < 0.05$): первый, понижающийся в 2004–2008 гг., второй – повышающийся в 2010–2015 гг. (рис.). Два года, 2008 и 2009, выбиваются из общей картины. Для 2009 г. характерен достоверный всплеск биомассы мейобентоса, как на глубине, так и в прибрежье, при этом повышение биомассы

в прибрежье, в отличие от глубины озера, началось уже в 2008 г. и достигло пика в 2009 г. с резким падением в 2010 г.

Наши расчеты показали, что индекс АО_DJFM имеет положительную корреляцию с плотностью прибрежного мейобентоса $r=0.59$ ($p<0.05$) с лагом 1 год, с плотностью глубоководного мейобентоса $r=0.57$ ($p<0.05$) с лагом 2 года и с биомассой прибрежного мейобентоса $r=0.57$ ($p<0.05$) с лагом 1 год. Годовой индекс арктической осцилляции имеет положительную корреляцию с плотностью глубоководного мейобентоса $r=0.69$ ($p<0.05$) с лагом 2 года. Зимний индекс северо-атлантического колебания (NAO_DJFM) также имеет положительную корреляцию с плотностью глубоководного мейобентоса $r=0.679$ ($p<0.05$), однако, с лагом 1 год.

Ранее было показано, что существует положительная корреляция между биомассой макрозообентоса оз. Круглое и индексами NAO_annual и АО_annual (Максимов, 2012), между этими же индексами и биомассой фитопланктона (Максимов и др., 2012). Сюжеты климата, которые объясняют воздействие климатических факторов, выраженное в значениях величины индексов NAO и АО, уже обсуждались для фитопланктона и макрозообентоса оз. Кривое. Была предложена следующая схема (Максимов и др., 2012): повышенное количество осадков в годы высоких значений индекса должно вести к увеличению поступления биогенных веществ в озеро. Однако весенний паводок при промерзании почвы в условиях северного климата не ведет к обогащению озера биогенами из-за их низкого содержания в талых водах. Максимум поступления биогенов в озеро приурочен к осеннему паводку. «Таким образом, в годы положительных аномалий NAO в летне-осенний период, в вследствие увеличения количества осадков и снижения потребления биогенных элементов наземными сообществами, биогенный сток в оз. Кривое, по-видимому, увеличивается, обеспечивая благоприятные возможности для развития фитопланктона в следующем году» (Максимов и др., 2012).

Действительно, с учетом того, что первоначальным источником пищи для многих организмов мейобентоса является сестон, должна также наблюдаться корреляция с климатическими индексами за предыдущий год. Эту картину мы отмечали для прибрежного мейобентоса. Низкая и постоянная в течение всего года температура глубин озера способствует развитию всего одной генерации нематод в году, которые доминируют и по плотности, и по биомассе. Именно этим, по-видимому, объясняется запоздалая на год реакция глубоководного мейобентоса по сравнению с прибрежным.

Выводы

1. Значения плотности и биомассы мейобентоса за период исследования (2003–2015 гг.) изменялись в достаточно широких пределах.
2. Существует хорошо показанная связь между количественными характеристиками мейобентоса и разнообразными климатическими индексами (NAO, АО).
3. Характеристики мейобентоса на прибрежных станциях реагируют на климатические характеристики с лагом 1 год, глубоководного мейобентоса с лагом 1–2 года.
4. Глобальные изменения климата влияют на экосистему даже такого маленького озера, как Кривое.

Список литературы

Максимов А.А. 2012. Многолетняя изменчивость климатических факторов и динамика сообществ донных животных. // А.Ф. Алимов и С.М. Голубков (ред.) Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоемов. – СПб: 126–138.

Максимов А.А., Березина Н.А., Голубков С.М., Никулина В.Н. Многолетние климатически обусловленные изменения продуктивности экосистемы северного озера. // Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоемов. А.Ф. Алимов и С.М. Голубков (ред.) – СПб: 138–144.

Berezina N.A., Petukhov V.A. 2006. Productivity and trophic relations in shallow littoral zone of Lake Krivoe (Northern Karelia): meiobenthos and macrozoobenthos. Zoological sessions annual reports 2005. St. Petersburg. Vol. 310: 15–24.

Петухов В.А. 2009. Долговременные изменения прибрежного мейобентоса озер Кривое и Старушечье (Карелия). Биологические ресурсы Белого моря и внутренних вод Европейского Севера. // Материалы XXVIII международной конференции, 5–8 Октября, 2009, Петрозаводск.: 415–420.

Tsalolikhin S.J. and Petukhov V.A. 2006. Redescription of *Paramononchus alimovi* Tsalolikhin (Nematoda: Mononchida). // Zoosystematica Rossica, 14(2): 187–190.

К ИЗУЧЕНИЮ ХЕМОРЕАКЦИЙ ЦЕРКАРИЙ ЛИТОРАЛЬНЫХ ТРЕМАТОД

В.В. Прокофьев

Псковский государственный университет, Россия
e-mail: prok58@mail.ru

Успешная реализация жизненного цикла трематод в значительной степени зависит от способности церкарий (личинок марит) найти и заразить второго промежуточного или окончательного хозяина. Для этого личинки обладают сложным комплексом поведенческих реакций, среди которых особое место занимают хемореакции, обеспечивающие идентификацию «своего» хозяина и запускающие процесс внедрения в него. Эти реакции могут проявляться двояко: контактно, при непосредственном контакте с поверхностью тела хозяина, и дистантно, на небольшом расстоянии (0–1 см) за счет градиента метаболитов выделяемых хозяином. Вместе с тем, вопрос о наличии и особенностях проявления хемореакций является одним из наименее изученных вопросов биологии церкарий. Поэтому нами были начаты работы по изучению хемореакций церкарий различных видов трематод.

В качестве модельных объектов были выбраны церкарии *Himasthla elongata* (Echinostomatidae) и *Cryptocotyle lingua* (Heterophyidae). Для эхиностоматидных церкарий, заражающих различных гастропод, показано наличие определенных хемореакций (Körner, Naas, 1998a, b), в то время как для гетерофиид таких сведений в литературе найти не удалось. Вместе с тем, церкарий *Diplostomum spathaceum* (Diplostomidae) заражающих, как и *C. lingua*, молодь рыб, проявление хемореакций отмечено (Naas et. all, 2002). В обоих случаях личинки реагируют на метаболиты хозяина, прежде всего – это различные компоненты слизи покровов.

При проведении наблюдений исследовали хемореакции церкарий *H. elongata* на метаболиты *Arenicola marina* (Polychaeta, Arenicolidae), *Littorina littorea* (Mollusca, Gastropoda), *Mytilus edulis* и *Mya arenaria* (Mollusca, Bivalvia). Литоральные двустворки служат вторыми промежуточными хозяевами, которых заражают личинки *H. elongata*, изредка исследованные церкарии внедряются в литорин. Пескожил был выбран в качестве биологического контроля. Для личинок *C. lingua* использовали метаболиты рыб *Gasterosteus aculeatus* (колюшка Трехиглая), *Gadus morhua* (треска) и *Pholis gunnellus* (маслюк).

Контактные реакции церкарий изучали с помощью агаровых моделей. Для этого из застывшего раствора агара вырезали блоки размером 3×3×1.5 мм. Блоки помещали на 1 сутки в сосуд с водой, где находились вторые промежуточные хозяева исследуемых церкарий. В эту воду выделялись метаболиты размещенных в ней животных и агар, соответственно, пропитывался этими метаболитами. Вода с метаболитами хозяев определялась нами как «кондиционированная». Затем блоки, выдержанные в кондиционированной воде, использовали для проведения наблюдений. Кроме того, агаровые блоки выдерживали в гемолимфе мидии, мии, а так же в крови пескожила и трески.

Для изучения контактных реакций церкарий была изготовлена специальная установка, включающая три микроаквариума глубиной 5 мм и диаметром

18 мм объединенных в блок (80×30×8 мм). Объединение микроаквариумов в едином блоке позволяло, при необходимости, одновременно проводить два опыта и один контроль.

При проведении наблюдений «кондиционированный» брусок агара помещали в один из микроаквариумов с фильтрованной морской водой при температуре 18–20° С. В другой микроаквариум помещали контрольный «чистый» агаровый брусок. В каждый из микроаквариумов выпускали церкарий в количестве 10 экз. Блок микроаквариумов располагали на столике бинокуляра и производили видеосъемку в течение 5 мин. Каждое наблюдение повторяли 5 раз. Наличие хемотаксиса определяли по касанию церкарии к бруску с последующим кратковременным прикреплением к нему. Для этого отснятое наблюдение просматривали на мониторе компьютера. При этом подсчитывали число касаний церкариями блока в течение 5 минут. Затем делили число касаний на число личинок и получали число касаний на одну церкарию. Подобные подсчеты проводили для всех 5 наблюдений и определяли среднее число касаний на одну церкарию.

Для изучения дистантных хемореакций церкарий были сконструированы специальные установки, включающие три микроаквариума объединенных в одном блоке. Блоки имели размеры (80×30×8 мм), диаметр микроаквариумов 15 мм (средние) и по 5 мм (боковые), глубиной 5 мм. Аквариумы соединялись между собой посредством прямых (25 мм), либо изогнутых (30 мм) каналов. Глубина каналов 5 мм, ширина – 3 мм. При исследовании дистантных хемореакций имеет место серьезная проблема, связанная с созданием четко выраженного градиента исследуемого химического вещества. Это особенно актуально для малых объемов воды, когда даже незначительное сотрясение или изменение температуры приводит движению воды и «смазыванию» градиента. Наличие узких каналов в предложенных микроаквариумах позволяет существенно снизить эффект перемешивания воды и сохранить более четкий градиент исследуемого вещества.

Перед проведением опыта выход одного из боковых аквариумов закрывали перегородкой из фильтровальной бумаги. В этот аквариум помещали источник химического сигнала, поэтому наличие такой перегородки, с одной стороны, не препятствовало поступлению в канал химических веществ выделяемых источником, с другой – не давало возможности церкариям напрямую контактировать с ним, т.е. исключало возможность контактной реакции. Второй боковой аквариум оставался открытым, в него ничего не помещали и поэтому он служил в качестве контроля.

При проведении экспериментов канал центрального аквариума перекрывали пластиковой перегородкой, установку заполняли фильтрованной морской водой, в правый микроаквариум помещали источник химического сигнала (несколько капель «кондиционированной» воды, либо слизи хозяина) и выдерживали в течение 5 минут. За это время в правом канале создавался градиент химического сигнала. Затем в центральный аквариум выпускали 10 экз. исследуемых церкарий, аккуратно удаляли пластиковую перегородку и через 10 мин. подсчитывали число личинок в правом и левом каналах. Опыты повторяли 5 раз для всех исследуемых церкарий.

Результаты проведенных наблюдений и последующей их статистической обработки показали, что исследуемые церкарии в той или иной степени реагируют на метаболиты заражаемых животных.

В частности, у *H. elongata* из всех мишеней достоверно ($p < 0.05$) контактная реакция проявляется лишь на метаболиты и гемолимфу мидии и мии. В тоже время подобной реакции на те же вещества литторины и пескожила отмечено не было ($p \geq 0.1$).

Личинки *C. lingua* демонстрируют незначительную реакцию лишь при контакте с метаболитами трески ($p = 0.04$, т.е. близко к пределу достоверности), в то время как на метаболиты колюшки и маслюка достоверной реакции нет ($p \geq 0.06$).

Дистантную реакцию личинки *H. elongata* так же проявляют только на метаболиты мидии и мии. Однако в первом случае реакция проявляется очень четко с высокой степенью достоверности ($p < 0.01$), в то время как для мии подобная реакция проявляется существенно слабее ($p = 0.04$). Подобная реакция у церкарий *C. lingua* проявляется на слизь трески и маслюка ($p < 0.01$), а на слизь колюшки реакция отсутствует ($p = 0.36$).

В целом, полученные результаты позволяют сделать вывод о наличии у исследованных церкарий определенных хемореакций. При этом следует отметить, что в случае с *H. elongata* личинки четко реагируют лишь на метаболиты хозяев (литоральные двустворки), в то время как на метаболиты литоральных гастропод и червей реакции не выявлены.

Неожиданным оказалось слабое проявление контактной реакции личинками *C. lingua* лишь на метаболиты трески, при этом дистантные реакции проявляются намного сильнее как для трески, так и для маслюка. На метаболиты колюшки никаких реакций не обнаружено. В то же время, как в эксперименте, так и в природных условиях церкарии прекрасно заражают молодь всех трех видов рыб. На наш взгляд, указанные противоречия связаны с несовершенством методики. Поэтому нами планируется продолжение работ как по совершенствованию методов исследования, так и разработке новых подходов к изучению хемореакций церкарий.

Список литературы

Körner M., Haas W. Chemo-orientation of echinostome cercariae towards their snail hosts: amino acids signal a low host-specificity. // International Journal for Parasitology. 1998a. Vol. 28: 511–516.

Körner M., Haas W. Chemo-orientation of echinostome cercariae towards their snail hosts: the stimulating structure of amino acids and other attractants. // International Journal for Parasitology. 1998b. Vol. 28: 517–525.

Haas W., Stiegeler P., Keating A., Kullmann B., Rabenau H., Schonamsgruber E., Haberl B. *Diplostomum spathaceum* cercariae respond to a unique profile of cues during recognition of their fish host. // International Journal for Parasitology. 2002. Vol. 32: 1145–1154.

**ОСНОВНЫЕ ИТОГИ РАЗРАБОТКИ
ЭКОЛОГИЧЕСКИ БЕЗОПАСНЫХ
ПРОТИВООБРАСТАЮЩИХ ПОКРЫТИЙ
И ИХ ИСПЫТАНИЯ НА БЕЛОМ МОРЕ**

**А.И. Раилкин,¹ Ж.А. Отвалко,² С.И. Коротков,²
С.Е. Фомин,² С.З. Чикадзе,³ Н.В. Кулева³**

¹ООО «БиоМорЗащита», Санкт-Петербург, Россия;

²ФГУП «НИИСК» Санкт-Петербург, Россия;

³Санкт-Петербургский государственный университет, Россия.

e-mail: railkin@yandex.ru

Введение

Проблема защиты от биологического обрастания затрагивает различные аспекты строительства и эксплуатации гражданских и военных объектов в водной среде, а также вопросы экологии, так как современные средства защиты от обрастания представляют реальную опасность для обитателей морских и пресных вод, для устойчивого функционирования экосистем (Раилкин, 2008; Отвалко и др., 2016).

Результаты теоретических исследований

На основе анализа обширной литературы сформулированы общие требования к защите от морского обрастания, включающие аспекты экологической безопасности:

1) Средства защиты должны эффективно подавлять в первую очередь процессы оседания и прикрепления, непосредственно предшествующие колонизации. Оседание может быть подавлено репеллентами, прикрепление – противадгезионными химическими агентами.

2) Приоритетным является подавление адгезии (прикрепления), так как этот процесс колонизации обязателен для всех обрастателей, тогда как репелленты действуют только на подвижные расселительные (ювенильные и взрослые) формы.

3) Среди химических веществ (и составов) экологически опасными являются в первую очередь такие, которые обладают канцерогенным, мутагенным или тератогенным действием.

4) Некоторые биоциды могут быть использованы в качестве неопасных для экологии средств защиты от обрастания, если их существование временно или если они могут быть трансформированы до безвредных продуктов водными микроорганизмами.

5) Как промежуточный этап на пути к полному отказу от опасных биоцидных (медных) покрытий следует продолжить разработку покрытий с пониженным содержанием меди.

**Биологические испытания
противообрастающих веществ и покрытий**

Лабораторные исследования противообрастающих свойств веществ и покрытий (биоцидность, репеллентность, антиадгезивность) проводили с личинками гидроидных полипов *Gonothyrea loveni*, *Dynamena pumila*, усонного рака *Semibalanus balanoides*, двустворчатых моллюсков *Mytilus edulis* и

Mya truncatella, с молодью моллюска *Myt. edulis* и морской звезды *Asterias rubens*, а также с подвижными спорами бурой водоросли *Saccharina latissima*. Морские испытания проводили в губе Чупа Белого моря. Для этого использовали специально разработанные и исследованные в аэродинамической трубе устройства для экспонирования пластин обрастания – гидрофлюгеры, обеспечивающие постоянную ориентацию плоскости пластин по отношению к приливному потоку (Раилкин и др., 2012). Испытания осуществляли в поверхностном слое моря в период массового оседания обрастателей.

В лабораторных и морских экспериментах для оценки защитного действия покрытий в отношении многовидовых сообществ обрастания был разработан специальный показатель – противообрастательный индекс ПИ (Раилкин и др., 2015), позволяющий интегрально оценивать степень защиты от обрастания:

$$\text{ПИ} = \Sigma[Q_i/Q(1 - Q_i'/Q_i)],$$

где Q_i и Q_i' – обилие i -го вида (группы видов) соответственно на контрольном и защитном покрытиях, Q – суммарное обилие всех видов (групп видов) на контрольном покрытии.

Экспериментальные результаты

Эксперименты в искусственной морской воде с пониженным содержанием ионов кальция или вообще без него с личинками гидроидного полипа *G. loveni*, молодью моллюска *Myt. edulis* и спорами водоросли *Sac. latissima* позволили выдвинуть гипотезу об участии ионов кальция в адгезии и прикреплении обрастателей. Гипотеза хорошо объясняет наши данные о подавлении адгезии и обрастания под действием ионов – антагонистов кальция, таких как лантан, кобальт, никель, марганец и др. (Раилкин и др., 2015).

Дополнительно были обнаружены некоторые органические вещества, которые проявляли себя как репелленты и противoadгезионные агенты. В частности, к ним относятся бензойная и барбитуровая кислоты и некоторые их производные (Раилкин, 2008; Отвалко и др., 2016). Исследование действия этих веществ выявило обратимый характер подавления ими двигательных, прикрепительных и сократительных реакций разных видов обрастателей, заключающийся в том, что после прекращения воздействия этих веществ все подавленные реакции восстанавливаются, но в обратном порядке. Полученные результаты позволяют предполагать анестезирующий (наркотизирующий) характер их действия.

При разработке противообрастающих покрытий в качестве исходного использовали разработанное в ФГУП «НИИСК» каучук-эпоксидное покрытие КЭЛТ-2 (табл. 1). Оно содержит 40 массовых процентов закиси меди, что вполне соответствует ее содержанию в судовых противообрастающих красках, где ее количество составляет от 40 до 60%. При изготовлении покрытий с пониженным содержанием меди ее частично заменяли производным бензойной кислоты (ХОРС). В случае потенциально экологически безопасных покрытий вместо меди в КЭЛТ-2 вводили оксиды марганца, лантана или кобальта.

Морские испытания противообрастающих покрытий, проведенные в 2013–2015 гг. на Белом море, и оценка их защитного действия с помощью ин-

декса ПИ позволили не только оценить их эффективность, но и сравнить ее с промышленными образцами судовых красок. В таблице 2 приведены данные только по наиболее эффективным защитным покрытиям. Обращает на себя внимание, что частичное замещение меди производным бензойной кислоты практически не снижало защиту от обрастания. В то же время покрытия 5–7, вообще не содержавшие меди, были, тем не менее, достаточно эффективными.

Таблица 1.

Технические характеристики покрытия КЭЛТ-2.

№ п/п	Наименование показателя	Размерность	Значение показателя
1	Условная прочность при разрыве	МПа	15.0–30.0
2	Относительное удлинение при разрыве	%	10
Физико-механические показатели после теплового старения (72 часа при 100 °С)			
3	условная прочность при разрыве; относительное удлинение при разрыве	МПа %	12.0–5.0 не менее 5
4	Температурный диапазон эксплуатации	°С	–2 ÷ + 40
5	Адгезия (сталь, титан)	балл	не более 1
6	Твердость покрытий	отн. ед.	не менее 0.2
7	Прочность пленки при ударе по прибору У-1А	см	не менее 30
8	Эластичность пленки при изгибе	мм	не более 3
9	Длительность защиты от морского обрастания	годы	не менее 2

Таблица 2.

Противообрастающее действие покрытий.

№ п/п	Противообрастающее вещество в покрытии или судовая краска	ПИ	Эффективность защиты (ПИ)
1	Судовая краска «Trilux-33»	0.99	На уровне судовых промышленных красок (0.9–1.0)
2	КЭЛТ-2 (закись меди, 40%)	0.97	
3	Судовая краска «Гамма-ХВ-5286 С»	0.94	
4	Закись меди, 30% + ХОРС, 4.6%	0.92	
5	Оксид марганца	0.85	Весьма перспективно (0.79–0.89)
6	Оксид лантана	0.82	
7	Оксид кобальта	0.81	

Заключение

Проведенные многолетние исследования и анализ полученных результатов позволяют сделать общий вывод о том, что на основе сформулированных теоретических положений возможно создание химической экологически безопасной защиты от морского обрастания. В частности, она может быть противoadгезионной, направленной на препятствование прикреплению обрастателей к поверхностям, защищенным соответствующими противообрастающими покрытиями. В качестве таковых весьма перспективными представляются каучук-эпоксидные покрытия, имеющие высокие технические характеристики.

Часть представленных исследований выполнена на базе и при поддержке Ресурсного центра СПбГУ «Обсерватория экологической безопасности».

Список литературы

Отвалко Ж.А., Раилкин А.И., Коротков С.И., Фомин С.Е., Другов М.В., Чикадзе С. З. 2016. Технологии разработки, испытания и изготовления инновационных покрытий для защиты гидротехнических сооружений от обрастания и коррозии. // Гидротехника. № 2: 66–70.

Раилкин А.И. 2008. Колонизация твердых тел бентосными организмами. – СПб: 1–427.

Раилкин А.И., Бесядовский А.Р., Примаков И.М., Колдунов А.В. 2012. Взаимодействие прибрежных бентосных сообществ Белого моря с придонным слоем. – СПб: 1–408.

Раилкин А.И., Отвалко Ж.А., Твердов А.И., Коротков С.И., Фомин С.Е. 2015. Патент № 2588225 «Способ защиты от обрастания» по заявке № 2015 111720/05.

Раилкин А.И., Твердов А.И., Отвалко Ж.А., Коротков С.И., Фомин С.Е. 2015. Оценка противообрастающих свойств материалов по показателям обилия многовидовых сообществ обрастания. // Вода: химия и экология. № 7: 52–56.

**ГЕОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ФОРМИРОВАНИЯ
МЕРОМИКТИЧЕСКИХ ВОДОЕМОВ ПОБЕРЕЖЬЯ
КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ**

***Т.Ю. Репкина, А.Р. Аляутдинов, Н.Н. Луговой,
Ф.А. Романенко, А.Л. Энтин***

*Географический факультет МГУ имени М.В.Ломоносова, Москва, Россия
e-mail: t-repkina@yandex.ru*

Рельеф дна заливов и проливов фиардово-шхерных побережий, в том числе Кандалакшского залива, представляет собой сочетание структурно-тектонических и ледниковых форм, частично преобразованных процессами подводного морфолитогеоза. В результате продолжающегося гляциоизостатического и тектонического поднятия побережья все новые участки морского дна появляются над уровнем моря, перестраиваясь в береговой зоне под действием волновых, приливно-отливных, ледовых и биогенных процессов. Возникают закономерные последовательности отчлененных морских акваторий, меромиктических водоемов, сохраняющих горизонты реликтовых морских вод, пресноводных озер, болот. В условиях денудационного рельефа побережья такие ванны, заполненные морскими и озерно-болотными отложениями – основной источник информации об истории развития береговой зоны и возрасте террас. Гидрологическим и биотическим изменениям, происходящим в меромиктических водоемах на разных стадиях изоляции, в последние годы посвящены масштабные исследования (Краснова и др., 2016). Геоморфологические условия образования таких водоемов пока не описаны.

Один из таких водоемов – озеро Кисло-Сладкое (урез 0.5 м) на южном берегу пролива Великая Салма в районе ББС МГУ. В 2015–16 гг. коллективом географического факультета МГУ проведены тахеометрическая съемка прибрежной суши в окрестностях озера, батиметрическая съемка акваторий озера и пролива Великая Салма, крупномасштабное геоморфологическое картографирование побережья и дна. В результате выявлена современная динамика рельефа зоны сопряжения дна и прибрежной суши, установлен комплекс определяющих ее факторов, определены геоморфологические условия и механизмы обособления озера от акватории пролива, продолжительность периода потери его связи с морем.

В качестве основы геоморфологического картографирования составлена единая цифровая модель рельефа побережья и дна пролива Великая Салма в районе оз. Кисло-Сладкого (система координат СК-42, высоты в Балтийской системе нормальных высот), объединившая разнородные топографические и батиметрические данные (Репкина и др., 2016а). Создание единой цифровой модели позволило выполнить совместный анализ рельефа дна пролива, береговой зоны и низких террас побережья.

Геоморфологическая съемка включала профилирование прибрежной суши и дна, изучение гранулометрического состава донных осадков, наносов береговой зоны и отложений террас. Подробно фиксировались морфологические и биоиндикационные признаки динамики берегов, воздействия на берег волнения и приливов.

Сочетание структурно-тектонических и ледниковых форм донного рельефа определяют конфигурацию поднимающихся из-под воды берегов. Северную часть пролива Великая Салма занимают экзарационно-тектонические желоба глубиной до 22 м с крутыми, относительно прямолинейными склонами. Строение донного рельефа не благоприятствует формированию отчлененных водоемов. На южном макросклоне пролива глубины уменьшаются до 7–15 м, структурный облик рельефа дна осложнен моренными холмами и грядами высотой 2–6 м. С юго-запада пролив отделен от губы Ругозерская Еремеевскими островами с относительно крутыми (5–15°) подводными склонами, а с юга – неровным подводным склоном п-ова Киндо (преобладающие уклоны 5–8°), осложненным ступенями, холмами и западинами. В результате эрозии приливных течений чехол современных морских осадков фрагментарен, часты каменные отмостки – продукт селективного размыва морены. Донные осадки, представленные отложениями течений (крупно-среднезернистые пески с галькой и гравием), удалось отобрать лишь в единичной точке.

Нижняя граница современной береговой зоны, в зависимости от конфигурации берега, контролирующей угол подхода и интенсивность волнения, изменяется от –1.5 до –5 м. При средних высотах волн 0.2 м и максимальных до 1 м (Климат..., 2016) регулярное волновое воздействие испытывает лишь верхняя часть подводного берегового склона с глубинами до 2–3 м. Берег в районе оз. Кисло-Сладкого открыт ветрам от северных до восточных румбов, повторяемость которых в безледный период достаточно высока – 17–55% (Климат., 2016). Однако, судя по относительно тонкому (тонко-мелкозернистые пески) составу наносов, отобранных с глубины 2.5 м, интенсивность волнения не велика. Подводный береговой склон имеет сложную конфигурацию, неровный, крутизной 2–7°, сохраняет останцы форм, реликтовых для зоны волновой переработки. К северо-востоку оз. Кисло-Сладкого на глубинах 3.5–1.5 м обнаружен вытянутый вдоль берега холм относительной высотой 1.5–2 м, отделяющий от открытой акватории небольшую западину. Формы ледникового рельефа эродированы течениями и, в меньшей степени, волнением, частично закрыты отмостками.

Заметно более интенсивная перестройка рельефа – в основном размыв морены и морских голоценовых глин, сортировка и транзит наносов, происходит в верхней части береговой зоны под действием волнения, припая, приливных течений (Романенко и др., 2012, Репкина и др., 2016б). На обстановки размыва указывает резкое выполаживание поверхности приливной осушки (0.5–2°), малая (до 0.2–0.5 м) мощность наносов. Аккумулятивные формы – корга (относительная высота до 1 м), сложенная гравийно-галечно-валунными отложениями, и примыкающее к ней со стороны берега песчано-галечно-гравийное томболо, обязаны своим происхождением разгрузке наносов волно-приливного поля и ледового разноса перед препятствиями – мысами, скоплениями валунов и глыб перемытой морены, структурными уступами. С волновой аккумуляцией связано накопление маломощных преимущественно мелкозернистых песков в нижней части осушки, бережнее валунного пояса (отливной пляж), и хорошо отмытых грубо- и среднезернистых песков на уровне среднеквадратурного прилива (приливной пляж). Законо-

мерное изменение размеров и крупности отложений приливного пляжа фиксирует направление локальных потоков наносов от северо-восточного выступа береговой линии, образованного палеокоргой с высотами 2–3 м, к западу и югу. В безымянном заливе восточнее оз. Кисло-Сладкого, куда волнение практически не проникает, приливная осушка представляет собой валунный бенч; на уровне прилива формируется марш.

Волновая аккумуляция на фоне поднятия берега со скоростью 2–3 мм/год (Романенко, Шилова, 2012) привела к образованию современной «луговой» террасы (высота 0.8–2 м), постепенно нараставшей с востока на запад, и замыканию северного палеопролива оз. Кисло-Сладкого. Восточный пролив, развивающийся в условиях волновой тени и отчленяющийся от моря только за счет поднятия, пока еще затопливается в сизигийные приливы.

Таким образом, один из механизмов образования меромиктических водоемов представляется следующим. В ходе поднятия берега в зону волнового воздействия попадают эродированные течениями и перекрытые каменными отмостками останцы форм ледникового рельефа, образующие сочетания холмов, гряд и западин. Устойчивые к размыву положительные формы образуют в береговой зоне мысы и препятствия, которые становятся ядрами комплексной аккумуляции наносов, формируют локальные ячейки потоков наносов, способствующих отчленению западин и котловин от моря. При существующих темпах поднятия, амплитудах приливов и волновом режиме, среднее время «прохождения» через береговую зону можно оценить в 2–3 тыс. лет, период интенсивной перестройки рельефа под комплексным воздействием волнения, приливов и припая – 1–2 тыс. лет, постепенной потери заливами связи с морем, при отсутствии экстремальных штормов и нагонов, – 150–250 лет. Экстремальные (повторяемость 1/50–1/100 лет) штормы могут увеличить этот период в несколько раз.

Работы выполнены на БС МГУ по темам ГЗ АААА-А16-116032810089-5 и АААА-А16-116032810094-9. Авторы признательны коллективу БС МГУ, а также студентам географического факультета МГУ, участвовавшим в полевых работах и первичной обработке данных.

Список литературы

Краснова Е.Д., Воронов Д. А., Демиденко Н.А., Кокрятская Н.М., Пантюлин А.Н., Рогатых Т.А., Самсонов Т.Е., Фролова Н.Л. 2016. К инвентаризации реликтовых водоемов, отделяющихся от Белого моря. // Комплексные исследования Бабьего моря, полу-изолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота – изменения на фоне трансгрессии берегов. Труды Беломорской биостанции МГУ. Т. 12. – М.: 211–241.

Репкина Т.Ю., Аляутдинов А.Р., Ильясов А.К., Луговой Н.Н., Мишурицкий Д.В., Романенко Ф.А., Тарнопольский Д.А., Энтин А.Л. 2016а. Тенденции развития рельефа фиардово-шхерных побережий по данным крупномасштабного геоморфологического картографирования берегов и дна пролива Великая Салма (Кандалакшский залив Белого моря). // Труды V международной научно-практической конференции «MARESEDU-2016». – М.: 286–290.

Репкина Т.Ю., Ефимова Л.Е., Константинова Н.Г., Косевич Н.И., Шиловцева О.А., Шевченко Н.В. 2016б. Стационарные наблюдения за процессами морфо- и литогенеза береговой зоны Кандалакшского залива Белого моря (2009–15 гг.). // Теория и методы современной геоморфологии. Материалы XXXV Пленум Геоморфологической комиссии РАН. – Симферополь, Т. 2. 291–299.

Романенко Ф.А., Репкина Т.Ю., Ефимова Л.Е., Булочникова А.С. 2012. Динамика ледового покрова и особенности ледового переноса осадочного материала на приливных осушках Кандалакшского залива Белого моря. // Океанология, Том 52. № 5: 1–12.

Романенко Ф.А., Шилова О.С. 2012. Последлениковое поднятие Карельского берега Белого моря по данным радиоуглеродного и диатомового анализов озерно-болотных отложений п-ова Киндо. // ДАН. Т. 442. № 4: 544–548.

Интернет-источники

Климат морей России и ключевых районов Мирового океана. Белое море. Электронный атлас. ЕСИМО (<http://www.esimo.ru/atlas/Beloe>).

СОВРЕМЕННЫЙ КЛИМАТ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО БЕЛОМОРЬЯ И ОСТРОВА ВЕЧНОЙ МЕРЗЛОТЫ

Ф.А. Романенко, О.А. Шиловцева, Т.Ю. Репкина, Н.Н. Луговой

МГУ имени М.В. Ломоносова, географический факультет

e-mail: faromanenko@mail.ru

Жизнь вечной мерзлоты в самой западной части криолитозоны России – на Кольском полуострове до сих пор остается во многом загадочной. Недостаточно известны положение южной границы криолитозоны, распространение островов мерзлых пород южнее полярного круга (Геокриологическая карта..; 1996; Геокриология СССР, 1988; Романенко, Гаранкина, 2012). Информация о распространении и режиме мерзлых пород ограничена (Введенский, 1934; Сумгин, 1938; Вечная мерзлота., 1953). Практически все исследователи 1930–50-х гг. предполагали, что мерзлота Кольского полуострова находится в стадии длительной деградации из-за потепления климата и увеличения количества зимних осадков. Поэтому можно предположить, что более чем за 80 лет, прошедших с тех пор, редкоостровная неустойчивая мерзлота вблизи южной границы криолитозоны могла заметно деградировать.

В 1934 г. в ходе геологической съемки на Терском берегу М.А. Лаврова (1935) обнаружила в окрестностях сел Чаваньга, Тетрино и Стрельна мерзлые торфяники. В 2015 г. мы обследовали участок от устья Варзуги до с. Чаваньги для выявления их сохранности. На плоских междуречьях на высотах 22–55 м в бассейне ручья Столбицкого и в окрестностях Чаваньги пробурили торфяным буром Гиллера-1 серию скважин глубиной до 3.0 м со сплошным отбором образцов на радиоуглеродное датирование и диатомовый анализ. Положение кровли мерзлых пород определялось металлическим щупом длиной 1.5 м и заверялось проходкой шурфов.

Главная особенность обоих участков – наличие полигональных болот, где прихотливо извивающиеся валики высотой до 1.5 м, иногда состоящие из цепочек отдельных бугров, разделяют увлажненные западины, часто с озерками, занятые жидкой грунтово-торфяной массой. Встречаются и крупные (сотни метров в поперечнике) озера, на побережьях которых распространен полигональный рельеф, образованный неровными рядами озерков и разделяющих их валиков. Такой полуразрушенный бугристо-полигональный рельеф типичен для криолитозоны и свидетельствует о сравнительно недавней деградации мерзлоты. Мощность торфа редко превышает 1.5 м, и поэтому мерзлота полностью протаяла, оставив вышеописанные следы.

На обследованном участке только в одном месте, указанном М.А. Лавровой, мерзлота сохранилась в торфяных буграх высотой до 2 м в обширной заболоченной котловине на высоте 20–22 м в километре к северу от Чаваньги. Болото существовало здесь длительное время, т.к. торф начал накапливаться около 8 тыс. радиоуглеродных лет назад. Его мощность достигла почти трех метров, существенно превышая среднюю мощность торфа в районе. И именно поэтому здесь сохранилась многолетняя мерзлота. Мощность деятельного слоя на вершинах бугров всего 0.4–0.7 м и резко увеличивается к болотистым западинам, выполненным полужидким торфом, где мерзлота не обнаружена.

То есть острова мерзлого торфа в виде торфяных бугров, крутыми уступами обрывающиеся к обширным западинам причудливых очертаний, «плавают» среди талых грунтов.

В 2016 г. работы были продолжены на Зимнем берегу между д. Ручьи и маяком Инцы. Ранее считалось, что здесь проходит южная граница области редкоостровного распространения мерзлых пород с температурой $0.5 - +2^{\circ}$ и мощностью до 15 м с бугристыми остаточными полигональными торфяниками и очагами сезонного, а немного севернее – многолетнего пучения на торфяных грунтах (Геокриологическая., 1996; Карта., 1983).

На поверхностях высотой менее 3–3.5 м криогенные формы и явления не встречены. На морских и аллювиально-морских террасах высотой 4–9 м развиты полигональные и бугристые торфяники, встречаются бугры пучения высотой 1.5–2 м. Например, на левобережье р. Бол. Инцы бугор сложен торфом мощностью 1.7–1.9 м, залегающим на сизо-серых опесчаненных суглинках. Строение и положение бугра позволяет отнести его к миграционным буграм пучения (пальза), южный предел распространения которых находится около 67° с. ш. (Васильчук и др., 2011), т.е. примерно на 100 км севернее. Также мерзлота найдена в закрытых от моря ложбинах между р. Ручьи и оз. Средняя Треть, в торфяном бугре пучения в районе озер Северного и Увального. Кровля мерзлых пород резко погружается или выклинивается у подножия бугра. На больших высотах (10–12 и 16–17 м) формы криогенного рельефа близки по строению, но крупнее. Так, на правом берегу р. Ручьи на заболоченной поверхности моренной равнины высотой около 20 м встречены торфяные бугры пучения высотой до 3 м до 70 м в поперечнике.

Таким образом, небольшие острова мерзлых пород, полигональные и бугристые торфяники, миграционные бугры пучения, термоэрозийные и термокарстовые формы встречаются в Северо-Западном Беломорье только на перекрытых мощным торфом поверхностях. Их образование связано с холодными этапами позднеледниковья – раннего голоцена или малым ледниковым периодом. В современных условиях некоторые бугры пучения разрушаются при отступании береговых уступов.

Для установления тенденций изменения климата нами проведен анализ наблюдений за температурой воздуха и осадками на станциях Кандалакша (1912–2015), Пялица (1919–2015), Ловозеро (1899–1908, 1924–2011), Умба (1932–2015), Краснощелье (1932–2015), Кашкаранцы и Чаваньга (1946–1950, 1959–2004, с пропусками), Сосновец (1897–2013), а также Мурманск, где (вместе с Колой) самый продолжительный ряд наблюдений (1878–2015). Пропуски в рядах наблюдений заполнялись по стандартным методикам.

За последние 100 лет изменение температуры воздуха характеризуется квазициклическостью. До конца XIX века среднегодовая температура на Кольском полуострове понижалась, хотя линейный тренд незначим ($\Delta t_r = -1.4^{\circ}\text{C}/100$ лет, $P=0.3$). С 1900 до середины 1940-х гг. тенденция изменения температуры положительна и статистически значима (величина тренда за 1900–1945 гг. $\Delta t_r = +3.2^{\circ}\text{C}/100$ лет, $P=0.999$). С середины 1940-х примерно до начала 1980-х гг. t_r понижается со средней скоростью $\Delta t_r = -2.7^{\circ}\text{C}/100$ лет с $P=0.84$, а затем заметно растет: величина тренда за 1980–2009 гг. составила $5.5^{\circ}\text{C}/100$ лет

($P=0.99$). На фоне цикличности прослеживается четко выраженный линейный тренд к повышению средней за год температуры воздуха со скоростью около 1.0°C за 100 лет, что соответствует оценке Межправительственной группы экспертов по изменению климата (IPCC) (Оценочный доклад..., 2008).

Есть и региональные отличия. Так, в Кандалакше, Ловозере и Пялице потепление выражено слабее, чем в Сосновце, расположенном в Горле Белого моря, и статистически не значимо.

Наибольшие отрицательные аномалии среднегодовой приземной температуры воздуха ($A_t > 2\sigma$) на Кольском полуострове отмечались за последние 130 лет четыре раза: два раза в XIX в. (1888 и 1893 гг.), и два раза в XX в. (1902 г., $A_t^{\text{мин}} = -2.9^{\circ}\text{C}$, и 1966 г. $A_t = -2.3^{\circ}\text{C}$). Похолодание рубежа XIX–XX веков было заметнее (средняя за 1890–1919 гг. $A_t = -0.8^{\circ}\text{C}$), чем похолодание второй половины XX в. (средняя за 1955–1984 гг. $A_t = -0.1^{\circ}\text{C}$).

Многолетнее изменение средней за сезон температуры воздуха на Кольском полуострове, как и годовые температуры, характеризуется квазициклическостью с периодом около 70 лет. Во все сезоны года имеет место положительный линейный тренд, максимальный зимой.

В начале XXI в. на Кольском полуострове практически постоянно наблюдаются положительные аномалии температуры приземного воздуха A_t . В 2000–2009 гг. средние A_t максимальны зимой (1.8°C), минимальны летом (0.75°C).

Многолетние тенденции колебания количества осадков на Кольском полуострове во второй половине XX века – начале XXI в. статистически незначимы. Можно отметить лишь положительную линейную тенденцию, т.е. небольшой рост увлажненности.

Таким образом, пока потепление климата не привело к полной деградации островов мерзлых грунтов на Терском и Зимнем берегах. Они сохранились исключительно благодаря геологическим условиям – мощным (около 3 м) горизонтам торфа, которые формировались только в отдельных озерных котловинах, лежащих в понижениях кровли скального фундамента. На прилегающих территориях, где условия для накопления торфа были менее благоприятны, мерзлота не сохранилась.

Работа выполнена по теме госзадания АААА-А16-116032810089-5 «Эволюция природной среды, динамика рельефа и геоморфологическая безопасность природопользования» при поддержке РФФИ (проект № 14-05-00549).

Список литературы

Васильчук Ю.К., Васильчук А.К., Буданцева Н.А., Чижова Ю.Н. 2016. Миграционные бугры пучения на Европейском Севере России. Южный и северный ареалы и современная динамика. // Инженерная геология, № 2: 56–72.

Введенский Л. 1934. Рельеф южной части Кольского полуострова. // Известия государственного географического общества, т.66, вып.6: 844–863.

Вечная мерзлота Кольского полуострова. 1953. // И.Я. Баранов (ред.) Тр. Ин-та мерзлотоведения им. В.А. Обручева; Т. XIII – М.: 1–180.

Геокриологическая карта России. Масштаб 1:2 500 000. 1996. // Э.Д. Ершов (ред.) – М.

Геокриология СССР. Европейская территория СССР. 1988. // Э.Д. Ершова (ред.) – М.: 358 с.

Карта инженерно-геологических условий Нечерноземной зоны РСФСР. Пояснительная записка. 1983. Масштаб 1:1500000 – М.

Лаврова М.А. 1935. Заметка о нахождении вечной мерзлоты на южном берегу Кольского полуострова. // Труды Комиссии по изучению вечной мерзлоты. Т. IV: 253–255.

Романенко Ф.А., Гаранкина Е.В. 2012. Формирование и строение многолетнемерзлых пород у южной границы криолитозоны на Кольском полуострове. // Криосфера Земли, № 3: 72–80.

Сумгин М.И. 1938. Еще несколько слов о вечной мерзлоте в торфяных буграх в районе Кольского полуострова. // Труды Комиссии по изучению вечной мерзлоты, т. VI: 163–165.

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЛИТОРАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ (ГУБА ЧУПА, КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)

О.Н. Савченко, А.Д. Наумов

*Беломорская биологическая станция ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия
e-mail: olga_nks@mail.ru*

Многолетние регулярные мониторинговые исследования позволяют отслеживать и прогнозировать долговременную динамику донных сообществ и отдельных входящих в них видов. С этой целью в течение 30 лет, начиная с 1987 года, в двух губах Кандалакшского залива ведутся наблюдения над двумя литоральными сообществами.

Материал и методика

Губа Сельдяная представляет собой илисто-песчаную литораль, губа Медвежья – каменисто-песчаную. В каждой губе организовано по четыре станции в виде разрезов, от нижней литорали до верхней в губе Сельдяной и до средней литорали в губе Медвежьей. На каждой станции отбирается по три повторности. Съёмки проводятся четыре раза в год в одни и те же сроки и охватывают все гидробиологические сезоны. Отбор материала проводится с помощью трубчатых вложенных друг в друга пробоотборников площадью ($1/_{262}$, $1/_{131}$ и $1/_{254}$ м²). Всего за 30 лет проведено 119 съёмок, что составляет в общей сложности 947 станций или 2841 пробу.

В настоящей работе для анализа материала используются, в основном, два метода – метод компонентной фильтрации (Colebroock, 1978; Ibanez, Dauvin, 1988; Наумов, 2006) и метод динамического фазового портрета (Айламазян, 1989; Терещенко, 2009). Метод компонентной фильтрации (вариант сингулярного спектрального анализа) заключается в разложении исходного ряда на составляющие компоненты. По характеру этих компонент, по их вкладу в суммарную дисперсию исходного ряда можно делать выводы о характере динамики системы. Суть метода фазового портрета заключается в том, что состояние сколь угодно сложной системы представляется точкой в фазовом пространстве или пространстве параметров, а эволюция этой системы – перемещением этой точки. В случае динамического фазового портрета по оси X откладываются значения параметра, а по оси Y – скорость его изменения или первая производная. Существуют некоторые характерные паттерны или виды фазового портрета (Ризниченко, 2011). Наиболее часто встречаются устойчивый и неустойчивый фокусы, а также предельный цикл. Фокус представляет собой спираль. Если траектория системы стремится к центральной точке – это устойчивый фокус, характерный для затухающих колебаний. Если же траектория системы стремится от центральной точки – состояние неустойчивое, амплитуда колебаний нарастает. В случае предельного цикла траектория системы вращается в окрестностях некоего воображаемого эллипса, на коротких временах то приближаясь к нему, то удаляясь от него, но не выходит за границы области в окрестности этого эллипса. Режим предельного цикла это устойчивое состояние, характерное для режима автоколебаний, то есть колебаний, параметры которых устанавливаются внутренними механизмами системы (Андронов и др., 1981). Еще одна характеристика, представляющая интерес – объем фазового пространства. Для открытых неравновесных систем, а

мы имеем дело именно с такими системами, изменение фазового объема говорит о смене качественного состояния системы (Николис, Пригожин, 2008).

Многолетняя динамика некоторых массовых видов

Губа Медвежья

С начала 2000-х в губе Медвежьей наблюдается рост биомассы практически всех видов. Заметно увеличивается биомасса *Zostera marina*, Linnaeus 1753. Кроме того, если ранее этот вид фиксировался только на первой станции, с начала 2000-х он распространяется и на вторую станцию. На станции 1 компонентная фильтрация выявляет главный тренд, имеющий характер длинного цикла, с периодом, сопоставимым со временем исследования. Помимо этого, выделяется несколько циклических составляющих. Короткий цикл с периодом 3–4 года, и стохастическая составляющая в виде короткого 2-х летнего цикла. По нашим наблюдениям значимость стохастической составляющей растет с ростом нестабильности условий. Наиболее длинный цикл имеет период около пяти лет. С увеличением биомассы его амплитуда резко уменьшается. Фазовый портрет собственного цикла – это смена двух предельных циклов, один устойчивый цикл резко сменяется другим меньшего объема. Фазовый портрет суммы главного тренда и основного цикла показывает сдвиг фазового портрета и изменение объема фазового пространства. На станции 2 динамика биомассы зостеры менее стабильна. Вторая станция является границей распространения зостеры на литорали в губе Медвежьей. Очевидно, условия для нее здесь не являются оптимальными и собственный автоколебательный цикл не может сформироваться в полной мере.

Биомасса других массовых видов, например *Cladofora sericea* (Hudson) Kützing 1843, *Hydrobia ulvae* (Pennant, 1777), *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758), также увеличивается с начала 2000-х годов. При этом сохраняется период колебаний, составляющий от 4 до 6 лет. Амплитуда непостоянна, с ростом биомассы в большинстве случаев она меняется или в сторону увеличения или в сторону уменьшения. Изменения проходят через периоды неустойчивых состояний, что на фазовых портретах проявляется в виде кратковременной смены предельного цикла фокусом.

Губа Сельдяная

В губе Сельдяной периодически происходят катастрофические выносы льда в весенний период. Если погодные условия складываются определенным образом и это совпадает с определенной фазой приливного цикла, происходит единовременный вынос льда из губы. Это приводит к перепахиванию верхнего слоя грунта и снижению биомассы практически всех видов. Годы выноса известны по визуальным наблюдениям. Это 1994, 1998, 2002, 2005, 2006 (Наумов, 2013). С 2010 года происходило несколько выносов подряд (наши наблюдения). Определенную роль играют также вмерзания верхнего слоя грунта в зимний период. Исследования 2013 года показали, что большая часть вмерзших в лед животных гибнет. Структура сообщества восстанавливается сравнительно быстро, к концу сезона. На восстановление биомассы нужно более длительное время. Следующие практически друг за другом выносы и вмерзания не позволяют системе восстановиться в полной мере и в последние годы, когда выносы следуют подряд или с небольшим промежутком, наблюдается снижение биомасс практически всех видов. При этом на-

блюдается не только снижение биомассы, но и затухание собственных колебаний. В целом динамика всех видов менее стабильна, чем в губе Медвежьей. На фазовых портретах заметно существование двух областей – нарушенного и восстановленного состояний, между которыми происходят колебания системы.

Динамика сообществ в целом

В качестве показателя структуры сообщества можно рассматривать индекс олигомиксности (Наумов, 1991). Его изменение имеет квазициклический характер. Наиболее равномерные регулярные колебания наблюдаются на первой, самой нижней станции. Например, в губе Медвежьей период колебаний составляет 4–6 лет, при этом амплитуда меняется незначительно. Характер колебаний сохраняется на смену доминант, изменение биомасс отдельных видов и суммарной биомассы сообщества в целом, а также небольшой рост индекса олигомиксности. Чем стабильнее условия, тем более регулярный характер имеют колебания. Кроме того, например, на четвертой станции в губе Медвежьей, колебания становятся регулярными при достижении определенной биомассы сообщества. В губе Сельдяной в последнее время наблюдается уменьшение амплитуды колебаний, и нарушение их регулярности. По-видимому, это связано с уменьшением суммарной биомассы сообщества. Кроме того, необходимо отметить, что автоколебания в обеих губах не синхронны.

Устойчивость сообществ

Вопросы устойчивости являются одними из наиболее важных в динамике сообществ. Понятие устойчивости является многоуровневым. В теории динамических систем существует несколько типов устойчивости (Никаноров и др., 2012). Один из основных – устойчивость по Ляпунову. Этот тип устойчивости характеризует поведение соседних траекторий. Если траектории сходятся – система устойчива, если траектории расходятся – система неустойчива. В норме на коротких временах происходит смена этих направлений. Такой тип устойчивости принято называть локальной устойчивостью, она может быть выражена численно с помощью показателя Ляпунова. Другой тип устойчивости – устойчивость по Лагранжу. В этом случае система устойчива, если ее траектория не выходит за границы некоей области, то есть динамическое решение ограничено сверху и снизу. Проблема заключается в определении этой области. Для эмпирических данных, это возможно только на основе достаточно длительных наблюдений. С этой точки зрения, для отдельных видов в губе Медвежьей наблюдается выход за границы устойчивого состояния с формированием новой устойчивой области. На уровне всего сообщества система устойчива. В губе Сельдяной, даже с учетом нарушений, вызванных выносом льда, динамика отдельных видов также в целом устойчива. В последнее время, несмотря на происходящее снижение биомасс и уменьшение амплитуды колебаний, формально система тоже не выходит за пределы устойчивости по Лагранжу. Но, поскольку, основной режим биологической системы – это режим автоколебаний, представляющий собой предельный цикл, устойчивое динамическое решение или норма функционирования представляет собой решение ограниченное не только внешним, но и внутренним радиусом. И выход за пределы и внешнего и внутреннего радиуса означает выход за пределы

нормы функционирования. Также как удаление от предельного цикла, – это нарушение устойчивости режима автоколебаний. Исходя из вышесказанного, сообщество в губе Сельдяной, вероятно, близко к потере устойчивости.

Выводы

Многолетние изменения биомасс отдельных видов и интегральных показателей сообщества имеют квазициклический характер.

Период квазициклов для большинства видов и интегральных характеристик составляет 5–7 лет.

Наиболее стабильна циклическая динамика в наиболее стабильных условиях (на первой станции в обеих губах). С увеличением высоты на литорали в большинстве случаев возрастает вклад стохастической компоненты.

Изменения на уровне отдельных видов и увеличение суммарной биомассы сообщества в губе Медвежьей не приводят к нарушению глобальной устойчивости структуры системы.

Для восстановления сообщества в губе Сельдяной после выносов льда необходимо определенное время (Naumov, 2013). Следующие подряд или с коротким интервалом выносы льда приводят к нарушению глобальной устойчивости сообщества.

Авторы благодарят всех коллег, участвовавших в сборе материала: В.В. Федкова, М.В. Фокина, Д.А. Аристова, К.Л. Биягова, а также помогавшим в работе студентам СПбГУ

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ грант № 15-29-02507 офи_м.

Список литературы

Айламазян А.К. 1989. Информатика и теория развития. // А.К. Айламазян, Е.В. Стась. – М.: 174.

Андронов А.А., Витт А.А., Хайкин С.Э. 1981. Теория колебаний. 2-е изд., перераб. и испр. – М.: 918.

Наумов А.Д. 1991. К вопросу об изучении биоценозов макробентоса Белого моря. // А.Д. Наумов, В.В. Федяков (ред.). Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 233. Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. – Л.: 127–147.

Наумов А.Д. 2006. Двусторчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа. // Исследования фауны морей. Т. 59 (67) – СПб: 1–367.

Николис Г., Пригожин И. 2008. Познание сложного. – М.: 1–352.

Никаноров А.М., Трофимчук М.М., Сухоруков Б.Л. 2012. Методы экспериментальной гидроэкологии: монография. – Ростов/Д: 1–309.

Резниченко Г.Ю. 2011. Лекции по математическим моделям в биологии. М.–Ижевск: 1–560.

Терещенко В. Г. 2009. Изменение видового разнообразия сообществ гидробионтов как динамический процесс. // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. Вип. 17. Т. 1: 217–225.

Colebrook J. M. 1978. Continuous plankton records: zooplankton and environment, North-East Atlantic and North Sea 1948–1975. // Oceanologia acta. № 1: 9–23.

Ibanez F., Dauvin J.-C. 1988. Long-term changes (1977–1987) in a muddy fine sand *Abra alba* – *Melinna palmata* community from Western English Channel: multivariate time-series analysis. // Mar. ecol. Prog. Ser. Vol. 49: 65–81.

Naumov A. D. 2013. Long-term fluctuations of soft-bottom intertidal community structure affected by ice cover at two small sea bights in the Chupa Inlet (Kandalaksha Bay) of the White Sea. // Hydrobiologia. Vol. 706: 159–173.

СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ ПРОМЫСЛА ВОДНЫХ БИОРЕСУРСОВ НА БЕЛОМ МОРЕ

А.В. Семушин, С.Б. Фролов

Северный филиал ФГБНУ ПИНРО, г. Архангельск

e-mail: andr@pinro.ru

В настоящее время запасы водных биоресурсов Белого моря находятся на стабильном среднесулетнем уровне и выше, однако, при этом объемы добычи остаются невысокими. Основная проблема кроется в разрушенной инфраструктуре прибрежных рыболовческих промыслов, несовершенстве нормативно-правовой базы, непопулярности данного вида деятельности среди молодого поколения в регионах. Одним из трендов последних лет является также расширение площади особо охраняемых природных территорий, включающих, как правило, наиболее продуктивные акватории моря, в том числе исторические места промысла. Тем не менее, наметился положительный тренд в уровне добычи некоторых видов биоресурсов, таких как беломорская сельдь и водоросли.

Беломорская сельдь. В период с 2001 по 2011 г. наблюдалось снижение уловов данного вида с 876 до 126 т, что является наименьшим выловом, отмеченным с 1917 г. В настоящее время ситуация начинает постепенно меняться, начиная с 2012 г. вылов беломорской сельди растет, и увеличился до 527 т в 2015 г и 717 т в 2016 г.

Для сельди, рыбы с относительно коротким жизненным циклом, характерны большие колебания численности. Как правило, после урожайных поколений следует 2–3 поколения низкой численности. Урожайные поколения сельди появляются в годы с теплой и ранней весной, жарким летом и теплой затяжной осенью. В такие годы наблюдается активный нерест, рождается и выживает многочисленное урожайное поколение сельди, и она питается фактически круглый год.

Благоприятные условия для формирования урожайных поколений сложились в Кандалакшском заливе в 2009, 2011 и 2013 гг., а в Онежском и Двинском – 2010, 2011 и 2013 гг. На этих поколениях промысел будет базироваться в ближайшие годы. После относительного снижения промыслового запаса в 2006–2007 гг. до уровня 6–8 тыс. т, в настоящее время промысловый запас находится на уровне 10–12 тыс. т.

По сравнению с началом 2000-х годов произошло некоторое перераспределение сельди по заливам, произошло значительное увеличение биомассы в Онежском и Двинском заливах и уменьшение у Терского берега Бассейна Белого моря.

В последние годы отмечается восстановление миграционных путей сельди к традиционным местам зимовки в Сорокской губе Онежского залива, но из-за повышенного прогрева водных масс подходы сельди происходят позднее среднесулетних сроков – в первой декаде декабря.

Наиболее эффективным в Белом море является судовой траловый промысел сельди в осеннее время. Имеющийся опыт позволяет рекомендовать промысел в сентябре–октябре в Восточной Соловецкой Салме Онежского залива,

у Терского берега Бассейна Белого моря, в губах Кандалакшского залива и вдоль Карельского берега Бассейна. Наиболее рентабельно использование для этой цели судов типа СРТМК в Восточной Соловецкой Салме и у Терского берега Бассейна Белого моря. Расширение промысла в этих районах позволило бы увеличить сроки тралового лова и уменьшить зависимость его эффективности от подходов сельди в Сорокскую губу. Возможная производительность промысла сельди в вышеперечисленных районах может достигать 10–15 т в сутки.

Для судов типа МРТК, СТБК возможна суточная производительность промысла 5–10 т, но необходимость в периодической сдаче рыбопродукции и пополнении топливом и пресной водой ограничивает их возможность, как по вылову, так и по рентабельности. В перечисленных районах возможно использование до 6 судов этих типов, как в режиме автономного промысла, так и в группе с последующей выгрузкой сельди на базу для дальнейшей переработки и транспортировки.

В Сорокской губе и губах Кандалакшского залива, при благоприятной промысловой обстановке, возможно использование до 10 судов типа МСТБ, МРТК и СТБК. Автономность судов типа МСТБ ограничена, поэтому их целесообразно использовать в районах вблизи портов выгрузки с работой на промысле в течение 2–4 суток. При работе в вершине Кандалакшского залива возможна выгрузка продукции в Кандалакшском порту, при работе у Терского берега – в поселках Чупа и Умба; при работе в Восточной Соловецкой Салме – в портах городов Беломорск, Кемь, Онега, Архангельск.

В рамках планирования заказника на Соловецких островах, включающего трехмильную морскую акваторию, вызывает опасение возможность запрета традиционных видов промысла сельди, трески, камбаловых местным населением. В проекте Положения о заказнике выдвинут постулат о возможности промышленного рыболовства только в рамках добычи морских водорослей. По данной причине, документ в такой редакции до сих пор не согласован Росрыболовством.

Навага. Среди факторов, определяющих урожайность и численность поколений наваги, температура воды в весенний период является одним из основных. Существует оптимальный уровень температуры воды, при котором смертность личинок наименьшая, и который для всех популяций наваги Белого моря не превышает 4°C. Температурный оптимум для формирования урожайных поколений наблюдается в южной части ареала наваги (Онежский и Двинский заливы) в холодные годы, а в северной (Мезенско-Канинский район) – в теплые. Соответственно, через два (в Мезенском заливе и Воронке – через три) года урожайное поколение вступает в промысел. Связь между весенней температурой воды и численностью поколений наваги является довольно устойчивой и наблюдается уже на протяжении многих лет. По уровню майской температуры воды можно сделать ориентировочный прогноз численности поколений наваги с заблаговременностью два года.

В начале XX столетия среднегодовой вылов наваги в Белом море составлял 1,3 тыс. т (с учетом потребленного на месте и не вывезенного вылова 1,6–1,7 тыс. т), а в 1980–1989 гг. – 1,8 тыс. т. В 1983 г. зарегистрирован самый высо-

кий вылов наваги в Белом море за весь период, по которому имеются промысловые данные (1898 г.), – 2,5 тыс. т. Доля вылова наваги в каждом из заливов, в процентах от общего вылова в целом по Белому морю, за столетие также почти не изменилась и составила в Онежском, Двинском заливах, Мезенском заливе и Воронке соответственно 43, 25 и 35%. Всего в Белом море во второй половине XX века для лова наваги устанавливалось ежегодно около 3 тыс. орудий лова.

Согласно архивным данным в 70–80 гг. XX века суммарный промысловый запас наваги в заливах Белого моря колебался в пределах 1,6–5,5 тыс. т, а общий от 2,5 до 7,5 тыс. т. При постоянном промысловом усилии и изменяющемся запасе вылов по годам колебался от 20 до 80% от запаса.

Последние два десятилетия промысловый запас наваги в Белом море используется слабо. Вылавливается, если ориентироваться на данные официальной статистики, всего 10–20% от рекомендуемого вылова и 20–40%, если использовать экспертную оценку. В 2015 г. Унская губа, единственное место промышленного лова наваги в Двинском заливе, вошла в состав национального парка «Онежское Поморье». Промышленный лов наваги здесь был закрыт, таким образом приблизительно 25% возможного вылова наваги Белого моря выпадает из хозяйственного использования.

Корюшка азиатская, камбаловые, беломорская треска. Данные виды рыб практически не используются специализированным промыслом и добываются в виде прилова или как объект любительского рыболовства. Объемы вылова (по официальной статистике), как правило, не превышают 5 т, но при этом следует понимать, что местное население постоянно вылавливает данные виды. Исключение составляет азиатская корюшка, специализированный промысел которой ведется на нерестовых скоплениях в некоторых реках Карелии, вылов ее в последние годы превышает 15 т.

Морские водоросли – макрофиты. В настоящее время объектами водорослевого промысла в Белом море являются ламинария сахаристая *Laminaria saccharina* (= *Saccharina latissima*), ламинария пальчаторассеченная *L. digitata*, фукус пузырчатый *Fucus vesiculosus*, фукус двусторонний *F. distichus*, фукус зубчатый *F. serratus*, аскофиллум узловатый *Ascophyllum nodosum*.

Межгодовые колебания запасов определяются, прежде всего, воздействием гидрометеорологических условий, цикличностью смены доминирующих видов в зарослях и подвижками мягких песчаных грунтов, определяющими степень разреженности зарослей. В настоящее время в Белом море преимущественно встречаются заросли ламинариевых водорослей с проективным покрытием дна 30–50 % (заросли III категории плотности) и средней биомассой ламинарии до 5 кг/м², которые в основном имеют «пятнистый» характер распределения.

Сырьевая база промысла водорослей в Белом море осваивается слабо. В последние пять лет изъятие ламинариевых водорослей находится у отметки 1 тыс. т сырца. С 1988 г. величина добычи снизилась более чем в 6 раз. В 2016 г. заготовлено 1120,5 т ламинариевых водорослей (в 2015 г. – 950,78 т).

Промыслом водорослей традиционно занимаются заготовительные предприятия Архангельской области и Республики Карелия. Используется в ос-

новном ручной способ заготовки (ручной косой или якорем-кошкой), в ряде районов в небольших объемах сохранилась механизированная добыча. Основная масса водорослей добывается в островной части Онежского залива (Соловецкий архипелаг, о-ва Жижгинский, Большой и Малый Жужмуи, Кондостров, Онежские и Кемские шхеры), в губе Калгалакша, в меньших количествах – вдоль Онежского, Карельского и Поморского берегов, практически не используются запасы Кандалакшского залива. Неосвоенными в настоящее время остаются побережья Кандалакшского и Терского берегов, а также Лумбовский залив, запас в котором оценивается в 168 тыс. т (данные обследования 2003 г).

Заготовка фукоидов в Белом море вплоть до 2010 г. оставалась примерно на уровне показателей 90-х гг. Основную массу водорослей продолжали собирать из штормовых выбросов и только в последние годы скашивание водорослей проводится более активно. Однако, в связи с концентрацией промысла в отдельных районах Белого моря (преимущественно в губах Колежемская, Нюхча, на Соловецком архипелаге и островах Жужмуи), уровень освоения данного вида биоресурсов незначительный. Доля сырья, заготовленного скашиванием в 2014–2016 гг., составила 50–70% от всей величины изъятия, всего было добыто 0.5 тыс. т.

**ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЙ И СОСТОЯНИЕ
ПОПУЛЯЦИЙ *PLANTAGO MARITIMA* L. И *TRIGLOCHIN MARITIMA* L.
НА ЗАПАДНОМ ПОБЕРЕЖЬЕ БЕЛОГО МОРЯ**

Л.А. Сергиенко, Т.Ю. Дьячкова, В.И Андросова

Петрозаводский государственный университет, Россия

e-mail: saltmarch@mail.ru

Введение

Бореальный евразийский вид (*Plantago maritima* Linnaeus) и циркумбореальный умеренно-арктический вид (*Triglochin maritima* Linnaeus) – облигатные галофиты, пришедшие из Средней Азии на побережья Белого и Баренцева морей только в позднекайнозойское время (Попов, 1963; Толмачев, Юрцев, 1970; Westhoff, Schouten, 1978; Thannheiser, 1998; Сергиенко, 2008).

Изучение популяций в условиях литоральной зоны проводили на модельных трансектах (МТ) шириной 10 м от зоны импульверизационной супралиторали до нижней границы средней литорали. Были выбраны модельные территории на западном побережье Белого моря: в окрестностях пос. Колежма (64°22'81"N, 35°93'14"E) и в окрестностях дер. Кереть (66°16'39"N, 33°33'44"E). Ширина литоральной зоны определялась визуально в течение проведения полевых работ. Для каждого вида было заложено отдельно по две модельных трансекты (МТ I, МТ II) и одна общая (МТ III), составлена их полная экологическая характеристика и определен элементный состав почвы. Показатели элементного состава почвы приводятся в мг/100 г абсолютно сухой почвы. Популяции изучали по классическим в популяционной биологии методам (Ценопопуляции растений, 1988). Счетной единицей в популяции выбран клон – разрастающаяся вегетативно особь с многочисленными партикулами (надземными побегами вегетативного происхождения). Обработка данных проводилась методом однофакторного дисперсионного анализа с использованием MS «Excel-7».

Результаты

Модельные трансекты в окрестностях поселка Колежма (МТ I) были заложены на берегу острова Лопский – плоское открытое побережье с прямым волновым воздействием. Поверхность осушки перекрыта слоем ила, который имеет толщину около 10 см. Ширина литоральной зоны 70 м, субстрат – маршевые примитивные слабодерновые (илистые и песчаные) почвы, с неудовлетворительным дренажем (застойное переувлажнение сохраняется в течение ряда лет), характеризующиеся низкой обеспеченностью (кислоторастворимые формы) подвижным калием (3.0±0.5), натрием (35.0±0.56), кальцием (11.3±1.8), магнием (3.3±0.5) и средним содержанием хлоридов (12.4±1.9) и сульфатов (2.7±0.4), рН водной вытяжки 6.68.

Модельные трансекты в окрестностях поселка Кереть (МТ II) были заложены во внутренней акватории губы Лебяжья на ее правом, пологом каменисто-песчаном аккумулятивном берегу с ослабленным влиянием волн, из-за наличия порога при входе в губу. Ширина литоральной зоны 15 м, субстрат – примитивные дерновые песчаные почвы и примитивные дерновые каменисто-песчаные почвы с очень слабым дренажем (застойное переувлажнение в

течение всего вегетационного периода), характеризуется достаточным содержанием калия (227.9), натрия (263.8), кальция (249.1), магния (670.4), со средней валовой обеспеченностью хлоридами (131.5) и сульфатами (657.3), pH водной вытяжки – 5.52.

Третья модельная трансекта (МТ III) была заложена также в окрестностях дер. Кереть на правом пологом берегу внутреннего меромиктического водоема с опосредованным волновым воздействием и со слабым дренажем (застойное переувлажнение сохраняется значительную часть вегетационного периода), в 100 м от порогового горла у входа в губу Лебяжья. Ширина литоральной зоны 15 м, субстрат – маршевые торфянисто-глеевые кислые солончаковые легкосуглинистые сульфидные на морских отложениях почвы с избыточным содержанием калия (валовое содержание) (774.8), натрия (1454.8), кальция (448.6), (магния 785.1) и с большой обеспеченностью хлоридами (1444.3) и сульфатами (7725.5), характеризующие высокую скорость процессов сульфатредукции, происходящих в водной среде и в почве меромиктического водоема, pH водной вытяжки – 4.24.

Plantago maritima

Общее видовое богатство изученных сообществ с доминированием *P. maritima* составляют 24 вида. Проективное покрытие видов сосудистых растений следующее: на МТ I – 25%, МТ II – 30%, МТ III – 50%). Проективное покрытие *P. maritima* в сообществах на модельных трансектах составило от 10 (на МТ III) до 20% (на МТ I). Видовое разнообразие на изученных МТ: МТ I – 18 видов, МТ II – 14 видов, МТ III – 19 видов. Только в составе сообщества МТ III отмечены такие виды как *Carex glareosa*, *C. mackenziei*, *C. salina*, *Hippuris tetraphylla*. Общими для всех пробных площадей, за исключением *P. maritima*, являются 10 видов: *Agrostis straminea*, *Alopecurus arundinacea*, *Cynoselinum tataricum*, *Festuca rubra*, *Glaux maritima*, *Juncus gerardii* ssp. *atrofuscus*, *Peucedanum palustre*, *Puccinellia maritima*, *Sonchus humilis*, *Triglochin maritima*. Наибольшее участие во всех ценозах, кроме доминирующего *P. maritima*, принимает *Juncus gerardii* ssp. *atrofuscus*, проективное покрытие которого составило 5–10%.

Пространственная структура изученных популяций *P. maritima* характеризовалась хорошо выделяемым скоплением особей в пределах супралиторали, ближе к экотонной зоне. Возрастная структура популяций характеризовалась преобладанием зрелых генеративных особей, доля особей ювенильного и имматурного возрастного состояния семенного происхождения составила не больше 5% от общей численности.

Наибольшие клоны по числу побегов (до 30–35) формировались в ценозе на МТ I, наименьшими показателями отличались клоны на МТ III, где число побегов в одном клоне было почти в 15 раз меньше. Если сравнить растения по высоте, то средние значения этого показателя у растений на МТ I и МТ II отличаются незначительно, всего на 0.4 см, а различие с растениями на МТ III составили около 4 см. Длина соцветия у растений на всех модельных трансектах составляла от 1.5 до 3.0 см, более длинные соцветия формировались у растений на МТ I. Длина соцветия у растений на всех модельных трансектах составляла от 1.5 до 3.0 см, более длинные соцветия формировались у расте-

ний на МТ I. В условиях МТ III формирование клона за счет образования партикул происходит не так активно, как на МТ I и МТ II. Это в свою очередь показывает, что наблюдается замедление вегетативного размножения, которое является основным для существования популяции этого вида в природе.

Triglochin maritima

Общее видовое богатство изученных сообществ с доминированием *T. maritima* составляют 25 видов. Проективное покрытие видов сосудистых растений следующее: на МТ I – 17%, МТ II – 38%, МТ III – 50%. Проективное покрытие *T. maritima* в сообществах на модельных трансектах составило от 5 % (на МТ III) до 15% (на МТ II). Видовое разнообразие на изученных МТ: МТ I – 11 видов, МТ II – 12 видов, МТ III – 19 видов. Общими для трех сообществ, кроме *T. maritima*, являются 3 вида: *Glauх maritima*, *Juncus gerardii* ssp. *atrofuscus* и *Plantago maritima*, большее число видов объединяет МТ I и МТ II – 6 видов: *Carex subspathacea*, *Glauх maritima*, *Juncus gerardii* ssp. *atrofuscus*, *Leymus arenarius*, *Plantago maritima*, *Tripolium vulgare*.

Популяции *T. maritima* полночленные, в онтогенетическом спектре отмечено преобладание зрелых генеративных особей, доля особей ювенильного и имматурного возрастного состояния семенного происхождения составила не больше 5% от общей численности. На МТ I особи по числу побегов значительно превышали этот показатель у особей на МТ II и МТ III. Наименьшие размеры по высоте побегов и длине соцветия имели растения на МТ III. Наименьшие размеры по высоте побегов и длине соцветия имели растения на МТ II. Высота побегов на МТ I и МТ III практически была одинаковой, но на МТ II растения отличались более длинным колосом. Для *T. maritima* более оптимальными условиями, где растения формируют наибольшие клоны с более высокими растениями, будут условия МТ I, тогда как в условиях МТ II наблюдается более медленное формирование клона, а на МТ III растения отличаются меньшими размерами.

Заключение

На западном побережье Белого моря были изучены по три популяции *Plantago maritima* и *Triglochin maritima* в разных условиях существования. Наши исследования выявили, что оптимальным своего биологического развития виды проявляют в условиях модельной территории в окрестностях поселка Колежма, где главной особенностью является ее положение на незамкнутом берегу с влиянием приливов и песчано-илистым субстратом. При изменении экотопических условий на других модельных территориях наблюдаются изменения популяционных (участие в сложении растительного покрова, размеры формирующихся клонов, число побегов в клоне) и организменных (биоморфологические показатели побегов) признаков. Установлено, что основные адаптации к существованию обусловлены различиями в структурной организации особей, сезонного и индивидуального развития растений и угасанием функций вегетативных органов в сложных условиях меромиктического водоема.

Таким образом, проведенное исследование популяций *P. maritima* и *T. maritima* на приливно-отливной зоне голарктических морей (на примере

западного побережья Белого моря) показало, что облигатные галофиты являются хорошо адаптированными и широко распространенными видами на новых территориях и в эволюционно «новых» для них условиях обитания.

Список литературы

Попов М. Г. 1963. Основы флорогенетики. – М.: 1–135.

Сергиенко Л. А. 2008. Флора и растительность побережий Российской Арктики и сопредельных территорий. – Петрозаводск: 1–225.

Толмачев А. И., Юрцев Б. А. 1970. История арктической флоры в ее связи с историей Северного ледовитого Океана. // Северный Ледовитый Океан и его побережье в кайнозое. – Л.: 87–101.

Ценопопуляции растений: учебное пособие. 1988. – М.: 1–184.

Thannheiser D. 1998. North Atlantic Coastal Vegetation. // Kelletat (ed.) German Geographical Coastal Research: 222–233.

Westhoff V., Schouten M. G. C. 1979. The diversity of European coastal ecosystems. // Ecological processes in coastal environments. R.L. Jefferies, A. J. Davy (Eds). – Oxford: 3–21.

Интернет-источники

PAF; Elven et al., 2003. Available at: <http://nhm2.uio.no/paf/>

ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ (С. F. СОССОМУХА) МИДИЙ БЕЛОГО МОРЯ

У.В. Симакова,¹ Г.А. Колочкина,¹ Н.Н. Римская-Корсакова,²
С.А. Гольщев,³ Д.А. Сутормин²

¹Институт Океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

²Московский Государственный Университет им. М.Ю. Ломоносова, Россия

³Институт физико-химической биологии им. А. Н. Белозерского, Москва, Россия.

e-mail yankazeisig@gmail.com

Введение

В середине XX в. стали появляться сообщения о нахождении одноклеточных зеленых водорослей в тканях мидий (Kerswill, 1946). В 1974 г. впервые сама водоросль была идентифицирована и описана как новый вид типа Chlorophyta – *Coccomyxa parasitica* R.N. Stevenson & G.R.South, 1974 (Stevenson, South, 1974). С появлением молекулярной систематики стало понятно, что у разных видов моллюсков из различных уголков Мирового океана позеленение тканей, сопровождающееся искривлением раковины, вызывается одним и тем же организмом – *C. cf. parasitica* (Vázquez et al., 2010; Syasina et al., 2012; Zuykov et al., 2014). В 1985 г. скопления зеленых водорослей в тканях мидий *Mytilus edulis* были выявлены у мидий из Белого моря (Максимович и др., 1985). На основании морфологического анализа водоросли, выделенные из тканей мидий, были отнесены к роду *Nannochloris* sp. (Миничев и др., 1985), затем к роду *Choricystis* sp. (Chlorophyta, Coccomyxaceae) (Андреева и др., 1988). В настоящем исследовании проверяется гипотеза о принадлежности беломорской водоросли из тканей мидий к *C. cf. parasitica*.

Материалы и методы

Сбор материала проводили в июне–августе 2016 г. на Кандалакшском, Карельском и Поморском берегах Белого моря (рис. 1), а также в куту Ура губы и губы Большой Волоковой Баренцева моря на максимальном отливе. Для молекулярно-генетического анализа использовали образцы тканей инфицированных моллюсков из губы Кислая. Выделение проводили с использованием колонок в соответствии с протоколом (Ivanova et al., 2006). Для получения последовательности участка гена 18S использовали пару праймеров *Cocco18sF* (5'-СААТСТТGACACAAGGAGGT-3') и *Cocco18sR* (5'-СААТААТСТАТСССАТСА-3') (Zuykov et al., 2014). Последовательности были обработаны в программах CodoneCode Aligner (CodonCode Corporation, Dedham, Massachusetts) и Mega 6 (Tamura et al., 2013). Для анализа был использован участок гена рибосомальной ДНК 18S длиной 999 пар нуклеотидов. Для наблюдения водорослей в гемолимфе мидий использовали флуоресцентный микроскоп Leica DM2500 с набором фильтров I3 (ББС МГУ). Для приготовления полутонких и ультратонких срезов кусочки края мантии и мускула-замыкателя (2×2×3 мм) фиксировали глутаровым альдегидом (2.5% на PBS). Дофиксацию проводили тетраоксидом осмия, контрастирование – уранилацетатом. Электронно-микроскопическое исследование проводили на трансмиссионном электронном микроскопе JEM-1400 (Jeol, Япония) в Институте Белозерского МГУ.

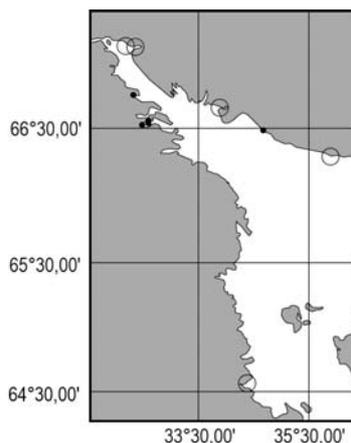


Рис. 1. Исследования распространения *Coccotuxa* sp. в 2016 г. Черные точки – *Coccotuxa* в мидиях обнаружена, окружности – не обнаружена.

Результаты и обсуждение

Из десяти обследованных в Белом море районов только в пяти были обнаружены мидии, содержащие признаки инфекции *Coccotuxa* sp (рис. 1). Инфицированные мидии не обнаружены в Онежском заливе (окрестности г. Беломорск) и в губах Баренцева моря. У Карельского берега зараженные мидии обнаружены в губе Ковда и в окрестностях губы Ругозерская. У Кандалакшского берега зараженные мидии найдены только в районе м. Малый Олений Рог у реки Оленица.

Проведенный анализ последовательности участка 18S и сравнение с опубликованными данными показали, что зеленая водоросль, инфицирующая представителей *Mytilus* spp. в Белом море (по крайней мере, в районе губы Кислая Кандалакшского залива), относится к роду *Coccotuxa* (99% сходства), а не *Chlorocystis* (сходство 95%–98%) или *Nannochloris* (сходство 96% и менее) (рис. 2). Наибольшее сходство (более 99.8%) последовательностей беломорские образцы имеют с *Coccotuxa parasitica* (Trebouxiophyceae), выделенной из *Mytilus* spp. из норвежских фьордов, а так же с образцами с Дальнего востока, выделенными из *Modiolula* spp. Столь же высокое сходство (99.8%) обнаружено с пресноводной водорослью из культуры CPCC508, отличающейся высокой толерантностью к изменению pH (3.0–9.0) (Verma et al., 2009). Чуть меньше было сходство с *Coccotuxa* sp., выделенными из лишайника *Solorina saccata* (99.2%), обнаруженными на коре хвойных (99.1%) и симбионтами культуры клеток *Ginkgo biloba* (99.3).

Визуальное обследование и светомикроскопический анализ показали, что основные очаги инфекции в теле мидии приурочены к краю мантии (внешняя складка) и синусу мускула-аддуктора, реже – самой мантии и ноге. По данным ТЭМ *Coccotuxa* sp. морфологически сходна с *C. parasitica* из разных видов моллюсков. Ее локализация в мантии и мускуле-аддукторе была преимущественно внутриклеточная (внутри гемоцитов или эпителиальных клеток наружного края мантии). В свободной форме водоросль была отмечена только в ткани наружной складки мантии в лакунах, заполненных клеточным дебрисом.

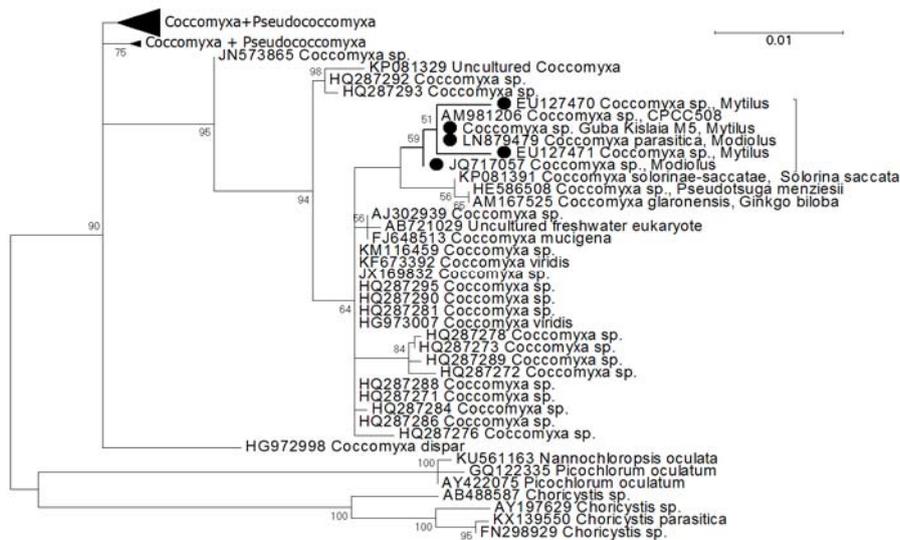


Рис. 2. Филогенетическое дерево (ML, 1000 bootstrap) полученное на основе участка 18S ДНК (999 н.п.) представителей класса Trebouxiophyceae (100% покрытие, сходство не менее 96%).

Работа поддержана программой Президиума РАН (ЗП) «Мировой Океан», электронно-микроскопическое исследование выполнено с использованием трансмиссионного электронного микроскопа JEM-1400 (Jeol, Япония), закупленного в рамках программы развития МГУ ПНР 5.13. Авторы благодарят своих коллег Н. Неретина и М. Зуйкова за помощь в подготовке материалов для данной работы.

Список литературы

- Андреева В.М., Квитко К.В., Кирсанова Ж.Г. 1988. О родовой принадлежности водоросли – симбионта мидии съедобной. // Матер. II Всесоюз. конф. «Экология, биологич. продукт. и пробл. марикультуры Баренцева моря». – Мурманск: 251–252.
- Крапивин В.А. 2012. Симбионты *Mytilus edulis* литорали и верхней сублиторали Кандалакшского и Онежского заливов Белого моря. // Паразитология. 46(3): 203–225.
- Максимович Н. В., Чемоданов А. В., Миничев Ю. С. 1985. Морфо-физиологические изменения особей *Mytilus edulis* L. в губе Чуле в связи с поселением в них зеленых водорослей. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. – Архангельск: 1–90.
- Миничев Ю.С., Квитко К.В., Герасимова З.П. и др. 1985. Микробиологический и электронно-микроскопический анализ зеленой водоросли *Nannochloris* sp., паразитирующей в беломорских мидиях. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Тез. докл. регион, конф. – Архангельск: 147–148.
- Петрова Е. А., Мигунова А. В., Полоскин А. В. и др. 2006. Некоторые данные к экологии заражения беломорских мидий *Mytilus edulis* одноклеточными зелеными водорослями *Choricystis* sp. // Вестн. СПб. ун-та. Сер. 3. Биология. 4: 91–97.
- Ivanova N.V., Dewaard J. R., Hebert P. D. N. 2006. An inexpensive, automation-friendly protocol for recovering high-quality DNA. // Molecular ecology notes. T. 6. № 4: 998–1002.

- Kerswill C.J. 1946. Green-gilled clams and other bivalves on Prince Edward Island. // *Acadian Naturalist*. 2: 102–105.
- Stevenson R.N., South G.R. 1974. *Coccomyxa parasitica* sp. nov. (Coccomyxaceae, Chlorococcales), a parasite of giant scallops in Newfoundland. // *British Phycological Journal*. 9: 319–329.
- Syasina I. G., Kukhlevsky A. D., Kovaleva A. L. et al. 2012. Phylogenetic and morphological characterization of the green alga infesting the horse mussel *Modiolus modiolus* from Vityaz Bay (Peter the Great Bay, Sea of Japan). // *Journal of invertebrate pathology*. 111 (2): 175–181.
- Tamura, K., Stecher, G., Peterson, D. et al. 2013. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. // *Molecular biology and evolution*. T. 30. № 12: 2725–2729.
- Vázquez N., Rodríguez F., Ituarte C. et al. 2010. Host–parasite relationship of the geoduck *Panopea abbreviata* and the green alga *Coccomyxa parasitica* in the Argentinean Patagonian coast. // *Journal of invertebrate pathology*. 105(3): 254–260.
- Verma V., Bhatti S., Huss V. A et al. 2009. Photosynthetic inorganic carbon acquisition in an acid-tolerant, free-living species of *Coccomyxa* (Chlorophyta). // *Journal of phycology* 45(4): 847–854.
- Zuykov M., Belzile C., Lemaire N. et al. 2014. First record of the green microalgae *Coccomyxa* sp. in blue mussel *Mytilus edulis* (L.) from the Lower St. Lawrence Estuary (Québec, Canada). // *Journal of invertebrate pathology* 120: 23–32.

**АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ ГИБРИДНОЙ ЗОНЫ МЕЖДУ
MYTILUS EDULIS И *M. TROSSULUS* В БЕЛОМ МОРЕ
НА ПРИМЕРЕ ПОСЕЛЕНИЯ ГОРЕЛОГО ПИРСА (ГУБА ЧУПА)**

М.А. Сказина,¹ А.В. Гагарина,² П.П. Стрелков¹

¹Кафедра иктиологии и гидробиологии, Биологический факультет СПбГУ, Россия

²Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

e-mail: artacama@gmail.com

Введение

В северной Европе распространены два вида мидий *Mytilus edulis* и *M. trossulus*. Там, где ареалы двух видов пересекаются, мидии вступают в интрогрессивную гибридизацию, формируются гибридные зоны. В поселениях из гибридных зон особи с родительскими генотипами сосуществуют с гибридами разных поколений и беккроссами.

Морфологически два вида мидий и их гибриды трудно различимы, поэтому классификация особей на чистопородных и гибридов производится с помощью методов популяционной генетики. Качественно описать структуру выборок из гибридных зон по единичным ядерным маркерам, тем более по гаплоидным митохондриальным маркерам, нельзя. Здесь требуется мультилокусный анализ, в идеале комбинирующий ядерные и митохондриальные маркеры. В результате интрогрессии, теоретически, может происходить «загрязнение» видовых генофондов чужеродной митохондриальной ДНК, и даже замещение митохондрий одного вида митохондриями другого. Например, в результате интрогрессии, в Балтийском море громадное большинство *M. trossulus* несут митохондрии *M. edulis* (Zbawicka et al., 2003).

У мидий два типа митохондриальных геномов – мужской (М) и женский (F), различающихся между собой на 30% (Breton et al., 2006). Дочери наследуют от матери F-геном, сыновья – М-геном от отца и F-геном от матери. Таким образом, у самок наблюдается гомоплазмия (один тип митохондриального генома – F), у самцов гетероплазмия (и F- и М-геномы) (Saavedra et al., 1997) При интрогрессивной гибридизации механизм наследования митохондрий может нарушаться (Brannock et al., 2013). В частности может происходить «маскулинизация» F-генома, при которой отдельные линии F-генома берут на себя функции мужского (Quesada et al., 2003).

Задачами данной работы было описать структуру гибридизации и митохондриальной интрогрессии у *M. edulis* и *M. trossulus* в Белом море и оценить у них согласие между митохондриальным и физиологическим полом. Поскольку гибридная зона между двумя видами в северных морях обширна и, потенциально, охватывает все побережья Скандинавии и Кольского полуострова (Vainola, Strelkov, 2011), в качестве контроля для анализа связи между митохондриальным и физиологическим выбрали популяцию *M. edulis* из озера Могильного, предположительно существующую в условиях генетической изоляции, а значит интактна для гибридизации и интрогрессии.

Материалы и методы

Мидии были собраны рядом с Горелым пирсом в губе Чупа Белого моря (объем выборки N=60, координаты 66.2699 с. ш., 33.0703 в. д.) в июне 2015

года и в оз. Могильном (N=48, 69.1911 с. ш., 34.2055 в. д.) в июле того же года. Пол моллюсков был определен гистологически. Моллюсков генотипировали по трем ядерным локусам: ME15/16 (Inoue et al., 1995), ITS и MAL-I (Rawson et al., 1996), считающимися диагностическими для различения *M. edulis* и *M. trossulus*. Особи были классифицированы на чистопородных и гибридов по вкладу генов разных видов в индивидуальные генотипы. Вклад был определен с помощью программы STRUCTURE (Pritchard et al., 2000). Согласно обычной практике (Vaha & Primmer, 2006), особей с долей генов одного из видов >90% рассматривали как чистопородных, остальных как гибридов. Митохондриальные генотипы (четыре категории, М- и F-геномы каждого из двух видов) были идентифицированы с помощью рестрикционного анализа последовательности гена 16s (Rawson et al., 1996). Для уточнения генотипов особей с аномальными рестрикционными паттернами, амплифицированные фрагменты 16s были секвенированы.

Результаты

В беломорской выборке преобладали чистопородные особи (22 *M. edulis*, 23 *M. trossulus*, 15 гибридов). Выборка из оз. Могильного была представлена только *M. edulis*.

Уровень митохондриальной интрогрессии в Белом море не высок. Среди *M. edulis*, только у двух особей идентифицированы митохондрии *M. trossulus*: F-геном у одной самки, М-геном у одного самца (подробнее об этом самце см. ниже). В свою очередь у пяти *M. trossulus* нашли М-геномы *M. edulis*.

Если рассматривать изученную беломорскую выборку в целом, то статистически значимых отклонений в соотношении полов не обнаружено (28 самок, 32 самца). То же касается и субвыборок чистопородных *M. edulis*, *M. trossulus* и гибридов. Митохондриальный пол у мидий в основном соответствовал физиологическому, за единственным исключением. У одного самца *M. edulis* не удалось идентифицировать митохондриальный М-геном. Этим митохондриальные аномалии не ограничивались. Необычный набор митохондриальных геномов обнаружен у самца *M. edulis*. У него имелось три митохондриальных генома – F-геном *M. edulis* и два М-генома от *M. edulis* и *M. trossulus*. Самка, идентифицированная как гибрид, оказалась гетероплазмичной, у нее были F-геномы и *M. edulis* и *M. trossulus*. Эти аномальные генотипы подтверждены секвенированием.

В популяции *M. edulis* оз. Могильного наблюдается высокое согласие между митохондриальным и физиологическим полом. У трех самцов, однако, не удалось амплифицировать мужской митохондриальный геном. Неожиданным результатом оказалось статистически значимое отклонение в соотношении полов (13 самок и 35 самцов, $p=0.03$, пермутационный тест Монте-Карло) в озере.

Обсуждение

Генотипическая структура изученной нами выборки согласуются с данными аллозимных исследований беломорской гибридной зоны (Vainola, Strelkov, 2011, Katolikova et al., 2016): в поселениях всегда доминируют родительские генотипы.

Если учесть, что использованный метод классификации на чистопородных и гибридов имеет погрешность (Katolikova et al., 2016), то можно только предполагать незначительную однонаправленную интрогрессию мужских митохондрий от *M. edulis* к *M. trossulus*.

Ситуация, наблюдаемая в гибридной зоне между *M. edulis* и *M. trossulus* Белом море (относительно мало гибридов, масштаб митохондриальной интрогрессии не велик), напоминает таковую в гибридных зонах между этими видами в Канаде и в Шотландии. Напротив, в Балтике в гибридной зоне доминируют гибриды, а не родители, а масштаб интрогрессии велик (Riginos, Cunningham, 2005; наши неопубликованные данные).

Самцы, у которых нам не удалось идентифицировать мужской геном (1 особь из Белого моря, 3 особи из оз. Могильного), теоретически, могут нести «маскулинизированные» женские геномы. Альтернативное объяснение: в образцах тканей этих самцов мужская митохондриальная ДНК была в низкой концентрации, недостаточной для успешной амплификации. Мы планируем в дальнейшем уточнить «митохондриальный пол» этих особей с помощью амплификации и секвенирования других фрагментов митохондриального генома. Это поможет окончательно подтвердить или опровергнуть явление «маскулинизации» F-геномов в Белом море и оз. Могильном. Важно, что само по себе наличие самцов, «лишенных» M-геномов не является атрибутом гибридных зон.

В норме соотношение полов у мидий составляет 1:1 (Максимович, 1985), что согласуется с полученными данными по беломорским мидиям. Смещение соотношения полов в пользу самцов в оз. Могильном является интересным феноменом и требует дальнейшего изучения.

Работа выполнена при поддержке РФФИ 16-04-00723-а и РЦ «Развитие молекулярных и клеточных технологий» СПбГУ.

Список литературы

- Максимович Н. В. 1985. Репродуктивный цикл *Mytilus edulis* L. в губе Чупа. // Исследование мидий Белого моря. Сб. научных трудов. Ленинград: 22–34.
- Brannock P.M., Roberts M.A., Hilbish T.J. 2013. Ubiquitous heteroplasmy in *Mytilus* spp. resulting from disruption in doubly uniparental inheritance regulation. // Marine Ecology Progress Series. Т. 480: 131–143.
- Breton S., Burger G., Stewart D.T., Blier P. U. 2006. Comparative analysis of gender-associated complete mitochondrial genomes in marine mussels (*Mytilus* spp.). // Genetics. Т. 172 (2): 1107–1119.
- Inoue K., Waite J. H., Matsuoka M., Odo S., Harayama S. 1995. Interspecific variations in adhesive protein sequences of *Mytilus edulis*, *M. galloprovincialis*, and *M. trossulus*. // The Biological bulletin. Т. 189 (3): 370–375.
- Katolikova M., Khaitov V., Väinölä R., Gantsevich M., Strelkov P. 2016. Genetic, ecological and morphological distinctness of the blue mussels *Mytilus trossulus* Gould and *M. edulis* L. in the White Sea. // PloS one. Т. 11 (4).
- Pritchard J. K., Stephens M., Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. // Genetics. Т. 155 (2): 945–959.
- Quesada H., Stuckas H., Skibinski D. O. F. 2003. Heteroplasmy suggests paternal co-transmission of multiple genomes and pervasive reversion of maternally into paternally transmitted genomes of mussel (*Mytilus*) mitochondrial DNA. // Journal of Molecular Evolution. Т. 57: 138–147.

Rawson P. D., Secor C. L. & Hilbish T. J. 1996. The effects of natural hybridization on the regulation of doubly uniparental mtDNA inheritance in blue mussels (*Mytilus* spp.). // *Genetics*. T. 144 (1): 241–248.

Riginos C., & Cunningham C. W. 2005. Invited review: local adaptation and species segregation in two mussel (*Mytilus edulis* × *Mytilus trossulus*) hybrid zones. // *Molecular ecology*. T. 14 (2): 381–400.

Saavedra C., Reyero M. I., Zouros E. 1997. Male-dependent doubly uniparental inheritance of mitochondrial DNA and female-dependent sex-ratio in the mussel *Mytilus galloprovincialis*. // *Genetics*. T. 145(4): 1073–1082.

Vähä J. P., Primmer C. R. 2006. Efficiency of model-based Bayesian methods for detecting hybrid individuals under different hybridization scenarios and with different numbers of loci. // *Molecular Ecology*. T. 15 (1): 63–72.

Väinölä R., Strelkov P. 2011. *Mytilus trossulus* in northern Europe. // *Marine Biology*. T. 158 (4): 817–833.

Zbawicka M., Skibinski D., Wenne R. 2003. Doubly uniparental transmission of mitochondrial DNA length variants in the mussel *Mytilus trossulus*. // *Marine Biology*. T. 142 (3): 455–460.

**АЭРОЗОЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
НА БЕЛОМОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ МГУ
ИМ. Н.А. ПЕРЦОВА**

Д. П. Стародымова, В. П. Шевченко

*Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН, г. Москва
d.smokie@gmail.com*

Атмосферный перенос является наиболее быстрым способом поступления загрязняющих веществ в окружающую среду и играет важную роль для удаленных районов, где влияние локальных источников загрязнения сведено к минимуму. При этом источники различных загрязняющих веществ могут располагаться на значительном (до нескольких тысяч километров) удалении от мест наблюдения (Виноградова, 1993; Лисицын, 2011). Аэрозоли оказывают существенное воздействие на климат Арктики (Curry, 1995), влияя на радиационный баланс атмосферы, на интенсивность газофазных реакций; при выпадении на поверхность снега или льда аэрозоли способны снижать альбедо поверхности. Атмосферная поставка вещества является основным механизмом загрязнения окружающей среды Арктики рядом тяжелых металлов (Pb, Cd, Hg, Sb) (Rahn, 1981; Shevchenko, 2003; Kadko et al., 2016). Одним из важных компонентов аэрозолей является сажа, которая образуется в результате неполного сгорания топлива или биомассы (Quinn et al., 2011). Сведения о количестве и составе поллютантов необходимы для дальнейших оценок распределения этих веществ по звеньям пищевых цепочек, их возможного влияния на различные природные компоненты, на флору и фауну региона (Brimblecombe, 1996).

Начиная с 2010 г., в окрестностях Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцова МГУ (ББС МГУ) ведутся аэрозольные исследования в рамках проекта «Система Белого моря» (Полькин и др., 2004; Лисицын, 2010; Система., 2012). ББС МГУ располагается в фоновом районе, не подверженном воздействию локальных источников загрязнения, отопление на станции электрическое, а расстояние до ближайшего города (Кандалакши) 75 км, однако значительное влияние на его окружающую среду оказывает промышленность Кольского полуострова. Для оценки поступления поллютантов на акваторию Белого моря в окрестностях ББС МГУ ведется практически круглогодичный отбор проб приземного аэрозоля с помощью пробоотборника большого объема UAS-310. Пробоотборник прокачивает воздух со скоростью 270 л/мин через фильтр. Прибор оборудован импактором, который отсекает частицы размером более 2.5 мкм, таким образом на фильтры поступают частицы PM_{2.5}. Из-за низкой концентрации аэрозолей в приземной атмосфере длительность отбора одной пробы составляет порядка недели. На зиму работа прибора приостанавливается. Для оценки вклада различных источников в формирование состава аэрозолей был проведен анализ обратных траекторий движения воздушных масс к точке наблюдений с помощью программы HYSPLIT (Stein et al., 2015).

В 2010–2012 гг. проводилось измерение концентраций органического и элементного углерода в приземном аэрозоле ББС МГУ (Шевченко и др., 2015). Элементный углерод является основным компонентом сажи (Quinn et

al., 2011). Исследования выявили сезонные закономерности распределения концентраций органического и элементного углерода. Для органического углерода сезонные различия являются более контрастными: в летний период содержание органического углерода в аэрозолях воздуха существенно выше, чем осенью и весной. Концентрация элементного углерода имеет менее выраженные сезонные различия, но сильно меняется от года к году. Анализ обратных траекторий позволил выявить 2 мощных источника элементного углерода: сжигание попутного газа на нефтяных полях Северного и Норвежского полей, а также лесные пожары на европейской территории России. Оба эти факторы оказывают спорадическое воздействие на концентрацию элементного углерода в воздухе. Приход воздушных масс со стороны областей, где действовали пожары, вызывал также увеличение концентрации органического углерода. Влияние лесных пожаров было максимальным летом 2010 г., летом 2011 г. интенсивность лесных пожаров на европейской территории России снизилась, а летом 2012 г. этого воздействия не наблюдалось. Повторяемость прохода воздушных масс через области сжигания попутного газа также была наиболее высокой летом 2010 г. и минимальной летом 2012 г. Совокупность этих факторов привела к тому, что летом 2010 г. были получены максимальные концентрации элементного углерода в воздухе, а средняя их величина составила 157 нг/м³, летом 2012 г. средняя концентрация элементного углерода составила 70 нг/м³, что близко к значениям, измеренных в фоновых арктических районах (Quinn et al., 2011).

В 2013–2014 гг. проводились исследования концентрации микроэлементов в аэрозолях (Стародымова и др., 2016). Распределение концентраций элементов в течение нескольких сезонов показало, что наиболее сильные сезонные различия получены для стронция, галлия, лантана и неодима, т.е. для элементов, основным источником которых является литогенная пыль, содержание которой выше в бесснежные периоды. Концентрации многих элементов зависят от направления поступления воздушных масс. Анализ обратных траекторий показал, что поступление воздушных масс со стороны центров металлургической промышленности, расположенных в Мурманской области в г. Мончегорск и пгт. Никель, вызывает увеличение концентраций ванадия, никеля, меди, кадмия в приземном аэрозоле. Поступление таких элементов как свинец, сурьма, висмут не могут быть объяснены воздействием какого-либо точечного источника, однако отмечено, что при возрастании повторяемости воздушных масс, приходящих с запада и юго-запада, концентрации этих элементов, а также кадмия в аэрозолях повышаются. Таким образом, свинец, сурьма, висмут поступают за счет дальнего атмосферного переноса от удаленных промышленных источников, расположенных в основном в Европе. Основным источником ванадия, меди и никеля является промышленность Кольского полуострова, а кадмий поступает от обоих этих источников.

Исследования приземного аэрозоля в районе ББС МГУ показали, что по концентрации сажи этот район соответствует фоновым районам, однако под влиянием лесных пожаров или при возрастании повторяемости прихода воздушных масс со стороны нефтяных полей средняя концентрация элементного углерода может возрасти более чем в два раза. Влияние региональных источ-

ников антропогенных выбросов выражено для поступления ванадия, никеля, меди и кадмия. Для свинца, сурьмы и висмута основными источниками поступления являются страны Европы.

Авторы выражают признательность В.П. Сивонен и В.В. Сивонену за отбор проб аэрозолей, А.Б. Цетлину за содействие в организации работ, С.А. Поповой и В.И. Макарову за проведенные анализы, А.А. Виноградовой и Е.В. Захаровой за помощь в расчетах и интерпретации результатов, академику А.П. Лисицыну за ценные советы. Обобщение результатов по теме доклада выполнено при финансовой поддержке РНФ (грант № 14-27-00114-П)

Список литературы

Виноградова А.А. 1993. Микроэлементы в составе арктического аэрозоля (обзор). // Известия АН. Физика атмосферы и океана. Т. 29. № 4: 437–456.

Лисицын А.П. 2011. Аридная седиментация в океане. Рассеянное осадочное вещество атмосферы. // Геология и геофизика. Т. 52. № 10: 1398–1439.

Лисицын А. П. 2010. Процессы в водосборе Белого моря: подготовка, транспортировка и отложение осадочного материала, потоки вещества, концепция «живого водосбора». // Лисицын А. П. (ред.). Система Белого моря. Т. I. Природная среда водосбора Белого моря. – М.: 353–445.

Полькин В.В., Голобокова Л.П., Козлов В.С., Коробов В.Б., Лисицын А.П., Панченко М.В., Пескова М.А., Ходжер Т.В., Шевченко В.П. 2004. Оценка связи микрофизического и химического состава для приводного аэрозоля Белого моря. // Оптика атмосферы и океана. Т. 17. № 5–6. С. 377–385.

Система Белого моря. Т. II. 2012. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера. (А.П. Лисицын, ред.). – М.: 1–784 с.

Стародымова Д.П., Шевченко В.П., Сивонен В.П., Сивонен В.В. 2016. Вещественный и элементный состав приземного аэрозоля северо-западного побережья Кандакшского залива Белого моря. // Оптика атмосферы и океана. Т. 29. № 6: 488–492.

Шевченко В.П., Стародымова Д.П., Виноградова А.А., Лисицын А.П., Макаров В.И., Попова С.А., Сивонен В.В., Сивонен В.П. 2015. Элементный и органический углерод в атмосферном аэрозоле над северо-западным побережьем Кандакшского залива Белого моря. // Доклады Академии наук. Т. 461. № 1: 70–74.

Brimblecombe P. 1996. Air Composition and Chemistry. – Cambridge: 1–253.

Curry J.A. 1995. Interactions among aerosols, clouds and climate of the Arctic Ocean // Science of Total Environment. V. 160: 777–791.

Kadko D., Galfond B., Landing W.M., Shelley R.U. 2016. Determining the pathways, fate and flux of atmospherically derived trace elements in the Arctic ocean/ice system. // Marine Chemistry. V. 182: 38–50.

Quinn P.K., Stohl A., Arneth A., Berntsen T., Burkhardt J.F., Christensen J., Flanner M., Kupiainen K., Lihavainen H., Shepherd M., Shevchenko V., Skov H., Vestreng V. 2011. The Impact of Black Carbon on Arctic Climate. Oslo: Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP): 1–72 p.

Rahn K.A. 1981. Relative importances of North America and Eurasia as sources of Arctic aerosol // Atmospheric Environment. V. 15. № 8: 1447–1455.

Shevchenko V. 2003. The influence of aerosols on the oceanic sedimentation and environmental conditions in the Arctic. // Berichte zur Polar- und Meeresforschung. №. 464: 1–149.

Stein A.F., Draxler R.R., Rolph G.D., Stunder B.J.B., Cohen M.D., Ngan F. 2015. NOAA's HYSPLIT atmospheric transport and dispersion modeling system. // Bull. Amer. Meteor. Soc. Vol. 96: 2059–2077. <http://dx.doi.org/10.1175/BAMS-D-14-00110.1>.

**ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ КОНЦЕНТРАЦИЙ ИОНОВ НИКЕЛЯ
НА НЕКОТОРЫЕ КОМПОНЕНТЫ
АНТИОКСИДАНТНОЙ СИСТЕМЫ МИДИЙ**

***И.В. Суховская,¹ Л.П. Смирнов,¹ С.А. Бобров,²
А.А. Кочнева,² Е.В. Борвинская,¹ И.Н. Бахмет¹***

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия

² ФГБОУ В Петрозаводский государственный университет, Россия
e-mail: sukhovskaya@inbox.ru

Введение

Водные экосистемы, любого типа подвержены антропогенному давлению. Металлы входят в число основных токсикантов, попадающих в эти экосистемы в результате деятельности человека, оказывают негативное воздействие, стимулируя высокий уровень окислительного стресса (Corticeiro et al., 2006). Превышение физиологических концентраций активной формы кислорода может вызывать мутации ДНК, повреждать структуру белков и липидную компоненту клеточных мембран (Valko et al., 2006). Клетки обладают различными системами, которые защищают их от токсических воздействий активной формы кислорода. В состав этих систем входят, как низкомолекулярные антиоксиданты (глутатион, аскорбиновая кислота, токоферол и др.), так и макромолекулы – антиоксидантные ферменты (CAT, GPx, GST, SOD и др.) (Jiang et al., 2014). Компоненты антиоксидантной системы играют важную роль в элиминации повышенных концентраций активной формы кислорода и одними из первых реагируют на воздействие ксенобиотиков, участвуя в блокировке токсического эффекта до того, как степень повреждения организма станет необратимой (Macías-Mayorga, 2015).

Известно, что глутатион играет уникальную роль в формировании резистентности организма к самым различным химическим и физическим воздействиям через взаимодействие с электрофильными веществами. Показано, что уровни восстановленного глутатиона у мидий могут варьировать в зависимости от концентраций загрязняющих веществ (Ribera et al., 1991). Основная функция глутатион S-трансферазы заключается в обезвреживании всевозможных токсичных электрофильных соединений, в том числе образующихся в ходе окислительного стресса (Кулинский, 1999). Благодаря каталитической активности глутатион S-трансфераз токсические соединения связываются с молекулой глутатиона и переводятся в водорастворимую форму, что значительно облегчает их выведение из организма (Habig et al., 1974). Каталаза снижает содержание перекиси водорода, образующейся в ходе окислительного стресса.

Наиболее часто для оценки уровней загрязнения водной экосистемы в качестве тест-объектов используются двустворчатые моллюски из-за их способности к фильтрации и биоаккумуляции, а также из-за малоподвижного образа жизни.

Материалы и методы

На базе ББС ЗИН «Картеш» в октябре 2015 г. был поставлен и проведен аквариальный эксперимент по влиянию ионов никеля на двустворчатых моллюсков. Объектом исследования служила мидия съедобная *Mytilus edulis* L. Предварительно адаптированных в течение двух недель моллюсков содержали в аквариумах с различной концентрацией ионов Ni^{+2} (0; 15; 100; 500 мкг/л). Через 1, 3 и 10 суток был собран биологический материал.

Биохимические исследования проводили на базе Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН. Измерения проводили на многофункциональном планшетном ридере CLARIOstar BasicUnit (производство BMG Labtech, Germany) Концентрацию восстановленного глутатиона (GSH) определяли флюориметрически с помощью о-фталиевого альдегида (Hissin, Hilf 1976) и выражали в мкг на мг растворимого белка в ткани, активность глутатион S-трансферазы (GST) и каталазы (CAT) – спектрофотометрически (Habig et al., 1974). Относительную активность ферментов выражали в количестве μ M продукта реакции образовавшихся за минуту в пересчете на мг белка в ткани. Концентрацию растворимого белка определяли спектрофотометрически по поглощению пептидной связи при длине волны 220 нм (Суховская и др., 2010). Математическую обработку результатов проводили с использованием пакета программ Excel и Past 3. Достоверными различия считались при уровне значимости $p \leq 0.05$

Результаты и обсуждение

В жабрах мидий зафиксировано статистически значимое ($p=0.04$) повышение уровня восстановленного глутатиона через 72 ч после начала эксперимента при максимальной концентрации никеля 500 мкг/л. Известно, что глутатион одним из первых реагирует на попадание токсикантов в организм, и одним из главных компонентов клеточного ответа является его компенсаторное повышение в тканях (Britten, Green, 1989). Трехкратное повышение уровня GSH в жабрах при концентрации никеля 500 мкг/л можно рассматривать, как защитную реакцию организма мидий. Отметим, что при концентрации никеля 10 и 100 мкг/л при 72-часовом воздействии уровень GSH не изменяется, также как при более кратковременном влиянии этого металла.

Уровень глутатиона в гепатопанкреасе мидий был в среднем на порядок ниже, чем в жабрах. Ответная реакция в гепатопанкреасе, также как и в жабрах, отмечена через 72 ч после начала воздействия при максимальной концентрации никеля 500 мкг/л по сравнению с мидиями из аквариума с концентрацией металла 100 мкг/л. На 10 день, у мидий, подвергшихся воздействию никеля в концентрации 500 мкг/л, отмечено достоверное ($p=0.02$) понижение уровня восстановленного глутатиона по сравнению с 3-м днем эксперимента. Аналогичный эффект был зафиксирован в печени рыб (Li et al., 2010). Концентрация никеля 500 мкг/л оказывает неблагоприятное действие на организм уже через 72 ч после воздействия. Снижение уровня GSH, вероятно, свидетельствует о нарушениях в цепочке обмена метаболизма этого трипептида.

В ответ на действие ионов никеля отмечено повышение в 1.5–2 раза активности GST в жабрах моллюсков уже через сутки после начала эксперимен-

та, при этом минимальный дозоэффект отмечен при концентрации никеля 100 мкг/л ($p=0.03$); достоверных отличий по этому показателю у моллюсков из аквариумов с концентрацией никеля 0 и 10 мкг/л нет. В гепатопанкреасе достоверные различия ($p=0.03$), как и в жабрах, обнаружены через 24 часа от начала эксперимента, что согласуется с литературными данными (Ciacci et al., 2012). В отличие от жабр, отмечается снижение активности ГСТ ($p=0.027$) в этом органе у моллюсков из аквариумов с максимальной концентрацией 500 мкг/л по сравнению с животными из аквариумов с меньшей концентрацией. В последующие дни эксперимента активность ГСТ становится равной контрольным значениям. Кроме того, общий уровень активности ГСТ в жабрах в 5 раз выше, чем в гепатопанкреасе мидий, что также находит подтверждение в литературе (Einsporn et al., 2008).

Увеличение активности каталазы в жабрах в 2.5 раза отмечается только на 10 день эксперимента во всех аквариумах (с концентрацией никеля от 10 до 500 мкг/л) по сравнению в контрольным, тогда как в гепатопанкреасе активность фермента остается неизменной на протяжении всего эксперимента. Полученные результаты, вероятно, свидетельствуют о более низкой чувствительности каталазы, по сравнению с ГСШ и ГСТ, так как реакция на токсическое воздействие Ni выявляется в жабрах лишь при пролонгированном воздействии или при воздействии высоких концентраций.

Работа выполнялась в рамках бюджетной темы № 0221-2014-0033 и РФФИ №17-04-01431_a

Список литературы

Кулинский В.И. 1999. Обезвреживание ксенобиотиков. // Соросовский образовательный журнал. № 1: 8–12.

Суховская И.В., Борвинская Е.В., Смирнов Л.П., Немова Н.Н. 2010. Сравнительный анализ методов определения концентрации белка – спектрофотометрии в диапазоне 200–220 нм и по Бредфорд. // Труды КарНЦ РАН. Сер. Экспериментальная биология. № 2: 68–71.

Britten R.A., Green J.A. 1989. Changes in glutathione metabolism following exposure to alkylating agents in human ovarian tumour bopsies. // Brit. J. Cancer. V. 60, № 3: 64.

Ciacci C., Barmo C, Gallo G, Maisano M, Cappello T, D'Agata A, Leonzio C, Mauceri A, Fasulo S, Canesi L. 2012. Effects of sublethal, environmentally relevant concentrations of hexavalent chromium in the gills of *Mytilus galloprovincialis*. Aquat Toxicol. Sep 15, 120–121: 109–18.

Corticeiro S.C., Lima A.I.G., Figueira E.M.d.A.P., 2006. The importance of glutathione in oxidative status of *Rhizobium leguminosarum* biovar *viciae* under Cd. // Enzyme Microb. Technol. V. 40: 132–137.

Einsporn S., Bressling J., Koehler A. 2009. Cellular localization of lead using an antibody-based detection system and enzyme activity changes in the gills and digestive gland of the blue mussel *Mytilus edulis*. // Environ Toxicol Chem. V. 28 (2): 402–408.

Habig W.H., Pabst M.J., Jakoby W.B. 1974. Glutathione S-Transferases. The first enzymatic step in mercapturic acid formation. // J. of Biol. Chem. V. 249, № 22: 7130–7139.

Hissin P.J., Hilf R. 1976. A fluorometric method for determination of oxidized and reduced glutathione in tissues. // Analytical Biochemistry. V. 74. Issue. 1: 214–226.

Jiang W.D., Liu Y., Hu K., Jiang J., Li S.H., Feng L. et al. 2014. Copper exposure induces oxidative injury, disturbs the antioxidant system and changes the Nrf2/ARE (CuZnSOD) signaling in the fish brain: protective effects of myo-inositol. // Aquat. Toxicol., V. 155: 301–313.

Li L., Xie P., Guo L. 2010. Antioxidant response in liver of the phytoplanktivorous big-head carp (*Aristichthys nobilis*) intraperitoneally-injected with extracted microcystins. // *Fish Physiol Biochem.* V. 36: 165–172.

Macías-Mayorga D., Laiz I., Moreno-Garrido I., Blasco J. 2015. Is oxidative stress related to cadmium accumulation in the Mollusc *Crassostrea angulata*? // *Aquat Toxicol.* V. 161: 231–241.

Ribera D., Narbonne J.F., Michel X., Livingstone D.R., O'Hara S. Responses of antioxidant and lipid peroxidation in mussels to oxidative damage // *Comp. Biochem. Physiol.* 1991. V. 100: 177–181.

Valko M., Rhodes C.J., Moncol J., Izakovic M., Mazur M. 2006. Free radicals, metals and antioxidants in oxidative stress-induced. // *Chem. Biol. Interact.* V. 160: 1–40.

ОЦЕНКА ПРОДУКЦИОННЫХ ВОЗМОЖНОСТЕЙ ПЕЛАГИАЛИ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ

В.А. Трошков, С.Б. Фролов, И.Ю. Македонская

*Северный филиал ФГБНУ «Полярный научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича», Архангельск, Россия
e-mail: victor@sevpinro.ru*

Введение

Данная статья является продолжением намеченного цикла работ, посвященных описанию продукционных процессов в отдельных районах Белого моря (Трошков и др., 2005, 2013). В дальнейшем планируется оценка продукционных возможностей и других районов моря (Бассейна, Горла, Мезенского залива и Воронки).

Материал и методика

В работе использованы материалы комплексных экспедиций в 2001–2005 гг. осуществленных в Северном филиале ПИНРО.

Биомасса фитопланктона рассчитывалась по концентрации хлорофилла «а». Для вычисления биомассы фитопланктона пользовались следующими соотношениями: хлорофилл «а» в среднем составляет 2.5% от сухого органического вещества; сухое органическое вещество составляет примерно 0.1 сырой массы водорослей: $C_{\text{о.в.}} = (C_{\text{хл. «а»}} \cdot 100) : 2.5$ и биомасса = $c_{\text{о.в.}} \cdot 10$ (мкг/л), где с.о.в. – сухое органическое вещество (мкг/л). При переходе от концентрации хлорофилла «а» к биомассе, выраженной в единицах углерода, использовался перерасчетный коэффициент 15: $V_c = 15C_{\text{хл. «а»}}$. Первичная продукция в м³ рассчитывалась для поверхностного горизонта для каждой пробы с использованием *P/V*-коэффициента. Расчет годовой продукции исследованных акваторий проводился с учетом геоморфологических характеристик заливов и средних сроков вегетации фитопланктона.

Зоопланктон отбирался по всем стандартным горизонтам и обрабатывался в счетной камере Богорова. Затем по принятым весам, рассчитывали его биомассу. Продукцию зоопланктона рассчитывали используя уравнения приближенной оценки (Алимов, 1989)

Расчет запасов сельди выполнялся методом ВРА, с учетом коэффициентов промысловой и естественной смертности. Численность рекрутов определялась по уравнениям регрессии.

Результаты и обсуждение

Первичная продукция

Как уже отмечалось в предыдущих наших работах (Трошков, Фролов, 2005; Трошков и др., 2013), расчеты годовой первичной продукции фитопланктона неоднократно производились, как для всего Белого моря, так и для отдельных его районов (Федоров, Семин, 1970; Федоров, Бобров, 1977; Бобров, 1982; Бобров и др., 1995; Бергер, 2007).

В целом, согласно принятой классификации (Кобленц-Мишке, Ведерников, 1977), по первичной продуктивности Кандалакшский залив, как и все Белое море, можно отнести к мезотрофному типу.

Продолжительность вегетационного сезона была принята равной 180 сут, что соответствует той величине, которую использовали для расчетов годовой продукции и другие авторы (Белое море, 1995).

В таблицах 1 и 2 приведены значения первичной продукции фитопланктона Кандалакшского залива в 2001–2005 гг.

Принимая за среднесуточное значение величину первичной продукции в 240.6 мг. С/м²сут, получаем годовую продукцию Кандалакшского залива, равной 300 тыс. т С.

Таблица 1.
Биомасса и первичная продукция фитопланктона поверхностного слоя Кандалакшского залива Белого моря в 2001–2005 гг.

Год	Биомасса, мг/м ³				Первичная продукция, мг С/(м ² ·ч)			
	Весна	Лето	Осень	Среднее за год	Весна	Лето	Осень	Среднее за год
2001	520	283	99	301	15.72	12.38	8.19	12.09
2002	429	395	48	291	14.89	15.38	4.89	11.72
2003	256	288	108	217	8.70	12.53	8.74	9.99
2004	–	246	95	171	–	10.98	7.91	9.45
2005	374	136	–	255	11.87	4.21	–	8.04
Среднее	395	270	88	247	12.79	11.10	7.43	10.37

Таблица 2
Первичная продукция фитопланктона поверхностного слоя вод Кандалакшского залива Белого моря (2001–2005 гг.)

Первичная продукция	Весна	Лето	Осень	Среднее
мг С/(м ² ·ч)	12.8	11.1	7.4	10.4
мг С/(м ² ·сут.)	307.2	266.4	178.4	240.6

Продукция зоопланктона

Для расчета биомассы и продукции зоопланктона были использованы материалы, полученные в рейсах СевПИПРО в 2001–2005 гг. Рейсы выполнялись трижды в году во все сезоны по единой сетке станций.

Для количественной оценки зоопланктона нами было использовано понятие «запас». Под ним мы понимаем общую биомассу зоопланктона на всей площади исследуемой акватории в определенный промежуток времени. В таблицах 3 и 4 приведены годовые запасы зоопланктона Кандалакшского залива Белого моря в 2001–2005 гг.

Таблица 3
Запасы зоопланктона в Кандалакшском заливе Белого моря, 2001–2005 гг.

Весна		Лето		Осень	
млн т	т/км ²	млн т	т/км ²	млн т	т/км ²
0.171	24.0	0.124	17.4	0.09	12.6

Как видно из таблицы 4, наиболее обильными за исследуемый период были 2010–2012 гг. Среднегодовые запасы зоопланктона в заливе в этот период составили около 245 тыс. т сырой биомассы.

Таблица 4
Многолетняя среднегодовая динамика запасов зоопланктона в Кандалакшском заливе Белого моря.

Период	Запас	
	т/км ²	млн т
2001–2008 гг.	31	0.202
2010–2012 гг.	38	0.245
2013 г.	24	0.158
2001–2013 гг.	30	0.198

Продукция пелагических рыб

Беломорская сельдь является основным пелагическим планктоноядным видом в Белом море. Поэтому мы попытались оценить продукцию именно ее, с тем, чтобы затем через определенный коэффициент дать оценку продукции всех пелагических рыб.

Исходя из процентного соотношения возрастного состава популяции сельди Кандалакшского залива в 2001–2005 гг., и среднемноголетней численности кандалакшской сельди в этот же период, равной 106726 тыс. шт., мы рассчитали численность каждой возрастной группы в весенний и осенний периоды (табл. 5). Средние массы и прирост рыб каждой возрастной группы с весны (май) по осень (октябрь) представлены в таблице 6.

Таблица 5
Численность возрастных групп сельди Кандалакшского залива в 2001–2005 гг., тыс.шт.

Возраст, лет	0	1	2	3	4	5	6	7	8
Весенняя сельдь		54779	28027	10823	6863	3344	1808	900	182
Возраст	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+
Осенняя сельдь	32832	32867	11625	8858	5479	2121	938	449	261

Таблица 6
Средние массы и прирост (ΔW) сельди Кандалакшского залива разных возрастных групп в 2001–2005 гг., г

Возраст, лет	0	1	2	3	4	5	6	7
Весенняя сельдь		7.7	14.9	25.8	31.0	33.9	41.7	49.3
Возраст	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+
Осенняя сельдь	7.0	16.5	25.1	34.7	44.5	50.2	56.3	65.4
Возраст	0	1	2	3	4	5	6	
ΔW	7.0	8.8	10.2	8.9	13.5	16.3	14.6	16.1

Для расчета продукции использовали уравнение (Алимов, 1989):

$$P_{t, t+1} = \Delta W_{t, t+1} (N_t + N_{t+1}) / 2$$

где $P_{t, t+1}$ – продукция рыб в возрасте от t до $t+1$; $\Delta W_{t, t+1}$ – средний прирост массы одной особи за время от t до $t+1$; N_t, N_{t+1} – численность генерации сельди ко времени t и $t+1$.

Используя для расчетов данные по численности (табл. 5) и приросту (табл. 6) по каждой возрастной группе, была рассчитана продукция каждой из этих групп (табл. 7).

Таблица 7

Продукция отдельных возрастных групп
сельди Кандалакшского залива в 2001–2005 гг.

Возраст	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+
$N_t + N_{t+1} / 2$	16416	43823	19826	9841	6171	2733	1373	675
$\Delta W_{t, t+1}$	7.0	8.8	10.2	8.9	13.5	16.3	14.6	16.1
$P_{t, t+1}$	114912	385642	202225	87585	83309	44548	20046	10868
$P_{\text{общ.}}$	949135 кг = 949.1 т							

Общая продукция сельди с мая по октябрь месяцы 2001–2005 гг. составила 949.1 т, что составляет примерно 20% от общего запаса Кандалакшской сельди.

Беломорская сельдь в Кандалакшском заливе составляет по численности примерно 50% от общего числа рыб, питающихся зоопланктоном. Исходя из этого, общую продукцию планктоноядных рыб можно оценить примерно в 2000 т.

Оценивая полученные результаты, видно, что как это указывалось нами ранее и для Двинского залива (Трошков и др., 2005) налицо явное несоответствие значений продуктивности различных трофических уровней. Данный факт, если исключить ошибки в расчетах, скорее всего, объясняется не полным учетом всех трофических связей экосистемы Кандалакшского залива (в частности не учтена продукция бактериопланктона, наннопланктона; не учтена полностью роль хищного зоопланктона и т.д.).

Заключение

При анализе продуктивности пелагических организмов Кандалакшского залива, по результатам исследований 2001–2005 гг., были получены следующие результаты:

Годовая первичная продукция составила в среднем 300 тыс. т С.

Продукция зоопланктона за этот же период исследований составила за год около 200 тыс. т, или 20 т/км².

Продукция планктоноядных рыб в среднем составила 2 тыс. т.

Список литературы

- Алимов А.Ф. 1989. Введение в продукционную гидробиологию. Гидрометеиздат. – Л.: 1–152.
- Бабков А.А., Голиков А.Н. 1984. Гидробиокомплексы Белого моря. Изд. ЗИН РАН. – Л.: 1–103.
- Белое море. 1995. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб (в 2 частях).
- Бергер В.Я., Наумов А.Д., Сухотин А.А. 1995. Энергетический баланс беломорских экосистем. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. (Материалы докладов). – СПб: 13–15.
- Бергер В.Я. 2007. Продукционный потенциал Белого моря. Исследование фауны морей. Т. 60 (68). – СПб: 1–292.
- Бобров Ю.А. 1982. Первичная продукция фитопланктона Белого и прибрежной зоны Баренцева морей. // Планктон прибрежных вод Восточного Мурмана. – Апатиты. 3–24.
- Кобленц-Мишке О.И., Ведерников В.И. 1977. Первичная продукция. // Биология океана. Т. 2: 183–247.

Корсак М.Н. 1977. Первичная продукция различных районов Белого моря. // Гидробиол. журн., Т. 13, 4: 13–16.

Максимова М.П. 1991. Гидрохимия Белого моря. // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. 2. Белое море, ч. 1.: 8–193

Трошков В.А., Фролов С.Б. 2005. К оценке продукционных возможностей пелагиали Двинского залива Белого моря. // Материалы IX Международной конференции «Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря» 11–14 октября 2004 г. – Петрозаводск: 310–313.

Трошков В.А., Македонская И.Ю., Отченаш Н.Г. 2013. Сезонная и многолетняя изменчивость биопродуктивности пелагиали Онежского залива Белого моря. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. XII Международная конференция с элементами школы для молодых ученых и аспирантов. Сборник материалов – Петрозаводск: 300–303.

Федоров В. Д., Семин В.А. 1970. Связь первичной продукции с гидрохимическим режимом водоема (на примере Белого моря. // Океанология. Т. 10, вып. 2.: 506–517.

Федоров В. Д., Бобров Ю.А. 1977. Сезонные изменения некоторых показателей продуктивности фитопланктона Белого моря. // Изв. АН СССР. Сер. биол., 1: 104–112.

**БЕНТОСНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
БЕЛОМОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ ЗИН РАН**

В.В.Федяков, А.Д. Наумов

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, Россия
e-mail: slava@key.ru

Полевые работы

Бентосные исследования, в основном, литоральных мидиевых банок в 1941–1945 гг. (вероятно с целью поиска альтернативных объектов питания в военные время) экспедициями АН СССР и Наркомпищепрома под руководством З.Г. Паленичко послужили той основой, на которой впоследствии была организована Беломорская биологическая станция. Результаты работ этих экспедиций не опубликованы.

Когда в 1946 г. была создана Карело-Финская научно-исследовательская база, то в ее состав вошла лаборатория гидробиологии, продолжившая работы выше названных экспедиций. С этого момента начинаются бентосные работы на всей акватории Онежского залива. Руководила ими тоже З.Г. Паленичко. Результаты не опубликованы.

С момента преобразования К-ФНИБ в Карело-Финский филиал АН СССР лаборатория была реорганизована в Беломорскую биологическую станцию и получила свое собственное судно. С 1949 г. начинается планомерная съемка Онежского залива количественными и качественными методами. Основным исполнителем этой работы был Л.А. Кудерский. Полученные данные вошли в атлас «Материалы для основы для рыбопромысловой карты Онежского залива» и в серию статей о бентосе Онежского залива и происхождении фауны Белого моря (Кудерский, 1960а, б, 1962а, б, 1963, 1966, 1971, 2007).

С 1950 по 1964 гг. Станцией под руководством З.Г. Паленичко проводился мониторинг бентоса Онежского и Кандалакшского заливов. Работа велась качественными методами с привязкой точек по счислимым координатам. Среди исполнителей можно назвать Б.Л. Кунина и ряд других лиц. Полученный материал до сих пор почти не обработан и в значительной своей части утрачен. К настоящему времени обработаны иглокожие, моллюски, частично полихеты и ракообразные. Эти данные были использованы в ряде статей и в монографии В.В. Федякова (Федяков, 1980, 1986).

С 1965 по 1972 гг. бентосные работы на Станции не проводились.

В 1973 г. А.Д. Наумовым и Е.А. Нинбургом были проведены траловые сборы в южной части Кандалакшского залива и в нескольких губах: Сосновой, Лов, Порьей, а также в Восточной Ряжковой салме. Результаты не опубликованы.

В 1974 г. проведена количественная съемка Лов губы. Опубликована статья (Наумов, 1979).

С 1975 по 1978 гг. бентосные работы на Станции не проводились.

В 1979–1980 гг. В.Я. Бергером и В.В. Луканиным проводилось картирование мидиевых банок (Ошурков, Луканин, 1982; Луканин и др., 1983; Луканин, 1985).

С 1981 по 1989 гг. В.В. Луканиным, А.Д. Наумовым и В.В. Федяковым проводились съемки Онежского, Двинского и Мезенского заливов, а также Бассейна вдоль Терского берега и Горла. Работы планировались с целью картирования донных сообществ количественными методами. Поставленная цель не была достигнута, но получены обширные данные о вертикальном распределении бентоса в различных участках Белого моря. (Луканин, и др., 1987, 1995а, б; Наумов, 1990, 2007а).

С 1981 по 1993 гг. этими же исследователями проводился мониторинг мидиевых банок в губах Падан, Умба и Княжая. Данные вошли в серию статей (Луканин и др., 1986а, б, 1989,).

В 1985–1987 гг. В.В. Луканин и В.В. Федяков проводили мониторинг сублиторального бентоса в районе губы Падан. Результаты не опубликованы.

С 1987 по настоящее время В.В. Федяковым, А.Д. Наумовым, М.В. Фокиным, Д.А. Аристовым, К.Л. Бияговым, О.Н. Савченко и рядом других лиц ведется мониторинг литоральных сообществ вблизи ББС (Наумов, 2007б; Naumov, 2013, Vafolomeeva, Naumov, 2013).

В 1990–1992 гг. А.Д. Наумовым, В.Ю. Буряковым и В.В. Федяковым изучался аномальный выброс морских звезд в Двинском заливе. Опубликованы статья и монография (Буряков, Наумов, 1991; Наумов, 2011).

В 1994 г. А.Д. Наумовым и Г. Дойбелем выполнен разрез губы Чупы от ее кутовой части до максимальных глубин Кандалакшского залива. Материалы вошли статью диссертацию Г. Дойбеля (Deubel, 2000)

С 1994 по 2013 гг. А.Д. Наумовым, М.В. Фокиным, Д.А. Аристовым, К.Л. Бияговым и О.Н. Савченко проводилось отслеживание экологической обстановки на акватории Специализированного морского порта Витино, в том числе мониторинг литоральных сообществ в 2003–2015 гг. (Наумов и др., 2017, в печати).

В 1994 г. по оригинальной программе А.Д. Наумова проведено исследование отрицательных черт беломорской фауны (Gontar, Naumov, 1994; Наумов, 2006).

В 1995 г. А.Д. Наумовым и Р. Палерудом проводились работы в Мезенском и Двинском заливах, а также в эстуарии реки Керети. Результаты опубликованы частично (Наумов, 2006).

В 1998 г. А.Д. Наумовым и В.В. Федяковым проведены работы в глубоководных районах Бассейна (Naumov, Fedyaikov, 2000а, б).

В 2000 г. Н.В. Денисенко и С.Г. Денисенко провели съемку губы Чупы. Результаты не опубликованы.

В 2011–2017 гг. А.Д. Наумовым, Д.А. Аристовым, К.Л. Бияговым и О.Н. Савченко проводились систематические количественные исследования ковшовых губ с арктической фауной: в Бабьем море, Лов губе, Колвице и Палкиной губе (Наумов, 2016; Наумов, Мартынова, 2016; Наумов и др., 2016а, б).

С 2016 г. по настоящее время Т.А. Михайловой, А.Д. Наумовым, Д.А. Аристовым, К.Л. Бияговым и О.Н. Савченко проводится изучение взаимосвязей красных водорослей с зообентосом в губах Бабье море, Колвице и Чупе, а в 2017 также в Онежском заливе (Михайлова и др., 2017)

По материалам работ 1973–1999 гг. А.Д. Наумовым опубликована монография (Наумов, 2006).

Общее направление работ

Работы второй половины 1940-х годов были направлены на изучение кормовой базы промысловых видов рыб Онежского залива. Большого успеха в этом отношении не достигнуто, зато получены обширные данные по пространственному распределению донных сообществ. Описаны характерные сообщества и впервые высказана мысль о независимом происхождении фаун Белого и Балтийского морей.

Работы 1950-х – начала 1960-х годов имели целью изучить многолетнюю динамику сублиторальных сообществ в Кандалакшском и Онежском заливах. Идея для того времени была чрезвычайно прогрессивной, однако цель достигнута не была из-за несовершенства применявшихся методов.

Начиная с 1970-х гг. бентосные сборы по возможности сопровождались получением данных по температуре и солености, поскольку работы начинались в ковшовой губе с аномальными гидрологическими условиями. Условие это впоследствии соблюдалось не в каждой бентосной съемке, однако в текущем столетии выполняется неукоснительно. Этому способствует приобретение Станцией гидрологических зондов, дающих непрерывные профили температуры и солености, а в последние годы – также содержания в воде кислорода и хлорофилла *a*. Все это позволило надежно увязывать вертикальное и пространственное распределение бентоса с летней структурой вод.

В 1990-х–2000-х гг. на основе модели Пикколи–Сартори проведено численное исследование отрицательных черт донной беломорской фауны.

В последнее время начинают развиваться исследования ранговых распределений обилия видов в донных сообществах. По предварительным данным они описываются распределением Парето, осложненным особенностями рядов обилия, позволяющими достаточно надежно выделять структурные группы видов (доминантные, субдоминантные и другие аналогичные группировки более низкого ранга).

Большое внимание уделяется также многолетней и сезонной динамике донных сообществ в целом и отдельных входящих в них видов. Мониторинг мидиевых банок в 1980–1990-х годах позволил выявить квазициклические автоколебания обилия мидий, но в отношении других видов успеха достигнуто не было.

Вполне успешным оказался круглогодичный мониторинг литоральных сообществ вблизи ББС, продолжающийся уже 30 лет. Получены интересные и вполне надежные данные по сезонной и многолетней динамике массовых видов и сообществ в целом. Важно отметить, что для обработки полученных данных с 1990-х годов бентологами Станции впервые в России был использован сингулярный спектральный анализ, разработанный Дж. Колбруком (компонентная фильтрация по оригинальной программе В.В. Федякова и А.Д. Наумова) в 1970-х годах для обработки данных по многолетней динамике планктона и, кроме сотрудников ББС, почти не использовавшийся другими биологами.

В настоящее время накоплен достаточно большой объем материала, позволяющий для изучения структуры донных сообществ и их многолетних изменений использовать методы системного анализа. В частности, в дополне-

ние к компонентной фильтрации в обработке временных рядов интегральных характеристик донных сообществ и обилия отдельных видов используется метод динамического фазового портрета (Наумов и др., 2017).

В перспективе планируется расширить круг исследований поиском биогеографических границ Белого моря и его заливов на основе изучения фаунистических различий отдельных районов и гидрологических фронтальных зон.

Базы бентосных данных

В 1990–1993 гг. А.Д. Наумовым создана интегрированная информационная система «Бентос Белого моря» (настольное приложение). Содержит сведения приблизительно о 1500 бентосных пробах, всего около 30000 записей. Система включает интерфейс ввода данных, около десятка запросов и экспресс-анализ. В базе хранятся плотность поселения и биомасса видов.

В 1990–1994 гг. В.В. Федяковым создана база данных «Литораль» (настольное приложение). Содержит сведения приблизительно о 3000 бентосных пробах, около 50000 записей. Имеется интерфейс ввода данных. В базе хранятся плотность поселения и биомасса всех встреченных видов.

С 2013 по настоящее время А.Д. Наумовым, А.Ю. Зародовым и О.Н. Савченко разрабатывается интегрированная информационная система «Marine Benthos». Она объединяет обе названные базы данных. Предложен улучшенный интерфейс ввода, расширен круг запросов и возможности экспресс-анализа. Система позволяет работать с материалом из разных арктических морей и размерными структурами отдельных видов. Объем – сумма данных обеих упомянутых баз плюс около 27000 размерных структур ряда видов в отдельных пробах. В системе хранятся плотность поселения, биомасса и размеры собранных экземпляров. Система представляет собой Интернет-ориентированное приложение с разграничением прав доступа. Пока для широкого использования недоступна, но уже используется авторами данных.

Теоретические разработки

За последние 30 лет разработаны следующие математические методы обработки данных по донным сообществам и видовой динамике обилия видов:

разработана статистическая оценка выравненности ранговых распределений обилия видов в сообществах – индекс олигомиксности (Наумов, 1991);

В.В. Федяковым и А.Д. Наумовым создана новая версия компонентной фильтрации (сингулярного спектрального анализа) Дж. Колбрука, позволяющая выделять несколько временных переменных и автоматически исключающая белый шум (Наумов, 2006);

В.В. Федяковым и А.Д. Наумовым предложена математическая модель квазициклических автоколебаний обилия видов на основе модифицированной матрицы Лесли (Наумов, 2006);

модель расселения видов Пикколи–Сартори расширена за счет включения временной координаты, что позволяет реконструировать число видов в геологическом прошлом водоема (А.Д. Наумов, 2006);

А.Д. Наумовым предложена статистическая оценка значимости доли объясненной дисперсии для отдельных криволинейных трендов, полученных в результате сингулярного спектрального анализа (не опубликовано).

Список литературы

- Буряков В.Ю., Наумов А.Д. 1991. Антропогенная катастрофа или редкое природное явление? // Природа. № 6: 30–31.
- Кудерский Л.А. 1960а. Распространение десятиногих раков (Decapoda) в Онежском заливе Белого моря. // Зоологический журнал. Т. 39. № 2: 293–296.
- Кудерский Л.А. 1960б. О предполагаемом угнетении беспозвоночных с длительным жизненным циклом в Белом море. // Зоологический журнал. Т. 39. № 6: 826–831.
- Кудерский Л.А. 1962а. О фауне полихет Белого моря. // Зоологический журнал. Т. 41, № 4: 629–631.
- Кудерский Л.А. 1962б. Донное сообщество «*Modiolus modiolus*» Онежского залива Белого моря. // Труды Карельского филиала АН СССР. Вып. 33: 67–81.
- Кудерский Л.А. 1963. О балтийских реликтах в фауне и флоре Белого моря. // Океанология. Т. 3. вып. 2: 297–307.
- Кудерский Л.А. 1966. Донная фауна Онежского залива Белого моря. // Тр. Карельского отд. ГосНИОРХ. Т. 4. Вып. 2: 204–371.
- Кудерский Л.А. 1971. О происхождении реликтовой фауны в озерах Северо-запада европейской части СССР. // Известия ГосНИОРХ. Т. 76: 113–124.
- Кудерский Л.А. 2007. Двойственность биогеографической природы Белого моря и направления исследований его биоты. / В.Я. Бергер, А.Д. Наумов (ред.) Экологические исследования беломорских организмов. Материалы 2-ой Международной конференции 16–20 июля 2007 г. – СПб: 65–66.
- Михайлова Т.А., Наумов А.Д., Аристов Д.А. 2017. Состав и структура макрофитобентоса нижней части фотической зоны губы Колвица (Кандалакшский залив, Белое море). // Новости сист. низш. раст. Т. 51. (В печати).
- Луканин В.В. 1985. Распространение мидии *Mytilus edulis* L. в Белом море. // В.В. Луканин (ред.) Исследование мидии Белого моря – Л.: 45–58.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. 1986а. Динамика размерной структуры поселения беломорских мидий (*Mytilus edulis* L.). // Докл. Акад. наук СССР. Т. 287, № 5: 1274–1277.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. 1986б. Цикличность развития поселений *Mytilus edulis* (L.) в Белом море. // В.В. Федяков, В.В. Луканин (ред.) Экологические исследования донных организмов Белого моря. – Л.: 50–63.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. 1987. Обоснование выбора мест для организации промысла и марикультуры съедобной мидии на Белом море. // Биология моря. № 3: 22–29.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. 1989. Многолетние структурные и функциональные изменения одного из эстуарных поселений мидии в Белом море. // Журн. общ. биол. Т. 50, № 3: 366–371.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. 1995а. Особенности распределения бентоса в Двинском заливе. // В.Я. Бергер (ред.) Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. – СПб: 232–236.
- Луканин В.В., Наумов А.Д., Федяков В.В. 1995б. Особенности распределения бентоса в Мезенском заливе. // В.Я. Бергер (ред.) Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Ч. 1. – СПб: 239–242.
- Наумов А.Д. 1979. Донная фауна губы Лов (Белое море, Кандалакшский залив) и ее особенности. // Экология донного населения шельфовой зоны. – М: 128–133.
- Наумов А.Д. 1990. Обрастание раковин мидий на Белом море. // Вид в ареале. Биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. – Минск: 184–188.
- Наумов А.Д. 1991. К вопросу об изучении биоценозов макробентоса Белого моря. // Наумов А.Д., Федяков В.В. (ред.). Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 233. Бентос Белого моря. Популяции, биоценозы, фауна. – Л.: 127–147.

- Наумов А.Д. 2006. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа. // Исследования фауны морей. Т. 59 (67). – СПб: 1–367.
- Наумов А.Д. 2007а. Биогеографическая зональность бентали Белого моря. // Д.И. Иванов (ред.) Исследования по ихтиологии и смежным дисциплинам на внутренних водоемах в начале XXI века (к 80-летию профессора Л.А. Кудерского. Сборник научных трудов. Вып. 337. – СПб.–М.: 580–590.
- Наумов А.Д. 2007б. Многолетние исследования литорального бентоса Белого моря в губе Чупа (Кандалакшский залив): сезонная и многолетняя динамика биомассы взморника *Zostera marina*. // Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей Северо-европейского бассейна. Вып. 2. – Апатиты: 493–502.
- Наумов А. Д. 2011. Аномальный выброс морских звезд в Двинском заливе весной 1990 г. (По документам из архива Беломорской Биологической станции). – СПб: 1–414.
- Наумов А.Д. 2016. Предварительные соображения о темпах водообмена Бабьего моря. // Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны. Геология, гидрология, биота: изменения на фоне трансгрессии берегов. Тр. Беломорской биостанции МГУ. Т. 12. М.: 67–73.
- Наумов А.Д., Мартынова Д.М. 2016. Летняя структура вод Бабьего моря и возможные пути ее формирования. // Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота — изменения на фоне трансгрессии берегов. Труды беломорской биостанции МГУ, Т. 12. // М.: 55–67.
- Наумов А.Д., Мокиевский В.О., Чава В.А. 2016а. Приливы в Ругозерской губе и сопредельных акваториях (Белое море, Кандалакшский залив). // Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны. Геология, гидрология, биота: изменения на фоне трансгрессии берегов. Тр. Беломорской биостанции МГУ. Т.12. М.: 74–90.
- Наумов А.Д., Мокиевский В.О., Исаченко А.И., Савченко О.Н., Биягов К.Л., Аристов Д.А. 2016б. Сублиторальные сообщества макробентоса Бабьего моря // Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны. Геология, гидрология, биота: изменения на фоне трансгрессии берегов. Тр. Беломорской биостанции МГУ. Т.12. М.: 121–143.
- Наумов А.Д., Савченко О.Н., Аристов Д.А., Биягов К.Л. 2017. Десятилетие наблюдений над литоральным бентосом на акватории морского специализированного порта Витино (северная часть Кандалакшского залива, Белое море): методологические подходы. // Зоол. журн. № 12 (в печати).
- Ошурков В.В., Луканин В.В. 1982. Сублиторальные поселения мидии в Кандалакшском заливе Белого моря. // Вестн. ЛГУ сер. биол. № 15: 10–11.
- Федяков В.В. 1980. Некоторые особенности распределения двустворчатых моллюсков Белого моря. // Биология моря. № 5: 15–19.
- Федяков В.В. 1986. Закономерности распределения моллюсков Белого моря. – Л.: 1–127.
- Deubel H. 2000. On the macro-invertebrate sublittoral bottom fauna in the White Sea – with comments on its zoogeography. // Berichte zur Polarforschung. Bd. 359: 42–53.
- Gontar V.I., Naumov A.D. 1994. The spreading of benthic animals of the shelf of the Northern seas of Eurasia. / Matteucci et al. (eds.) Studies on ecology and paleontology of benthic communities. // Boll. Soc. Paleont. Ital., spec. Vol. 2: 153–156.
- Naumov A.D., Fedyakov V.V. 2000a. New results on the macrobenthos of the White Sea Basin. Part 1. Macrobenthos of the White Sea beep Basin. // Berichte zur Polarforschung. Bd. 359: 54–71.
- Naumov A.D., Fedyakov V.V. 2000b. New results on the macrobenthos of the White Sea Basin. Part 2. Small benthic organisms and juveniles of macrobenthic species in the White Sea deep-water assemblage. // Berichte zur Polarforschung. Bd. 359: 72–95.

Naumov A.D. 2013. Long-term fluctuations of soft-bottom intertidal community structure affected by ice cover at two small sea bights in the Chupa Inlet (Kandalaksha Bay) of the White Sea. *Hydrobiologia*, 706: 159–173.

Varfolomeeva M, Naumov A. 2013. Long-term temporal and spatial variation of macrobenthos in the intertidal soft-bottom flats of two small bights (Chupa Inlet, Kandalaksha Bay, White Sea). *Hydrobiologia*, 706: 175–189.

**РЕЗУЛЬТАТЫ КОМПЛЕКСНЫХ СИСТЕМНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ
БЕЛОГО МОРЯ И ЕГО ВОДОСБОРА:
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ И МОДЕЛИРОВАНИЕ;
СОСТОЯНИЕ, ПРОБЛЕМЫ, ПЕРСПЕКТИВЫ.**

Н.Н. Филатов

*Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН
e-mail: nfilatov@rambler.ru*

Исследования Белого моря и его водосбора Институтом водных проблем Севера КарНЦ РАН последние три десятилетия проводились по нескольким государственным программам, ФЦП «Мировой океан», проектам «Белое море как система» и РФФИ, проекту РАН «Арктика», хоздоговорной тематике с СевПинро, и нескольким международным проектам и программам, таким как ИНКО-Коперникус и INTAS.

До 1998 г. ИВПС участвовал в выполнении разделов проекта «Белое море», включенного в число важнейших программ ГКНТ СССР, в основе методологии этой программы был положен экосистемный подход (рук. О.А. Скарлато, а затем А.Ф. Алимов). Этот период А.П. Алексеев охарактеризовал как время «наиболее четкой постановки межведомственной научно-прикладной программы, направленной на повышение промыслового потенциала моря и, как следствие, благосостояние поморского населения». Координация работ осуществлялась Межведомственной ихтиологической комиссией. Но неожиданно в 1998 г. исследования по этому проекту были прекращены и «с прекращением этих работ началось распыление сил и средств в изучении Белого моря. Именно комплексные проекты по нашим морям в наибольшей степени отвечают концептуальной основе Морской доктрины России» (Алимов, Алексеев, 2010).

С 1999 г. ИВПС вместе с ММБИ, НИЦЭБ РАН и Ннасен-Центром начали комплексные системные исследования моря и водосбора по международным проектам ИНКО-Коперникус и INTAS по изучению эколого-социально-экономических проблем Белого моря и водосбора, которые завершились созданием ГИС с этим же названием и монографией, вышедшей в издательстве Springer-Praxis (Filatov et al., 2005). С начала 2000-х годов ИВПС выполнял работы по программе ФЦП «Мировой океан» по изучению изменения экосистем Белого моря под влиянием климата и антропогенных факторов (координатор ММБИ). Для диагноза и прогноза динамики экосистем Белого моря, социально-экономического развития региона использованы как результаты анализа имеющихся данных, так и математические модели. Как показали работы по программе ФЦП «Мировой океан», основные проблемы связаны с пониманием функционирования экосистемы моря и ее изменений, обусловленных недостатком знания особенностей продуктивности моря и ее изменений в зависимости от комплекса условий, и отсутствием соответствующих моделей. Были выполнены обобщающие работы с использованием данных как длительных измерений на станциях Росгидромета, специальных станциях и полигонах и опубликованы в монографии (Белое море и водосбор..., 2007).

В 2004–2010 гг. ИВПС вместе с институтом океанологии РАН участвовал в разработке системы оперативного мониторинга (СОМ) гидрофизических полей Белого моря (рук. Е.В. Семенов). Полученные результаты по разработке СОМ были востребованы в оперативной работе Росгидромета, ВМФ и могут быть также полезны для водного транспорта, рыболовного флота, а также при решении ряда задач чрезвычайных ситуаций (Волженский и др. 2009).

Совместно с рядом организаций по проектам указанным выше вместе с коллегами из Международного Нансеновского центра, ААНИИ, СПб ГОИН В.А. Нееловым, О.П. Савчуком разработаны и внедрены модели эвтрофирования моря (см. Белое море и водосбор, 2007). В моделях учтены сценарии изменений климата, социально-экономического развития региона, разнообразных антропогенных воздействий, на базе собранной информации и создаваемых геоинформационных систем. В рамках исследуемой модели установлено, что, прогнозируемые на ближайшие десять лет изменения концентрации биогенных элементов в речном стоке не приводит к существенным изменениям экосистемы Белого моря. А уменьшение речного стока на 20% при увеличении среднегодовой температуры на 2° градуса через несколько десятков лет может привести к уменьшению средней толщины льда зимой на 10 см. Институтом водных проблем Севера КарНЦ РАН разработана, а в 2010 г. зарегистрирована электронная база данных «Белое море и его водосбор» № 2010620435.

Новый этап освоения ресурсов, как самого моря, так и его водосбора требует разработки научных основ рационального использования и охраны моря. Однако в последние годы существенно ухудшилась координация работ, снизился объем экспериментальных исследований, отсутствуют государственные программы исследования ресурсов моря, необходимых для населения в новых условиях международных санкций. Исследования последних лет хотя и выполняются значительным количеством, но проводятся они, как правило, не синхронно и не являются комплексными. Многие данные не доступны для широкого круга пользователей, нет единого банка данных.

Многолетние комплексные исследования заливов, эстуариев Белого моря проводились ИВПС, ИВП и ИО РАН по грантам РФФИ под руководством Ю.С. Долотова (2000–2010 гг.). Было показано, что состояние водной среды, уровень загрязнения вод литорали, эстуариев, Белого моря не могло негативно отразиться на условиях развития биоресурсов. Выполненные комплексные исследования показали, что не отмечается серьезных изменений химического состава, гидрологического режима, биоты исследованных эстуариев Карельского побережья Белого моря. Институт водных проблем Севера активно участвовал в реализации проекта РАН «Белое море как система», который выполнялся под руководством академика А.П. Лисицына.

Поскольку интересы России в Арктике, как и арктические проблемы, носят комплексный характер, и их решение требует значительных материальных ресурсов, целесообразно объединить средства и возможности организаций РФ для выполнения необходимых системных исследований на примере относительно небольшого, хорошо изученного региона Севера – Беломорья

(Филатов и др. 2011). Это достижимо только с использованием программно-целевых методов. Важнейшая задача – создание комплексного полигона (станции) на Белом море, где можно выполнять полноценные междисциплинарные исследования, с привлечением необходимых средств и возможностей заинтересованных организаций, таких как РАН, Росгидромет, Минтранс, МЧС, Минобороны и др. Требуется совершенствование систем раннего обнаружения и прогнозирования опасных и чрезвычайных ситуаций, способных привести к значительным негативным социально-экономическим и экологическим последствиям на водосборе и море. В работе (Филатов и др., 2011) Показано, что Белое море может быть своеобразным полигоном для отработки решений разнообразных фундаментальных и прикладных проблем, задач обороны, транспорта, энергетики, социально-экономического развития Севера, освоения ресурсов Арктики.

До сих пор для моря и водосбора нет современных обобщающих данных в виде комплексных атласов, ГИС, необходимых для проектирования, принятия управленческих решений. Поэтому в ИВПС была поставлена задача создания комплексного электронного Атласа Белого моря и водосбора, первая версия которого будет в конце 2017 г.). Атлас и БД будут служить основой системы поддержки принятия управленческих решений, наподобие системы «NEST» для Балтийского моря. В создании Атласа участвуют кроме специалистов ИВПС КарНЦ РАН ученые Карельского научного центра: ИПМИ, ИБ, ИЛ, ИГ, ИЭ КарНЦ РАН, а также Институты РАН: ИО, ЗИН, ММБИ КНЦ, ИВМ; а также МГУ им. Ломоносова, ВНИИ Охраны природы, Нансен центра и др.

С 2014 г. ИВПС принимает участие в поисковых фундаментальных исследованиях, проводимой РАН в интересах развития Арктической зоны Российской Федерации» по теме «Оценка влияния изменений климата и антропогенных факторов на экосистему и биоресурсы Белого моря и водосбора». Современные проблемы Белого моря и водосбора в рамках программы освоения Арктической зоны РФ включают в себя развитие транспортной инфраструктуры региона, создание хордовых веток к Северному морскому пути (СМП) и портам на берегу Северного Ледовитого океана. При проектировании и строительстве которых необходимо учесть возможные последствия для экосистем Белого моря и водосбора. Одним из важнейших аспектов исследования биоты Белого моря является изучение Беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi*, которая относится к числу наиболее массовых видов рыб Белого моря, составляя здесь основу рыбного промысла (рук. М.В. Флинт, ИО РАН). Совместно (ИПМИ КарНЦ РАН, ИВПС КарНЦ РАН и ИВМ КарНЦ РАН) будет разработан комплекс Green JASMINE направленный на исследование морских экосистем. В рамках этого проекта будет создана новая наиболее совершенная математическая модель для прогноза изменений биоты при разных сценариях изменений климата и антропогенных воздействий, оценки влияния на рыбное хозяйство, продуктивность, развитие марикультуры, а также для решения разнообразных прикладных задач, связанных с обороной, водным транспортом, распространением и трансформацией загрязненных вод при чрезвычайных ситуациях (Чернов, Толстиков, Яковлев, 2016).

Заключение

В докладе обсуждаются основные проблемы, препятствующие необходимым исследованиям, которые обусловлены современными вызовами. Наиболее серьезной является проблема отсутствия четко сформулированных целей и задач фундаментальных и прикладных исследований моря и водосбора и отсутствие скоординированной междуведомственной комплексной программы работ.

Список литературы

Алимов А.Ф., Алексеев А.П. 2010. Проект «Белое море» и его роль в организации комплексных исследований. Доклад на конференции по Белому морю, СПб. Текст предоставлен А.П. Алексеевым для размещения на сайте «Литорины на литорали».

Алимов А.Ф., Алексеев А.П., Бергер В.Я., Кулачкова В.Г. 2005. Итоги и направления исследований Белого моря. В Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. Материалы IX международной конференции 11–14 октября 2004 г., Петрозаводск, Карелия – Петрозаводск: 14–26.

Волженский Н., Родионов А.А., Семенов Е.В., Филатов Н.Н., Зимин А.В., Булатов М.Б. 2009. Опыт верификация оперативной модели мониторинга Белого моря в 2004–2008г.г. // Фундаментальная и прикладная гидрофизика. т. 5: 11–17.

Филатов Н.Н., Дружинин П.В., А.Ю.Тержевик. 2011. Беломорье – регион для решения актуальных проблем Арктики. Арктика: Экология и экономика. № 2: 91–101.

Филатов, Н.Тержевик А. (ред.). 2007. Белое море и его водосбор под влиянием климатических и антропогенных факторов. – Петрозаводск: 1–335 с.

Чернов И.А., Толстиков А.В., Яковлев Н.Г. 2016. Комплексная модель Белого моря: гидротермодинамика вод и морского льда. // Труды КарНЦ РАН. Сер. «Математическое моделирование и информационные технологии». № 8: 116–128.

Filatov N., Pozdnyakov D., Johannessen O., Petterseen L., Bobilev L. 2005. White Sea: Its Marine environment and Ecosystem dynamics influenced by global change. Springer-Praxis: 1–472.

О СОПРЯЖЕННОСТИ В РАСПРЕДЕЛЕНИИ ОРГАНИЗМОВ МАКРОБЕНТОСА В УСЛОВИЯХ МЯГКИХ ГРУНТОВ ОСУШНОЙ ЗОНЫ БЕЛОГО МОРЯ

Н.А. Филиппова, В.В. Козин, Н.В. Максимович

Санкт-Петербургский государственный университет, Россия

e-mail: n.a.filippova@spbu.ru

Ведение

С 1979 г. сотрудниками и студентами кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ осуществляются многолетние наблюдения литоральной зоны Белого моря. В результате были выделены закономерные черты структуры сообществ осушной зоны на литоральных пляжах (Филиппова, Максимович, 2015). При этом было отмечено, что в относительно стабильных условиях осушной зоны, подчас происходят относительно резкие структурные перестройки биоценозов. Как обычную причину сукцессионных перестроек в сообществах бентоса многие исследователи выделяют изменения абиотических характеристик биотопов. Существенным моментом в этом могут оказаться биотические взаимодействия (Strasser et al., 1999). Однако с этой стороны механизмы организации сообществ инфауны типичных для Кандалакшского залива Белого моря песчаных и илисто-песчаных пляжей исследованы очень мало. Идея настоящей работы заключается в попытке выявить роль фонообразующих видов в организации сообществ осушной зоны.

Материалы и методы

В основу работы легли наблюдения за структурой макробентоса на шести литоральных пляжах с мягкими грунтами в акватории Керетского архипелага Белого моря с 2002 по 2014 гг.

Сборы макробентоса проведены в июне–июле отдельно в среднем (СГЛ), нижнем (НГЛ) горизонтах литорали и в верхней сублиторали (до глубины 0.5 м) (ВСЛ) – в дальнейшем это станции. Объем выборки составил 10–64 пробы площадью 0.01–1м². Всего в работе использован материал 769 проб. Грунт промывали через сито с диаметром ячеек 1 мм.

Изучение сопряженности в распределении таксонов было проведено для видов, отмеченных в более чем 50% проб. Всего в анализе использовано 36 таксонов. Изучение закономерностей распределения отдельных таксонов в пределах акватории было проведено на основе объединенных данных всех шести участков, с использованием кластерного анализа (коэффициент Брэя–Кертиса, метод среднего соседа). Дальнейший анализ был связан с выявлением закономерностей распределения таксонов в пределах отдельных станций. По описаниям макробентоса каждой позиции наблюдений (станция, год) были построены матрицы корреляций численности и биомассы представителей макробентоса (коэффициент парной корреляции Пирсона), а также проведено многомерное шкалирование таксонов (коэффициент Брэя–Кертиса). Перед проведением многомерных методов показатели обилия таксонов стандартизировали по описаниям.

Результаты и обсуждение

По доминирующим по биомассе таксонам на рассмотренных участках можно выделить, по крайней мере, 2 сообщества: сообщество *Mya arenaria* и *Mytilus edulis*, развитое на четырех участках, а также сообщество *Zostera marina* и *Macoma balthica*, развитое на двух участках.

В итоге классификации станций по составу таксонов и показателям обилия было обнаружено, что все разнообразие характерных видовых группировок на участках 1–6 может быть сведено к трем вариантам:

Участок 1: *Macoma balthica*, *Cryptonatica affinis*, *Arenicola marina*, *Chaetozone setosa*, *Eteone flava*, *Heteromastus filiformis*, *Phyllodoce mucosa*, *Pygospio elegans*, *Scoloplos armiger*, *Spio theeli*, *Travisia forbesii*, *Saccoglossus mereschkowskii*, Amphipoda var., Polysiphonia sp.

Участки 2, 4, 5 и 6: *Mytilus edulis*, *Mya arenaria*, *Hydrobia* sp., *Littorina obtusata*, *Littorina saxatilis*, *Alitta virens*, *Fucus vesiculosus*.

Участок 3: *Mac. balthica*, *Mya arenaria*, *Myt. edulis*, *Hydrobia* sp., *Littorina littorea*, *L. obtusata*, *L. saxatilis*, *A. virens*, *Arenicola marina*, *Capitella capitata*, *Micronephthys minuta*, *Phyllodoce mucosa*, *P. elegans*, *Scoloplos armiger*, *Terebellides stroemi*, *Priapulid caudatus*, *Halicryptus spinulosus*, Nemertea var., *Fucus vesiculosus*, *Z. marina*, нитчатые водоросли.

В приведенных списках таксонов есть очевидные разногласия, которые можно проинтерпретировать следующим образом. Снижение видового разнообразия многощетинковых червей в присутствии в сообществе *Alitta virens* можно рассматривать как следствие: конкуренции, например, с *Arenicola marina* (Zipperle, Reise, 2005), хищничеством *A. virens*, периодическим распреснением данных биотопов или выеданием рыбами других многощетинковых червей (Воробьев, 1949). Практически полное отсутствие *Mya arenaria* на участках 1 и 3, может быть следствием конкурентных взаимоотношений данного вида с макрофитами *Zostera marina* и многощетинковыми червями *Aren. marina* (Strasser et al., 1999).

Результаты корреляционного анализа показали, что не было ни одной пары видов, для которых корреляция была бы отмечена стабильно во все годы наблюдений. Однако неоднократно были отмечены положительные корреляции показателей обилия представителей макрозообентоса с биомассой макрофитов. На участках, где по биомассе доминирует *Z. marina*, изменение количества достоверных корреляций происходило в соответствии с изменением биомассы zostеры (рис. 1).

Полученные нами достоверные корреляции биомассы макрофитов (в частности, *Z. marina*) и показателей обилия представителей макрозообентоса можно объяснить с точки зрения свойств растительного покрова как убежища от хищников (Bodstrom et al., 2002).

В результате многомерного шкалирования таксонов по показателям обилия в пределах отдельных станций в каждый год наблюдения было показано, что доминирующие по биомассе виды часто группируются с другими таксонами. Для *Mac. balthica* были отмечены повторяющиеся случаи группировки с несколькими видами многощетинковых червей: *C. capitata*, *Scol. armiger* и

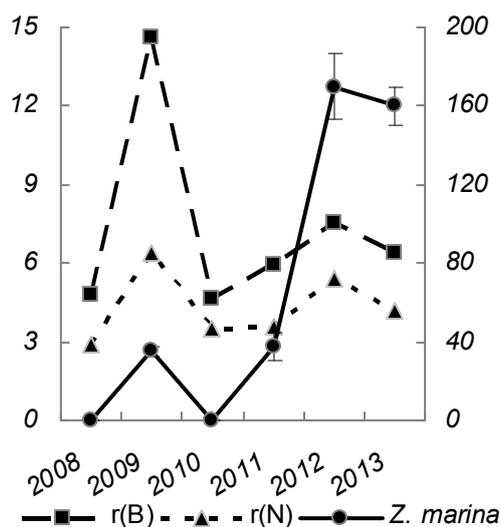


Рис. 1. Изменение биомассы *Zostera marina* и доли достоверных корреляций макробентоса по биомассе $r(B)$ и по численности $r(N)$ по годам наблюдения в верхней сублиторали участка в б. Ключиха. По оси абсцисс отложены годы наблюдений, по левой оси ординат – доля достоверных ($p < 0.05$) корреляций, %, по правой – биомасса *Z. marina* на станции, г/м². В качестве планок погрешностей указаны значения 95%-ого доверительного интервала.

Pog. elegans, а также с *Oligochaeta* var. и *Hydrobia* sp. *Aren. marina* неоднократно группировались с другими многощетинковыми червями. Для станций, где по биомассе преобладали моллюски *Mya arenaria* были отмечены случаи их сопряженности и с *Mac. balthica* и *Hydrobia* sp.

Объединение таксонов в одну группу с *Aren. marina* можно объяснить тем, что выбросы *Aren. marina* обогащены органикой и являются средой обитания микроорганизмов, в результате чего к ним притягиваются некоторые представители макробентоса (Бурковский, 2006). Возможно, сходным образом можно объяснить и отмеченные выше случаи сопряженности макром и гидробий с *Mya arenaria*. Однако относительно отмеченных нами случаев аттрактивности больших скоплений макром для многощетинковых червей *Pyg. elegans* в литературе присутствуют противоположные данные: было показано, что многощетинковые черви *Pyg. elegans* избегают двустворчатых моллюсков *Mac. balthica*, вследствие конкуренции за пищу (Vrey, 1991).

Несмотря на то, что нами были неоднократно отмечены пары видов, скоррелированных или группирующихся при многомерном шкалировании, доля встречаемости пар двух таксонов не превышала 67% для любого анализа при учете общего количества проводимых сравнений, и в среднем составила около 20%. В целом литературные данные свидетельствуют о том, что характерные явления в пространственном распределении литорального макрозообентоса относительно слабо определены отношениями между составляющими его видами, а в большей степени отражают основные градиенты топической

неоднородности беломорской литорали, и чаще всего объясняются тем, что на мягких грунтах меньше выражена конкуренция за пищу и пространство (Constable, 1999). На данном этапе исследований мы полагаем, что и отмеченные нами случаи скорелированности в распределении некоторых организмов макробентоса рано рассматривать как проявления их облигатной сопряженности. Как более надежные следует рассматривать эффекты эдификации состава сообществ макрофитами *Z. marina*.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-34-00216 мол_а.

Список литературы

Бурковский И.В., Столяров А.П., Колобов М.Ю. 1997. Пространственная гетерогенность структуры макробентоса песчано-илистой литорали Белого моря. // Успехи современной биологии. 117. № 4: 466–479.

Бурковский И.В. 2006. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М.: 1–285.

Воробьев В.П. 1949. Бентос Азовского моря. Симферополь: 1–195.

Максимович Н.В., Мартынова М.В., Стогов И.А. 2002. Ассоциация *Zostera marina* L. в акваториях Кереткого архипелага (Белое море). // Вестник СПбГУ, сер. 3, вып. 4 (27): 69–79.

Филиппова Н.А., Максимович, Н.В., Герасимова А.В. 2015. К практике анализа неоднородности сообществ макробентоса мягких грунтов литорали (Кандалакшский залив, Белое море). // Вестник СПбГУ, сер.3: 61–77.

Bostrøm C., Bonsdorff E., Kangas P., Norkko A. 2002. Long-term Changes of a Brackish-water Eelgrass (*Zostera marina* L.). // Estuarine, Coastal and Shelf Science, V. 55, № 5: 795–804.

Brey T. 1991. Interactions in soft bottom benthic communities. Quantitative aspects of behaviour in the surface deposit feeders *Pygospio elegans* (Polychaeta) and *Macoma balthica* (Bivalvia). // Helgol. Mar. Res., 45: 301–316.

Constable A.J. 1999. Ecology of benthic macro-invertebrates in soft-sediment environments: a review of progress towards quantitative models and predictions. // Aust. J. Ecol, 24. № 4: 452–476.

Strasser M., Walensky M., Reise K. 1999. Juvenile-adult distribution of the bivalve *Mya arenaria* on intertidal flats in the Wadden Sea: why are there so few year classes? // Helgol Mar Res., V. 53: 45–55.

Zipperle A., Reise K. 2005. Freshwater springs on intertidal sand flats cause a switch in dominance among polychaete worms. // J. Sea Res., 54, № 2: 143–150.

ВОЗДЕЙСТВИЕ ЗАГРЯЗНЯЮЩИХ ВЕЩЕСТВ НА ЛИПИДНЫЙ СПЕКТР МИДИЙ *MYTILUS EDULIS*

Н.Н. Фокина, И.Н. Бахмет, Н.Н. Немова

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии
Карельского научного центра Российской академии наук, Петрозаводск, Россия.

e-mail: fokinann@gmail.com

Введение

Токсическое воздействие загрязняющих веществ на водные экосистемы вызывает значительные изменения на всех уровнях организации биологических систем (от молекулярного до популяционного). Особую опасность представляют липофильные органические вещества, такие как нефтяные углеводороды, которые могут накапливаться в тканях морских животных богатых липидами и передаваться выше по трофической цепи (McDowell et al., 1999; Verbruggen et al., 2008; Endo et al., 2011). Более того, среди многочисленных поллютантов, поступающих в морскую среду обитания, значительное внимание привлекают тяжелые металлы. Причем их появление в окружающей среде может быть связано не только с деятельностью человека, но и с природными явлениями (Дабахов и др., 2005). Несмотря на токсическое действие большинства тяжелых металлов, некоторые из них выполняют важную функцию в организме, являясь микроэлементами и кофакторами, они участвуют в протекании многих физиологических и биохимических реакций.

Первичный контакт организма с токсикантом органической и неорганической природы происходит посредством его взаимодействия с биологическими мембранами (Reich et al., 1981; Camus et al., 2000; Geret et al., 2002; Comranu et al., 2004; Vlahogianni and Valavandis, 2007), что впоследствии влечет за собой развитие каскада метаболических изменений в клетке и отражается на большинстве биохимических показателей, в том числе на составе липидов. Липиды участвуют в поддержании структуры и целостности клеточных мембран, регулируют ее проницаемость и активность мембранно-связанных белков. Цель настоящей работы состояла в оценке влияния загрязняющих веществ органической (нефтепродукты) и неорганической (никель, кадмий, медь) природы на состав липидов мидий *Mytilus edulis* L. из Белого моря.

Материал и методы

Аквариальные эксперименты по изучению влияния тяжелых металлов (никель, кадмий, медь), а также нефтепродуктов в различных концентрациях на липидный состав мидий *Mytilus edulis* были проведены на базе ББС Картеш ЗИН РАН. Исследовали воздействие никеля, кадмия и меди в концентрациях равных ПДК (для рыбохозяйственных водоемов), а также превышающих эти значения в 10 и 50 раз. Исходные концентрации нефтепродуктов, воздействующие на моллюсков, составляли 9, 45 и 450 мг/л, которые впоследствии вымывались добавлением чистой морской воды, имитирующем приливно-отливные циклы, и на 10 день эксперимента составляли 0.05, 0.05 и 4.8 мг/л, соответственно. Более того, воздействие никеля и нефтепродуктов на мидий изучали в условиях нормальной (25‰) и пониженной (15‰) соле-

ности морской воды. Контролем служили моллюски, находящиеся в схожих лабораторных условиях, но не подверженных воздействию загрязняющих веществ различной природы. По истечении времени экспозиции (1, 3 и 10 суток) экспериментов по изучению влияния ионов металлов и нефтепродуктов мягкие ткани мидий (жабры и гепатопанкреас) фиксировали в 97% этиловом спирте для проведения дальнейшего биохимического анализа состава липидов.

Экстракцию общих липидов из мягких тканей мидий проводили по методу Фолча (Folch et al., 1957). Разделение общих липидов осуществляли методом тонкослойной хроматографии с использованием пластинок «Silufol» (Россия). Количественное содержание фосфолипидов, триацилглицеринов и эфиров холестерина определяли гидроксаматным методом (Сидоров и др., 1972), холестерин – методом Engelbrecht et al. (1974).

Результаты данного исследования получены с использованием ЦКП научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН.

Статистическая обработка данных проводилась с помощью непараметрического критерия Манна-Уитни. Различия считались достоверными при $p < 0.05$.

Результаты и обсуждение

Установлены значительные различия в спектре липидов мидий, вызванные как действием органических (нефтепродукты), так и неорганических (тяжелые металлы) загрязняющих веществ. При этом ответная реакция на уровне состава липидов мидий зависела от типа воздействующего металла. Влияние кадмия – токсичного металла, во всех исследуемых концентрациях на первые и третьи сутки эксперимента привело к снижению уровня фосфолипидов и холестерина в жабрах мидий. Данные модификации липидного спектра свидетельствуют, вероятно, об активации перекисного окисления липидов и о повышении проницаемости мембран в ответ на действие кадмия. В тоже время влияние меди, которая является эссенциальным микроэлементом, участвующим во многих биохимических и физиологических процессах, напротив, способствовало повышению уровня холестерина в жабрах мидий на первые сутки эксперимента под действием всех исследуемых концентраций, за исключением 50 ПДК. По-видимому, данная ответная реакция на уровне состава липидов имеет компенсаторный характер, направленный на стабилизацию мембран и снижение ее проницаемости для ионов меди. Воздействие никеля, который также является микроэлементом, необходимым для нормального развития организма, в концентрации равной ПДК практически не отразилось на составе липидов жабр мидий, особенно на первые сутки эксперимента. В тоже время воздействие никеля в концентрации, превышающей ПДК в 10 и 50 раз, на первые сутки привело к снижению содержания фосфолипидов. Однако при этом отмечалось повышение соотношения холестерин/фосфолипиды, которое сохранялось на повышенном уровне на третьи сутки эксперимента, а к концу эксперимента возвращалось к исходному значению. Необходимо отметить, что совместное действие никеля в различных концентрациях и пониженной солености (15‰) не отразилось на соотношении холестерин/фосфолипиды в жабрах мидий. При этом у контрольных

моллюсков, акклимированных к 15‰ солености, в отличие от мидий в условиях нормальной солености (25‰), отмечался повышенный уровень данного соотношения мембранных липидов. Воздействие органических загрязнителей, в частности нефтепродуктов в различных концентрациях, на мидий, акклимированных к нормальной солености (25‰), способствовало снижению соотношения холестерин/фосфолипиды в жабрах, главным образом за счет повышения уровня фосфолипидов, тогда как в условиях 15‰ солености в жабрах моллюсков отмечалось повышение концентрации холестерина на протяжении всего эксперимента. Вероятно, высокий уровень холестерина в составе мембран жабр у мидий, акклимированных к пониженной солености морской воды, обеспечивает низкую проницаемость мембран, что в свою очередь служит защитным адаптивным механизмом, препятствующим поступлению никеля и нефтепродуктов в жабры мидий.

В гепатопанкреасе мидий, подверженных воздействию кадмия и меди отмечалось снижение концентрации холестерина, преимущественно на третьи сутки эксперимента. В ответ на действие 10 и 50 ПДК никеля в условиях нормальной и пониженной солености морской воды на третьи сутки эксперимента также отмечалось снижение уровня холестерина. Однако на десятые сутки эксперимента у мидий, акклимированных к нормальной солености, отмечалось снижение соотношения холестерин/фосфолипиды, тогда как при 15‰ наблюдалось повышение уровня холестерина в гепатопанкреасе при влиянии всех исследуемых концентраций никеля, за исключением 10 ПДК. Необходимо отметить, что в ответ на действие нефтепродуктов на первые и третьи сутки эксперимента происходило повышение соотношения холестерин/фосфолипиды (главным образом за счет роста концентрации холестерина) в гепатопанкреасе мидий, акклимированных как к нормальной, так и пониженной солености морской воды, что свидетельствует, вероятно, о снижении проницаемости клеточных мембран.

Таким образом, в ходе проведенных исследований выявлены биохимические механизмы на уровне мембранных липидов, главным образом фосфолипидов и холестерина, обуславливающие, вероятно, устойчивость моллюсков к токсическому действию поллютантов различной природы. Известно, что действие загрязняющих веществ связано с воздействием на мембранные структуры клеток, изменяющим их целостность и проницаемость. Однако в случае действия на организм ионов эссенциальных металлов, а также в условиях пониженной солености морской воды, по-видимому, включаются защитные компенсаторные механизмы, в частности, повышение уровня холестерина, стабилизирующего проницаемость биологических мембран.

Авторы выражают благодарность руководству и сотрудникам Беломорской биологической станции «Картеш» ЗИН РАН за предоставленную возможность проводить исследования на станции и за помощь в постановке экспериментов.

Финансовое обеспечение исследования осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания № 0221-2014-0033, а также проекта РФФИ №17-04-01431_а.

Список литературы

- Дабахов М.В., Дабахова Е.В., Титова В.И. 2005. Тяжелые металлы: экотоксикология и проблемы нормирования. – Н.Новгород: 1–165.
- Сидоров В.С., Лизенко Е.И., Болгова О.М., Нефедова З.А. 1972. Липиды рыб. 1. Методы анализа. // Лососевые (*Salmonidae*) Карелии. Вып.1. Экология. Паразитофауна. Биохимия. – Петрозаводск: 150–163.
- Camus L., Grøsvik B.E., Børseth J.F., Jones M.B., Depledge M.H. 2000. Stability of lysosomal and cell membranes in haemocytes of the common mussel (*Mytilus edulis*): effect of low temperatures. // Marine environmental research. 50 (1): 325–329.
- Company R., Serafim A., Bebianno M.J., Cosson R., Shillito B., Fiala-Medioni A. 2004. Effect of cadmium, copper and mercury on antioxidant enzyme activities and lipid peroxidation in the gills of the hydrothermal vent mussel *Bathymodiolus azoricus*. // Marine Environmental Research. 5: 377–381.
- Endo S., Escher B. I., Goss K. U. 2011. Capacities of membrane lipids to accumulate neutral organic chemicals. // Environmental science & technology. 45 (14): 5912–5921.
- Engelbrecht F.M., Mari F., Anderson J.T. 1974. Cholesterol. Determination in Serum. A Rapid Direction Method. // S.A. Med. J. 48 (7): 250–256.
- Folch J., Lees M., Sloan-Stanley G.H. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids animal tissue (for brain, liver and muscle). // J. Biol. Chem. 226.: 497–509.
- Geret F., Serafim A., Barreira L., Bebianno M.J. 2002. Response of antioxidant systems to copper in the gills of the clam *Ruditapes decussates*. // Marine Environmental Research. 54: 413–417.
- McDowell J.E., Lancaster B.A., Leavitt D.F., Rantamaki P., Ripley B. 1999. The effect of lipophilic organic contaminants on reproductive physiology and disease processes in marine bivalve molluscs. // Limnology and Oceanography, Special Issue – Multiple Stressors in Aquatic Environment. 44: 903–909.
- Reich T., Depew M.C., Marks G.S., Singer M.A., Wan J.K.S. 1981. Effect of polychlorinated biphenyls on phospholipid membrane fluidity. // J. Environ. Sci. Health. Part A. Environ. Sci. Eng. 16: 65–72.
- Verbruggen E.M., Beek M., Pijnenburg J., Traas T.P. 2008. Ecotoxicological environmental risk limits for total petroleum hydrocarbons on the basis of internal lipid concentrations. // Environmental Toxicology and Chemistry. 27 (12): 2436–2448.
- Vlahogianni T.H., Valavandis A. 2007. Heavy-metal effects on lipid peroxidation and antioxidant defence enzymes in mussels *Mytilus galloprovincialis*. // Chemistry and Ecology. 5: 361–371.

КРАТКИЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ОТОЛИТОМЕТРИИ ПОЛЯРНОЙ КАМБАЛЫ БЕЛОГО МОРЯ

Г.В. Фукс

Северный филиал ФГБНУ «ПИНРО»

e-mail: fuks@pinro.ru

Введение

Отолит – это кальций-протеиновое образование, которое формируется у эмбрионов рыб перед началом стадии пигментации глаз (Серпунин, 2009). Отолиты «sagitta» («слуховые камешки» – известковые тельца) находятся в слуховых капсулах рыбы (Чугунова, 1959). Отолиты рыб обладают характерными общими свойствами регистрирующих структур:

слоистым строением, т.е. морфологической неоднородностью частей, сформированных в разные периоды жизни;

приуроченностью тех или иных элементов структуры к определенным событиям, а именно влиянию ряда экологических факторов (Мина, 1976).

Изучению отолинометрии посвящены некоторые работы (Винников, 1998; Пашенко, 2001; Чешева, 2004; Легенькая, 2013; Орлов, 2013), в том числе по камбаловым (Мягких, 2001; Фукс, 2014). В работе впервые представлены краткие результаты исследований по отолинометрии полярной камбалы в Белом море.

Материалы и методы

Отолиты собраны в период рейсов и береговых командировок в Белом море в период с 1981 по 2016 гг. Обработано 187 отолитов в Двинском, 854 в Онежском, 218 в Мезенском, 40 в Кандалакшском заливах, 231 в Воронке Белого моря. Для исследования брались только правые отолиты.

Для сбора ихтиологического материала с судна использовали придонный трал проекта ББГЛ, оснащенный досками российского типа, с горизонтальным раскрытием 14 м, вертикальным – 5 м и шагом ячеи в кутке 16 мм. На прибрежных станциях использовались рюжи с ячеей в кутке 12–24 мм, сети с ячеей 20–60 мм. В работе представлены результаты обработки четырех показателей отолитов: длина, ширина, масса и толщина.

В Белом море до исследований автора работ по отолинометрии не проводилось. При проведении исследований применяли методику Барановой (1984), опробованную на речной камбале Двинского залива Белого моря Фуксом (2014). Определение длины и ширины отолита проводилось на бинокулярном микроскопе МБС-10 с использованием окуляр-микрометра, толщина измерялась толщиномером ТР 25-100Б с точностью до сотых долей мм, взвешивание сухих отолитов выполнялось на весах A&D GR-120 с точностью до десятых долей мг. Статистическая обработка исследуемых параметров отолитов (длина, ширина, толщина, масса) полярной камбалы из разных акваторий осуществлялась в программе «Microsoft Excel».

Результаты и обсуждение

В ходе проведенных исследований зависимости параметров отолита от возраста была выявлена четкая тенденция: во всех районах отолиты самок

крупнее отолитов самцов, начиная с периода начала созревания, т.е. с 2–4 лет, в зависимости от района моря, для примера приведен график по Мезенскому заливу, имеющему самый широкий возрастной ряд (рис. 1А). Совершенно другая картина наблюдается при отношении параметров отолита к длине рыбы, (рис. 1Б). Рост отолитов прямо пропорционален росту рыбы, как показано на рис. 1. Все показатели имеют прямолинейную зависимость независимо от пола.

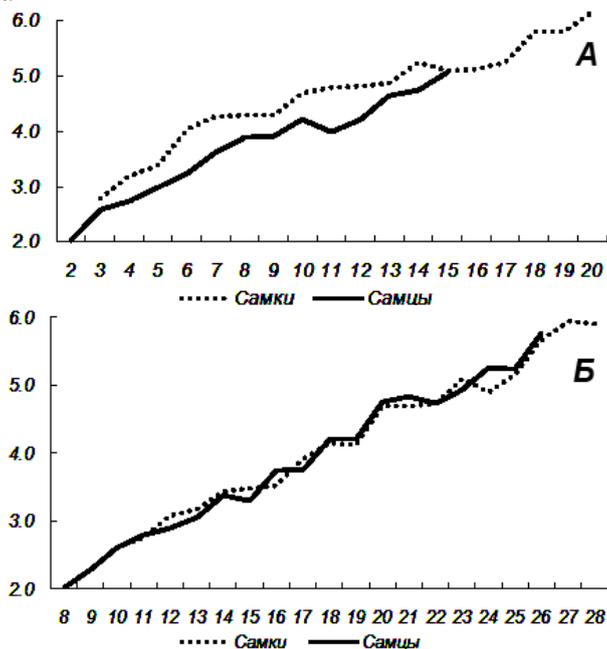


Рис. 1. Зависимость длины отолита у полярной камбалы в Мезенском заливе Белого моря от возраста, годы (А) и от длины тела, см (Б); по осям ординат – длина отолитов, мм.

При сравнении темпов роста отолитов самцов и самок по районам Белого моря были получены аппроксимированные кривые. Исследованные районы располагаются в следующем порядке снижения: Кандалакшский залив – Бассейн Белого моря – Онежский залив – Двинский залив – Воронка Белого моря – Мезенский залив. Причем Онежский и Двинский заливы, а также Воронка Белого моря и Мезенский залив очень близки по темпу роста (рис. 2).

Полученные данные позволяют говорить о том, что, в целом, размеры отолитов самок и самцов при одинаковом возрасте уменьшаются с запада на восток. Самые быстрорастущие отолиты в Кандалакшском заливе, самые медленно растущие в Мезенском заливе и Воронке Белого моря.

Отношение масса отолита – возраст рыбы имеет самый высокий коэффициент детерминации из четырех исследованных параметров. Для районов Белого моря были составлены уравнения роста, которые выражены логарифмической зависимостью (табл.).

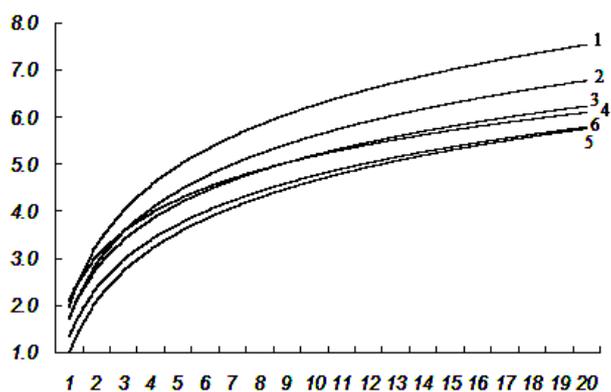


Рис. 2. Темп роста отолидов самок полярной камбалы в Белом море. По оси абсцисс 1 – возраст, годы; по оси ординат – длина отолида, мм) 1 – Кандалакшский залив, 2 – Бассейн Белого моря, 3 – Онежский залив, 4 – Двинский залив, 5 – Мезенский залив, 6 – Воронка Белого моря.

Таблица

Зависимость массы отолида от возраста		
Акватория	Уравнение зависимости	Коэффициент детерминации
Кандалакшский залив	$y=1.8566\ln(x)+1.9721$	$R^2=0.9845$
Бассейн Белого моря	$y=1.6919\ln(x)+1.7032$	$R^2=0.8607$
Онежский залив	$y=1.5010\ln(x)+1.7334$	$R^2=0.9945$
Двинский залив	$y=1.3332\ln(x)+2.1021$	$R^2=0.9807$
Мезенский залив	$y=1.5948\ln(x)+0.9745$	$R^2=0.9581$
Воронка Белого моря	$y=1.4881\ln(x)+1.3291$	$R^2=0.9280$

Примечание: низкий коэффициент детерминации в Бассейне Белого моря связан с небольшой выборкой по району.

Отношение длины отолида к ширине имеет большую вариабельность в течение жизни, сильно не зависит от возраста.

До начала созревания, возраст 2–4 года, отолиды имеют более округлую форму, в дальнейшем пропорции отолида меняются.

По результатам отолитометрии для пяти районов Белого моря были построены схемы роста отолидов по годам. Отсутствует схема отолида по Бассейну Белого моря по причине небольшой выборки и разорванного возрастного ряда. Недостающие данные по некоторым годам были рассчитаны с использованием уравнения роста отолидов, имеющих логарифмическую зависимость. Для сравнения схем был взят возраст, имеющийся во всех заливах Белого моря, он составил 7 лет. Для примера, приведены схемы роста левых отолидов самок полярной камбалы, для самцов отмечены похожие данные. В соответствии с рис. 3 видно, что в возрасте 7 лет самый крупный отолит в Кандалакшском заливе, самый мелкий в Мезенском заливе. Отолит в возрасте 1 года самый крупный в Двинском заливе, самые мелкие в восточных районах моря: Мезенском заливе и Воронке Белого моря.

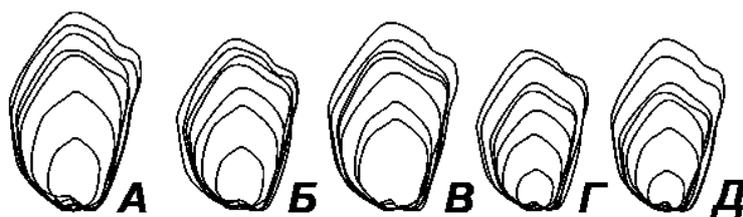


Рис. 3. Схема роста отолигов полярной камбалы Белого моря по районам. А – Канда-лакшский залив, Б – Онежский залив, В – Двинский залив, Г – Мезенский залив, Д – Воронка Белого моря.

Анализ проведенных исследований и расчетов позволяет сделать следующие выводы:

1. отолиги растут в течение всей жизни;
2. длина, ширина, толщина и масса отолигов изменяются прямо пропорционально длине тела рыбы и не зависят от пола;
3. длина, ширина, толщина и масса отолигов имеет иную зависимость по отношению к возрасту;
4. при достижении 3–4 летнего возраста у самок наблюдается увеличение размеров отолига по сравнению с самцами;
5. отношение длины отолига к ширине носит случайный характер с ростом и развитием рыбы.

Список литературы

- Баранова Т.Д., Бернер М. 1984. Сравнительные результаты изучения структуры отолигов трески из различных районов Балтики. // *Fischerei-Forschung.-Rostok*. № 3: 59–67.
- Винников А.В., Давыденко В.А. 1998. К вопросу о популяционной структуре тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus tilesius* (Gadidae) прикамчатских и сопредельных вод по результатам отолигометрии. // *Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа*. – П-Камчатский. Вып. 4: 33–38.
- Легенькая С.А. 1999. Возможности использования отолигометрии для выяснения популяционной структуры наваги. // *Известия ТИНРО*. Т. 126: 271–275.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А. *Рост животных* 1976. – М.: 1–292.
- Мягких К.А., Коростелев С.Г. 2001. Оценка морфологических различий двухлинейной камбалы из Кроноцкого и Авачинского заливов методом отолигометрии. // *Тезисы докладов Всероссийской конференции молодых ученых Владивосток, ТИНРО-Центр*: 37–38.
- Орлов А.М., Афанасьев П.К. 2013. Отолигометрия как инструмент анализа популяционной структуры тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* (Gadidae, Teleostei). // *Амурский зоологический журнал*. Вып. 3: 327–331.
- Пащенко В.М., Грицай Е.В. 2001. Географическая изменчивость морфологических признаков отолигов минтая. // *Известия ТИНРО*. Т. 128: 304–311.
- Серпунин Г.Г. 2009. *Биологические основы рыбоводства*. – М.: 1–384.
- Фукс Г.В. 2014. Результаты отолигометрии речной камбалы дельты р. Северная Двина. // *Труды второй международной научно-практической конференции «Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов»*: 63–66.
- Чешева З.А., Зимин А.В. 2004. Использование отолигометрии для выяснения

популяционной структуры круглой сардинеллы *Sardinella aurita* (Clupeidae) центрально-восточной Атлантики. // Вопр. ихтиологии. Т. 44. № 5: 669–673.

Чугунова Н.И. 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. – М. 1–164.

**ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ СОВМЕСТНЫХ ПОСЕЛЕНИЙ
MYTILUS EDULIS LINNAEUS И *M. TROSSULUS* GOULD
В КАНДАЛАКШСКОМ ЗАЛИВЕ БЕЛОГО МОРЯ**

**В.М. Хайтов,^{1,2} А.А. Зайчикова,³ М.В. Иванов,¹
М.В. Католікова,¹ Т.В. Короткова,⁴ Е.П. Кудрявцева,⁵
А.В. Полоскин,¹ К.А. Уваров,¹ П.П. Стрелков¹**

¹Санкт-Петербургский Государственный университет

²Кандалакшский государственный заповедник

³Московский государственный университет

⁴Санкт-Петербургский государственный педагогический университет

⁵Санкт-Петербургский горный университет

e-mail: polydora@rambler.ru

Изучение генетической структуры мидий Белого моря показало, что здесь представлено две относительно изолированные генетические линии: атлантическая *M. edulis* и тихоокеанская *M. trossulus* (Väinölä, Strelkov, 2011; Katolíkova et al., 2016). Моллюски этих двух форм, образуя смешанные поселения, сохраняют свою генетическую обособленность, демонстрируя существенные морфологические и экологические различия (Katolíkova et al., 2016).

В настоящий момент наиболее логичной выглядит гипотеза о том, что *M. trossulus* были недавно занесены в Белое море из Северной Америки с караванами судов во время второй мировой войны (Väinölä, Strelkov, 2011). Сперва *M. trossulus* заселили портовые акватории Баренцева моря, а потом проникли и в Белое.

Тестирование этой гипотезы затрудняется тем, что доступные нам коллекции бедны и представлены сухими раковинами или фиксациями в формалине. Это затрудняет ретроспективный анализ генетическими методами. Однако решение задачи облегчается тем, что у беломорских мидий найден надежный конхиологический признак, позволяющий дискриминировать *M. edulis* и *M. trossulus* (Katolíkova et al., 2016). У *M. trossulus* перламутровый слой развит слабее, чем у *M. edulis* и в районе лигамента не закрывает призматический слой. Дискриминирующая сила этого признака высока, но, тем не менее, определение видов на его основе носит вероятностный характер (Katolíkova et al., 2016). Поэтому, в дальнейшем, при дискриминации, основанной на этом признаке, мы будем говорить о двух морфотипах мидий: Т-морфотип (моллюски, морфологически близкие к *M. trossulus*) и Е-морфотип (близкие к *M. edulis*).

Гипотеза о недавней (вторая половина XX в.) инвазии *M. trossulus* в Белое море дает возможность сформулировать два проверяемых следствия, тестирование которых позволит опровергнуть или косвенно подтвердить это предположение.

1. Если занос *M. trossulus* – событие недавнее, то частота Т-морфотипа среди мидий, собранных в более ранние периоды, должна быть ниже, чем среди мидий, собранных в более поздние.

2. Если занос осуществлялся судами, то максимальная частота мидий Т-морфотипа должна наблюдаться в районах, где функционируют (или функционировали) порты, обслуживающие каботажные суда.

В нашем распоряжении были коллекции раковин из 6 точек, разнесенных друг от друга на десятки километров, в которых моллюски были собраны в 1974–1995 гг. В «исторических» сборах абсолютно доминировали мидии E-морфотипа, доля T-морфотипа была невелика 0–0.06 (в среднем: 0.03). Пересобрав в 2014 г. мидий из тех же точек, мы обнаружили заметное увеличение частоты T-морфотипа: 0–0.35 (среднее: 0.18). Шестикратное увеличение доли мидий T-морфотипа в «современных» сборах по сравнению с «историческими» было статистически значимо (односторонний парный тест Вилкоксона, $p=0.031$).

Сходную картину дают результаты многолетних наблюдений (2002–2016 гг.) на четырех островах в вершине Кандалакшского залива. На литорали острова Б. Лупчостров, расположенного в куту залива, доля особей T-морфотипа колебалась, но всегда была достаточно высока (в среднем 0.78; рис. 1). На удаленных от кута островах (о-ва Малый, Овечий и Ряжков, порядок островов соответствует удаленности от кута) в начале наблюдений этот показатель был низок, но к 2010–2014 гг. резко возрос (рис. 1). Пик обилия мидий T-морфотипа на о. Малый пришелся на 2010–2011 гг., на о. Овечий – 2011–2012 гг., а на о. Ряжков – 2013–2014 гг. То есть, прослеживается движение волны вселения мидий T-морфотипа от кута к выходу из залива.

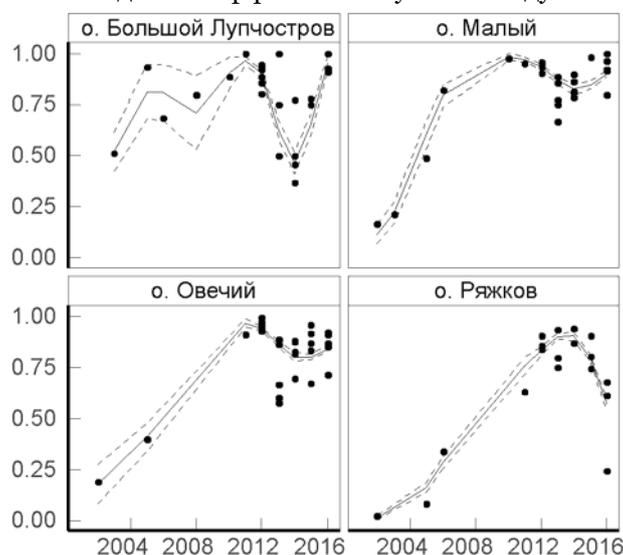


Рис. 1. Многолетняя динамика доли мидий T-морфотипа в поселениях на островах в вершине Кандалакшского залива. Острова расположены в порядке удаления от кута. По осям абсцисс – время, годы; по осям ординат – доля мидий T-морфотипов; сплошная линия – непараметрическая сглаживающая функция (обобщенная аддитивная модель; пунктирные линии ограничивают 95% доверительные интервалы).

Наблюдаемая тенденция хорошо согласуется с тем, что в 2000 году в залив произошел мощный сброс пресной воды из водохранилища «Нивской» ГЭС, что привело к сильному распреснению вершины залива и резкому падению обилия мидий (Шкляревич, Моисеева, 2016). Вероятно, от этого воздей-

ствия больше пострадали *M. edulis*, менее толерантные к пониженной солености, нежели *M. trossulus* (Riginos, Cunningham, 2005). Последние, обладая чертами вида-оппортуниста (Katolikova et al., 2016), стали заселять освободившиеся местообитания, распространяясь из кута.

Характер распределения *M. trossulus* в Кандалакшском заливе мы анализировали по 96 выборкам, собранным на побережье от поселка Кашкаранцы до поселка Гридино в 2011–2016 гг. (рис. 2А). В точках, расположенных на участке от пос. Кашкаранцы до Турьего мыса, доля Т-морфотипа ничтожно мала (рис. 2Б). Однако в районе Умбы отмечается всплеск этой величины. По мере удаления от Умбы, обилие мидий Т-морфотипа снижается. Однако в районе Кандалакши (кут залива), обилие этих моллюсков резко возрастает. При дальнейшем движении вдоль Карельского берега доля мидий Т-морфотипа снижается, но затем вновь возрастает в районах, прилегающих к губе Княжая. Далее эта величина падает, но отмечается небольшой пик в районе губы Чупа и Керетского архипелага.

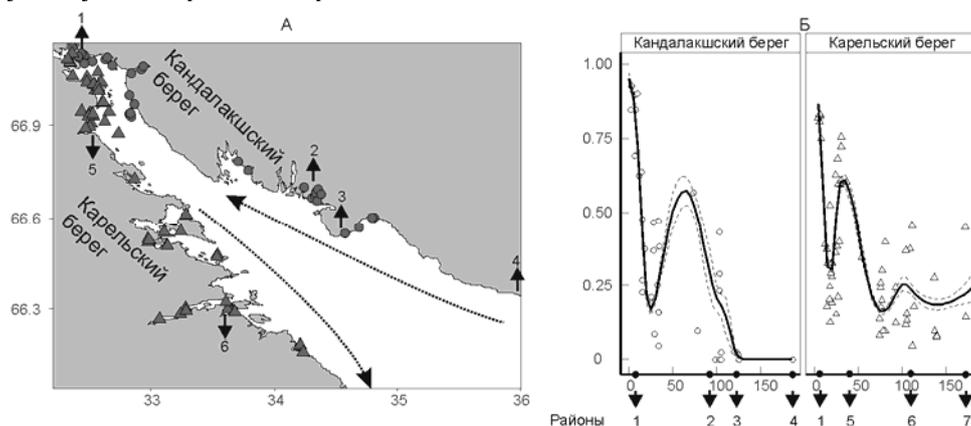


Рис. 2. Распределение мидий Т-морфотипа по побережью Кандалакшского залива. А – расположение точек взятия проб. Показаны течения (по Наумов, Федяков, 1993). Кругами обозначены точки на Кандалакшском берегу и ближайших к нему островах, треугольниками – точки на Карельском берегу и ближайших островах.

Б – по осям абсцисс расстояние до кута Кандалакшского залива, км; по оси ординат – доля мидий Т-морфотипа. Приведены непараметрические сглаживающие функции (Обобщенная аддитивная модель; пунктирные линии ограничивают 95% доверительные интервалы), описывающие связь между долей Т-морфотипа и расстоянием от кута. Стрелками показаны ключевые районы: 1 – р-н Кандалакши, 2 – р-н Умбы, 3 – р-н Турьего мыса, 4 – пос. Кашкаранцы, 5 – р-н губы Княжая, 6 – р-н губы Чупа, 7 – пос. Гридино.

В Умбе и в окрестностях губы Чупа ранее функционировали крупные порты, обслуживавшие каботажные рейсы, а в Кандалакше порт функционирует до сих пор. Таким образом, полученная картина хорошо согласуется с гипотезой о портовых районах, как точках концентрации *M. trossulus*. Из этого ряда выбивается пик в районе губы Княжая, где портов никогда не было. Объяс-

нить эту несогласованность можно, если учесть схему течений (рис. 2А), которые канализируют потоки планктонных личинок мидий в заливе.

Течение входит в залив вдоль Кандалакшского берега. Первый, по ходу течения, порт – Умба. «Выше» Умбы Т-морфотипы практически не встречаются. Их частота повышается, начиная с Умбы. Огибая кут, течение идет вдоль Карельского берега. Вдоль этого берега, по мере удаления от Кандалакши, крупнейшего портового района, где в поселениях мидий доминируют *M. trossulus* (Katolikova et al., 2016), доля Т-морфотипов постепенно снижается. Мы связываем распределение *M. trossulus* вдоль Карельского берега с выносом течениями личинок из кута. Как было показано выше, после коллапса мидий в 2000 г., область доминирования Т-морфотипа в вершине залива расширилась. Возможно, процесс экспансии этих форм продолжается. В таком случае пик обилия Т-морфотипа в районе губы Княжая можно трактовать, как результат совсем недавнего (после 2010 года) вселения сюда *M. trossulus*.

Выявленные пространственно-временные паттерны не противоречат высказанной гипотезе о недавней инвазии *M. trossulus* в Белое море. Одновременно мы видим, что таксономическая структура поселений мидий динамична и может меняться не только за счет интродукции *M. trossulus* и их расселения из мест интродукций, но и вследствие локальных изменений гидрологических факторов.

Список литературы

- Наумов А. Д., Федяков В. В. 1993. Вечно живое Белое море. СПб: 1–335.
- Шкляревич Г.А., Моисеева Е.А. 2016. Антропогенное влияние регулируемого сброса пресных вод из систем ГЭС в Белое море на мелководных беспозвоночных. // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. № 8 (153): 46–51.
- Katolikova M., Khaitov V., Väinölä R., Gantsevich M., Strelkov P. 2016. Genetic, ecological and morphological distinctness of the blue mussels *Mytilus trossulus* Gould and *M. edulis* L. in the White Sea. // PLOS ONE. Vol. 11: e0152963.
- Riginos C., Cunningham C.W. 2005. Local adaptation and species segregation in two mussel (*Mytilus edulis*×*Mytilus trossulus*) hybrid zones. // Molecular Ecology. Vol. 14: 381 – 400.
- Väinölä R., Strelkov P. 2011. *Mytilus trossulus* in Northern Europe. // Marine Biology. Vol. 158: 817 – 833.

ВСЕГДА АКТУАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ МОРСКИХ БИОЛОГИЧЕСКИХ СТАНЦИЙ

В.В. Хлебович

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия
e-mail: khleb32@mail.ru

Выбор места морских биостанций определяется: 1) типичностью условий для большой акватории, 2) разнообразием биотопов, 3) удалением от антропогенных воздействий, 4) наличием защищенной бухты, 5) наличием источников пресной воды, 6) берегами, пригодными для строительства, 7) возможностью подключения к электросети, 8) относительной близостью к населенному пункту для надежного снабжения, экстренной медицинской помощи и др.

Для морских биостанций всегда актуальным будет главное требование древнего римлянина Катона Старшего, адресованное начинающему вести свое хозяйство соотечественнику – дружить с соседями. Известны примеры конфликтов биостанций с местной властью, спровоцированных проявлениями своего рода шовинизма «научников».

Оптимальный статус биостанции – экспедиционная база, или постоянно действующая экспедиция в ранге лаборатории крупного центрального института, тематически заинтересованного в стационарных биологических исследованиях. Сотрудники должны иметь постоянные рабочие места и на станции, и в институте; время работы там или там определяется рабочей целесообразностью. Статус экспедиции позволяет материально компенсировать сотрудникам долгую работу вне дома. Много пришлось мне отбивать, защищая современный статус ББС ЗИН. Помогало мне стоять на своем то, что в это время наблюдалось на Мурманской биостанции в Дальних Зеленцах (см.: <http://alexandragor.livejournal.com/512423.html>). Каких бы усилий не предпринимало руководство МБС, быт постоянно живущих здесь сотрудников был всегда хуже, чем в центре. Большая часть заседаний ученого совета посвящалась не научным вопросам, а продуктивности молочной фермы или яйценоскости кур.

Экспериментальные работы на морской биостанции немислимы без аквариальной с регулируемой температурой. В условиях Белого моря оправдали себя изотермические комнаты-камеры с возможностью регулирования температуры от -2.0° до $+25^{\circ}$ С. Аквариумы в изотермических камерах всегда замкнутого типа.

Обязательный элемент морской биостанции – ее флот. У причала всегда должна быть флотилия весельных лодок, доступных всем сотрудникам, включая прикомандированных. Нужны моторные катера для коротких выездов подготовленных штатных сотрудников. Очень полезен для разных действий рабочий мотобот 5–7 тонн. В свое время начальник Отдела морских экспедиционных работ АН (ОМЭР) знаменитый полярник Иван Дмитриевич Папанин не менее чем величественными океанскими кораблями науки, гордился приобретением для прибрежных работ суденышек СТБ (стальной тралбот), их главный двигатель мощностью 80 л.с. легко переключался на лебедку, что давало возможность вставать на якорь на глубинах, работать тралом

или самым большим дночерпателем. Самым большим судном для обеспечения работ морской биостанции мы долго считали отечественный сейнер РС-300, которым был наш «Картеш» (сейчас работает как исследовательское судно Московского университета). Суда большего тоннажа были непригодны для, как правило, небольших биостанций, по чисто административным причинам – они должны были быть на военном учете. Кроме того, у них должен был быть утвержденный годичный план рейсов, и каждый отход от причала должен был сопровождаться утвержденным сверху рейсовым заданием. Опасность приобретения больших судов опять продемонстрировали Дальние Зеленцы. С появлением крупных морских судов не они стали работать на станцию, а станция, сократив прибрежные работы, стала всеми силами «оправдывать» существование своих больших судов.

На морских биостанциях нужно заниматься только тем, чем можно заниматься только на морских биостанциях (Хлебович, 1978). В специфических условиях Дальних Зеленцов была с энтузиазмом сделана и впоследствии успешно защищена диссертация по тропическому семейству полихет, вообще не представленному в фауне России.

Так чем же надо всегда заниматься на морских биостанциях? Очевидно, на одном из первых мест в тематике биостанции должен быть мониторинг биологических процессов на фоне мониторинга абиотических и антропогенных факторов. Оправдавшим себя можно считать мониторинг пелагиали по горизонталю на избранной точке – Декадной станции ББС ЗИН, начатый шестьдесят лет назад буквально в первый день основания биостанции (см.: Бергер и др., 2003; Усов, 2015).

Читатель, вероятно, сталкивался с ситуациями, когда биохимик, владеющий прибором-методом определения активности некоего фермента, через некоторое время начинает утверждать, что именно этот фермент оказывается ключевым в организме. Подобная опасность подстерегает всех биологов, работающих на биостанции. Через какое-то время начинает казаться, что именно его объект наилучший для мониторинга. Это далеко не всегда оправданно, и представляются актуальными поиски простых, дешевых и информативных показателей состояния акватории и биоты, столь же доступных и информативных, как температура, измеренная у людей подмышкой.

Станция в целом должна все время накапливать знания обо всех сторонах биологии окружающих видов и биоценозов. Хороший фундамент для этого был заложен основателем ББС ЗИН В.В. Кузнецовым показавшим подходы к сравнительной характеристике популяций видов и фаун в разных частях акватории (Кузнецов, 1960, 1964; Смирнов, Хлебович, 2015). Возникает вопрос: А не может ли это быть объектом мониторинга?

Замечательным обобщением накопленных ББС МГУ сведений стал «Иллюстрированный атлас фауны и флоры Белого моря» (Цетлин и др., 2010). Особое внимание, конечно, требуют хозяйственно значимые, а также массовые виды. Следует обратить внимание на случаи несоответствия усилий между сбором материала и его камеральной обработкой. Десятилетия каждую весну на нерестилище сельди в Левин-Наволоке собиралось столько материала по паразитам этой рыбы, что требовались для его обработки многие годы.

И где они сейчас, шкафы с этими препаратами? Кто-то из моих учителей говаривал – не делайте из сбора материала спорт.

Особенностью работы на морской биостанции должно быть глубокое осознание специфики морской среды. Первые животные, растения и грибы появились при формировании современного, «натриевого» моря (Наточин, 2006, 2007), очевидно при солёности выше критической 5–8‰ (Хлебович, 2015а). Поэтому только в море сохранились многие первичные черты этих организмов: у животных – отсутствие осморегуляции, способность к внекишечному поглощению растворённых органических веществ, многообразие форм личиночного развития и др. Сходство минеральной компоненты внутренней среды организмов с морской водой позволяет видеть начало многих адаптаций высших животных, в том числе человека, в реакциях морских пойкилосмотических предков (Хлебович, 2015а, б, в, 2017). Отсюда естественен интерес даже медицинской физиологии к изучению истоков этих реакций на примере морских беспозвоночных. Одно из последних свидетельств сказанного – доказательство того, что способность лейкоцитов позвоночных в случаях перегрузки поглощёнными бактериями самоуничтожаться вместе с ними перекисью кислорода, возникла на основе механизмов, выработанных поверхностными эпителиями морских беспозвоночных (Лабас и др., 2006). Но может быть и другой подход – от хорошо изученных на человеке эндокринных процессов регуляции через внутреннюю среду к вопросам регуляции организмов через выделения информационных молекул в морскую воду. Эти экологические связи в море слабо изучены в силу методических трудностей, но они представляются весьма актуальными (Хлебович, 2015б, в). Изложенное позволяет подчеркнуть плодотворность взаимодействия морских биологов с прогрессивными направлениями общей биологии, в частности, имеющими прикладное медицинское значение.

Список литературы

- Бергер В., Наумов А., Усов Н., Зубаха М., Смоляр И., Татуско Р., Левитус С. 2003. 36-летие (1963–1998) наблюдений за планктоном, температурой и солёностью в Белом море. // Международная серия атласов и информации о Мировом океане. Т. 7. СПб–Вашингтон: 1–362.
- Кузнецов В.В. 1960. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.–Л.: 323.
- Кузнецов В.В. 1964. Биология массовых и наиболее обычных видов ракообразных Баренцева и Белого морей. М.–Л.: 1–240.
- Лабас Ю.А., Гордеева А.В., Наглер Л.Г. 2006. Генерация активных форм кислорода морскими беспозвоночными: механизмы и вероятная биологическая роль. // Журн. эволюц. биохим. физиол. № 3: 201–207.
- Наточин Ю.В. 2006. Физико-химические детерминанты физиологической эволюции: от протоклетки к человеку. // Физиол. журн. Т. 92. № 1: 57–71.
- Наточин Ю.В. 2007. Физиологическая эволюция животных: натрий – ключ к разрешению противоречий. // Вестник РАН. Т. 77. № 11: 999–1010.
- Смирнов А.В., Хлебович В.В. 2015. Гидробиолог В.В. Кузнецов: вся жизнь на передовой. // Природа. № 5: 80–84.
- Усов Н.В. 2015. Сезонная и многолетняя динамика обилия зоопланктона в прибрежной зоне Кандалакшского залива Белого моря в связи с изменениями температу-

ры воды. Автореф. Канд. Дисс. Мурманск. Морской биол. Инст. Кольского научн. Центра. – Мурманск: 1–26.

Хлебович В.В. 1978. О трудностях удаленных стационаров. // Вестн. Акад. Наук. № 3: 52–54.

Хлебович В.В. 2015а. Критическая соленость как маркер смены калиевой среды развития жизни на натриевую. // Успехи совр. биол. Т. 135. № 1: 18–20.

Хлебович В.В. 2015б. Прикладные аспекты концепции критической солености. // Успехи совр. биол. Т. 135. № 3: 272–278.

Хлебович В.В. 2015в. Презумпция морского начала в физиологии и экологии животных. // Труды Зоол. инст. Т. 319. № 4: 536–544.

Хлебович В.В. 2017. Акклимация животных организмов: основы теории и прикладные аспекты. // Успехи совр. биол. Т. 137. № 1: 20–28.

Цетлин А.Б., Жадан А.Э., Марфенин Н.Н. (ред.). 2010. Иллюстрированный атлас. Флора и фауна Белого моря. М.: 1–472 с.

Интернет-источники

<http://alexandragor.livejournal.com/512423.html>. В.В. Хлебович. О Дальних Зеленцах

ОСОБЕННОСТИ ПЕРЕНОСА ПАССИВНОЙ ПРИМЕСИ В БЕЛОМ МОРЕ: ЧИСЛЕННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ

И.А. Чернов¹, А.В. Толстиков²

*¹Институт прикладных математических исследований
Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия*

*²Институт водных проблем Севера
Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия
e-mail: chernov@krc.karelia.ru*

Введение

Методы математического и численного моделирования на фоне бурного роста мощности и доступности высокопроизводительных компьютеров позволяют ставить и решать новые важные задачи. В частности, возможен численный эксперимент в условиях, исключающих прямое измерение параметров. Белое море представляет значительный многоплановый интерес, а, кроме того, — является интересным объектом с точки зрения моделирования. В силу имеющихся здесь интенсивных течений и сильных приливов, малой глубины и сравнительно малых размеров накладываются серьезные ограничения на шаг по времени численной модели и, тем самым, запрашиваются высокие требования к эффективности алгоритмов и производительности вычислительных устройств. С другой стороны, относительно стабильная схема течений гарантирует слабую зависимость состояния Белого моря от начальных условий. Для Белого моря накоплено большое количество данных (Гидрометеорология..., 1991; Белое море..., 2007; Система Белого моря, 2010; Толстиков, 2016), однако распределение станций неоднородно как в пространстве, так и во времени; этот факт затрудняет постановку граничных условий и верификацию модели. Нами используется модель JASMINE, описанная в (Чернов и др., 2016). Горизонтальное разрешение 50 на 50 равноотстоящих точек, что составляет 8 км. Вертикальное разрешение — 16 уровней. Шаг по времени составляет 6 минут. Прилив задается как гармоническое колебание внешнего уровня моря на «жидкой границе» с учетом запаздывания по фазе.

Перенос в Белом море

Характерная схема течений в Белом море была описана Тимоновым (1947) и позже уточнялась в работах (Гидрометеорология..., 1991; Семенов, 2004; Зимин и др., 2016). Белое море характеризуется квазигеострофическими течениями, связанными с доминирующей полусуточной волной лунного прилива. Основными компонентами поверхностных течений в Белом море являются следующие: течение переменного направления в Горле; циклонический круговорот в Бассейне; вихри в заливах; хаотичное движение в Воронке; течения вдоль берегов. Период циркуляции близок к периоду приливной волны, в связи с чем в море имеет место псевдопериодическая схема геострофического приспособления (Семенов, 2004).

Течения переносят примесь, которая может быть плавучей (двумерное поле) или распределенной в толще воды (с нулевой плавучестью, или с заданной плотностью). Здесь мы рассматриваем, в основном, двумерную примесь. Пассивной примесью или трассером называется поле концентрации абст-

рактного вещества, не взаимодействующего с другими расчетными полями, за исключением векторного поля скорости течения. Трассер не оказывает влияния на состояние моря и меняется только в силу деятельности источников и стоков и переноса. Эти предположения упрощают действительность, но они приемлемы, когда концентрации веществ относительно малы и сроки вычислительного эксперимента непродолжительны. Актуальный пример трассера – нефть, пятна которой переносятся течениями. Большой класс псевдодвумерных трассеров – фитопланктон. Ихтиопланктон также может вести себя как примесь.

Для описания динамики примеси *исключительно* важны граничные условия. Мы применяем условие Флезера. Предполагается, что за границей Белого моря вещество отсутствует, так что втекает чистая вода, а выносится приграничная концентрация. Это предположение оправдано, так как Баренцево море намного превосходит размерами Белое и масштаб за границей существенно больше. Однако это условие осложняет изучение поведения вещества на «жидкой границе». Мы считаем, что для изучения рассеяния вещества, изначально сосредоточенного вдали от границы или распределенного по акватории, оно приемлемо.

Мы оценивали время удаления примеси, изначально сосредоточенной в одном узле расчетной сетки, либо распределенной по акватории и выявляли области, из которых удаление вещества затруднено.

Результаты

Динамика переноса примеси соответствует схеме течений Белого моря при существенном ее искажении ветром. Концентрированная в узле сетки примесь «растекается» по морю, распределяясь относительно равномерно (меньше проникая в вершины заливов). Трехмерная примесь рассеивается сильнее, распространяясь также в нижележащие горизонты, и меньше подвержена влиянию ветра.

Под очищением моря мы подразумеваем снижение концентрации по отношению к начальной в сто раз. Полное очищение моря от пленки, равномерно покрывающей всю акваторию, составляет 3.5 года. Без ветра, за счет одной приливной динамики, этот срок не превышает 4 лет. Напротив, чисто ветровые течения очищают море за 3.5 года. Отметим, что очищение большей части акватории — не более двух лет, а остальное время требуется для удаления вещества из Онежского залива. Примесь, изначально равномерно покрывавшая поверхность этого залива, удаляется из моря за тот же интервал времени.

Эти и другие численные эксперименты показывают, кутовая часть Онежского залива является своеобразной гидродинамической ловушкой: концентрация пассивной примеси (как плавучей, так и трехмерной) в ней слабо убывает со временем. Концентрированная в одном узле сетки в вершине залива примесь удаляется из моря за 6 месяцев. Для сравнения, например, в Кандалакшском заливе для этого требуется не более трех месяцев. В Двинском и Мезенском заливах, Бассейне и Горле — 1–2 месяца.

Вещество попадает в залив, но не может оттуда уйти. Нам неизвестны прямые доказательства, представленные в публикациях, подтверждающие

либо опровергающие данное явление, кроме работы Лебедевым и др. (2013), где показано, что в устьевой части р. Онега существуют все условия для длительного удержания загрязняющих веществ. Косвенным подтверждением наличия «гидродинамической ловушки» служит загрязненность вод кутовой части залива, так как имеющуюся здесь взвесь можно считать пассивной примесью. Альтернативным объяснением загрязненности акватории Онежского залива является деятельность портов г. Онега и г. Беломорск. Второе известное подтверждение — результаты ихтиологических ловов личинок беломорской сельди, которые летом 2016 г. концентрировались в районе губы Ухта и практически не встречались севернее этой акватории (данные совместной экспедиции ИО РАН и ИВПС КарНЦ РАН).

Численные эксперименты также показывают, что приливные течения переносят примесь в кутовую часть Мезенского залива. Такое поведение согласуется со схемой типичных течений в Белом море, однако нам неизвестны наблюдения, подтверждающие «удерживающие» механизмы плавучего вещества в Мезенском заливе. Косвенным подтверждением служит стабильно высокая концентрация взвешенного вещества в этом заливе при анализе спутниковых данных ресурса (<http://optics.ocean.ru/>).

Общая схема переноса примеси такова. Сначала концентрированная примесь распределяется по всей акватории, затем наблюдается снижение концентрации в Кандалакшском и Двинском заливах. Вещество рассеивается и выносится из моря, оставаясь заметным в Онежском и Мезенском заливах, у Терского берега. При смене ветра пятно может попадать в Кандалакшский или Двинский залив. В Онежском и Мезенском заливах концентрация выше, чем в соседних районах.

Заключение

Численное моделирование позволило выявить два района, удерживающих примесь существенно дольше по сравнению с другими участками акватории за счет особенностей течений и морфометрии. Оценены типичные сроки очищения моря (и отдельных заливов) от примеси, определяемые временем освобождения «гидродинамических ловушек» и не превосходящие полугодия для моря и Онежского залива, а также нескольких месяцев для прочих мест. Выявлена тенденция Кандалакшского и Двинского заливов к освобождению от примеси (хотя концентрированная в куте Кандалакшского залива примесь рассеивается 3 месяца — дольше, чем в других заливах, за исключением Онежского). В дальнейшей работе планируется учесть захват и перенос трассера плавучим льдом, обмен с атмосферой, изменение прозрачности моря в зависимости от концентрации трассера.

Работа выполняется при поддержке гранта РФФИ № 16-45-100162 p_a.

Список литературы

Белое море и его водосбор под влиянием климатических и антропогенных факторов 2007. // Под ред. Н.Н. Филатова, А.Ю. Тержевика. Карельский научный центр РАН. – Петрозаводск: 1–335.

Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. 1991. Т. II. Вып. 2. Белое море. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биопродуктивности. – Л.: 1–196.

Зимин А.В., Атаджанова О.А., Романенков Д.А. и др. 2016. Субмезомасштабные вихри в Белом море по данным спутниковых радиолокационных измерений. // Исследование Земли из космоса. № 1-2: 129–135.

Лебедев А.А., Андрианов В.В., Неверова Н.В., Лукин Л.Р. 2013. Вторичное загрязнение нефтепродуктами прибрежной зоны Онежского залива Белого моря. // Известия амурского научного центра РАН. Вып. 15. № 3 (3): 927–931.

Семенов Е.В. 2004. Численное моделирование динамики Белого моря и проблема мониторинга. // Известия Российской академии наук. Физика атмосферы и океана. Т. 40. № 1: 128–141.

Система Белого моря. 2010. Природная среда водосбора Белого моря. Т. 1. – М.: 1–480.

Тимонов В.В. 1947. Схема общей циркуляции вод бассейна Белого моря и происхождение его глубинных вод. // Труды Государственного океанографического института. Вып. 1: 118–131.

Толстикова А.В. 2016. Изменчивость температуры поверхностного слоя Белого моря. ГЕОС. – М.: 1–212.

Чернов И.А., Толстикова А.В., Яковлев Н.Г. 2016. Комплексная модель Белого моря: гидротермодинамика вод и морского льда. // Труды Карельского научного центра РАН. Серия «Математическое моделирование и информационные технологии». № 8: 116–128. doi: 10.17076/mat397.

Интернет-ресурсы

Bio-optical characteristics of the Russian seas from satellite ocean color data 1998–2012. URL: <http://optics.ocean.ru>. (дата обращения: 09.01.2017).

**ОСОБЕННОСТИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА У
ПРЕДСТАВИТЕЛЯ БЕЛОМОРСКОЙ ИХТИОФАУНЫ
LUMPENUS FABRICII ИЗ РАЗНЫХ ЗАЛИВОВ**

**М.В. Чурова, О.В. Мещерякова, С.А. Мурзина,
С.Н. Пеккоева, Н.Н. Немова**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии
Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия.
e-mail: mchurova@yandex.ru

Одним из представителей семейства Стихеевых (Stichiaedae) является люмпенус фабриция *Lumpenus fabricii*, который обитает в арктических и субарктических морских экосистемах, в том числе в Белом море. В литературе сведения о биологии данного вида крайне отрывочны, а данные о биохимических адаптациях на уровне липидного обмена у данного вида в Белом море за последние годы представлены только нашими коллегами (Murzina et al., 2013). Жизненный цикл люмпенуса как и других видов этого семейства представлен пелагической молодью и придонными взрослыми особями.

Важнейшим метаболическим фактором, определяющим функциональную активность клеток различных органов и, соответственно, процессы роста и развития рыб, является уровень энергетического обмена. Достаточный уровень энергетического метаболизма определяет все основные процессы жизнедеятельности особей, особенно в первые годы жизни, когда требуются большие энергетические затраты на синтез структурных, функциональных и запасных соединений (Озернюк, 1985). Исследуя параметры энергетического обмена можно оценить состояние молодки рыб и особенности ее развития. Об энергетическом статусе можно судить по значению активности ключевых ферментов путей аэробного и анаэробного синтеза АТФ. Изменение метаболизма липидов, как наиболее важных энергетических компонентов имеет важное значение для адаптаций северных гидробионтов. Липиды рыб, главным образом, их жирные кислоты – основной источник метаболической энергии для их роста, развития, репродукции и плавания, особенно у тех, которые имеют высокий уровень липидов в теле (более чем 20% сырой массы). Комплексный подход в исследовании особенностей энергетического обмена, основанный на изучении состава и роли липидов и их жирнокислотных компонентов, уровня аэробного и анаэробного энергетического обмена в органах и тканях у северных рыб, имеет существенное значение для понимания вопроса о функционировании метаболических систем организма в условиях изменяющихся факторов среды.

Целью исследования было изучение особенностей энергетического обмена у люмпенуса фабриция *Lumpenus fabricii* в зависимости от условий обитания в разных заливах Белого моря. Исследовали активность ферментов цитохром с оксидазы (ЦО), лактатдегидрогеназы (ЛДГ), альдолазы, 1-глицерофосфатдегидрогеназы (1-ГФДГ) в мышцах и печени у люмпенуса из Кандалакшского, Онежского и Двинского заливов. Активность определяли спектрофотометрически. Липидный статус рыб оценивали по содержанию общих липидов (ОЛ), триацилглицеринов (ТАГ), фосфолипидов (ФЛ), холестерина (ХС), эфиров

холестерина и восков, а также жирнокислотному спектру общих липидов с помощью методов тонкослойной и газовой хроматографии. Для детального сравнения уровня энергетического обмена исследуемые особи были разделены на группы по размерно-весовым характеристиками и в зависимости от стадии зрелости (табл. 1).

Таблица 1

Средняя длина особей люмпенуса, см.
(*Lumpenus fabricii*) из разных заливов Белого моря

группа	Залив		
	Кандалакшский	Онежский	Двинский
неполовозрелые особи			
1	7.63±0.51	9.13±0.91	—
2	11.58±1.12	11.95±1.66	—
3	13.50 ±1.31	14.45±1.22	—
половозрелые особи			
4	16.24 ±1.75	18.53±1.81	16.20±1.1

По результатам анализа установлено, что особи люмпенуса из Онежского залива отличаются более низким уровнем активности ЦО в мышцах по сравнению с особями из Кандалакшского и Двинского заливов (Табл. 2). ЦО, ключевой фермент дыхательной цепи митохондрий, и его активность является показателем уровня аэробного метаболизма (Goolish, Adelman, 1987). Данные результаты указывают на более низкий уровень аэробного обмена в мышцах люмпенуса из этого залива. При этом у люмпенуса из Онежского залива установлен повышенный уровень суммарных фосфолипидов за счет минорных классов, таких как фосфатидилинозит, фосфатидилсерин и лизофосфатидилхолин, что может быть связано с изменением микровязкости и ионной проницаемости биомембран в ответ на различающиеся условия обитания (температура, соленость и давление) (Murzina et al., 2013). Ранее в исследовании (Murzina, 2010) было показано различие уровня отдельных фосфолипидов (в частности, фосфатидилинозитола), жирных кислот у мальков и взрослых особей арктического люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* из разных биотопов северо-западного Шпицбергена отличающихся соленостью и температурой, что указывает на включение данных липидов в компенсаторные механизмы адаптации.

В печени у особей из Онежского залива, наоборот, активность ЦО была выше (табл. 2), но это было характерно только для неполовозрелых особей. При этом уровень активности у ювенильных особей был выше по сравнению с половозрелыми. Это, вероятнее всего, связано с особенностями обмена и высоким уровнем процессов биосинтеза у ювенильных особей.

У люмпенуса из Двинского залива по сравнению с другими заливами установлен более низкий уровень активности ферментов углеводного обмена, альдолазы и 1-ГФДГ в мышцах, а также наблюдалась тенденция к снижению ЛДГ (Таблица 2). Данные результаты указывают на более низкий уровень использования углеводов в энергетическом обмене и процессах биосинтеза, а также возможном перераспределении энергетических субстратов в мышцах рыб из Двинского залива. Одной из причин может быть качественные и ко-

личественные различия в объектах питания люмпенуса в разных заливах. Установлены модификации жирнокислотного состава в мышцах рыб, связанные с разными трофоэкологическими и гидробиологическими условиями обитания исследуемых заливов.

Таблица 2
Активность ферментов ЦО, ЛДГ, альдолазы, 1-ГФДГ в мышцах и печени неполовозрелых и половозрелых особей люмпенуса *Lumpenus fabricii* из разных заливов Белого моря, мкмоль/мин/г.

группа	стадия зрелости	Кандалакшский	Онежский	Двинский
мышцы				
ЦО				
1	неполовозрелые	0.12±0.02	0.18±0.01	—
2		0.19±0.01	0.11±0.005 ^a	—
3		0.21±0.02	0.09±0.003 ^a	—
4	половозрелые	0.25±0.01*	0.09±0.01 ^{a*}	0.22±0.02 ^b
ЛДГ				
1	неполовозрелые	3.22±0.30	2.09±0.32	—
2		3.40±0.41	2.68±0.44	—
3		4.22±0.32	3.36±0.45	—
4	половозрелые	5.25±0.44*	4.66±0.52*	3.91±0.26
1-ГФДГ				
1	неполовозрелые	0.17±0.02	0.13±0.02	—
2		0.17±0.01	0.15±0.02	—
3		0.24±0.02	0.15±0.01	—
4	половозрелые	0.26±0.01*	0.24±0.02*	0.197±0.02 ^{a b}
Альдолаза				
1	неполовозрелые	0.11±0.02	0.06±0.005	—
2		0.07±0.005	0.10±0.009	—
3		0.13±0.021	0.08±0.005	—
4	половозрелые	0.33±0.03*	0.37±0.03*	0.184±0.02 ^{a b}
печень				
ЦО				
2	неполовозрелые	0.62±0.07	0.915±0.06 ^a	—
3		0.48±0.06	0.855±0.08 ^a	—
4	половозрелые	0.47±0.02*	0.538±0.03*	0.451±0.04

Примечание: знаком «*» обозначены достоверные различия на уровне $p < 0.05$ между неполовозрелыми и половозрелыми особями; знаком «^a» такие же различия по сравнению с Кандалакшским заливом; «^b» – по сравнению с Онежским заливом.

Для особей из Кандалакшского залива показана наиболее высокая активность ЦО (табл. 2). При этом уровень активности ЦО увеличивался вместе с массой особей и был наиболее высоким у половозрелых особей по сравнению с неполовозрелыми (табл. 2). Данные результаты указывают на повышенный уровень аэробного обмена у люмпенуса из Кандалакшского залива. Вероятно, более высокая интенсивность аэробного обмена необходима для обеспечения энергией АТФ биосинтетических процессов и активности рыб в условиях низких температур этого залива (на момент взятия проб по сравнению с точками сбора из других заливов). Известно, что у рыб, обитающих в условиях низких

температур, более высокая концентрация и, соответственно, активность фермента, компенсирует низкую скорость реакций метаболизма (Мещерякова и др., 2013).

Обнаруженные вариации интенсивности аэробного и анаэробного обмена и липидного состава у рыб из разных заливов Белого моря указывают на различия в их энергетических потребностях и особенности поддержания энергетического гомеостаза в специфических гидрологических, экологических и кормовых условиях каждого из заливов.

Работа выполнена на оборудовании Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН. Финансовое обеспечение работы осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (№ темы 0221-2014-0033), а также РФФИ № 17-04-00466 и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН на 2014-2016 гг. «Поисковые фундаментальные научные исследования в интересах развития Арктической зоны Российской Федерации», проект «Эколого-биохимическая характеристика устойчивости гидробионтов Арктической зоны России в условиях изменения климата» (№ г.р. 114061940010).

Список литературы

Мурзина С.А., Немова Н.Н., Неведова З.А., Фальк-Петерсен С. 2010. Влияние экологических условий обитания люмпена пятнистого *Leptoclinus maculatus* на липидный состав печени и мышц. // Экология. – Т. 41. № 1: 51–54.

Озернюк Н.Д. 1985. Энергетический обмен в раннем онтогенезе рыб. – М.

Мещерякова О.В., Чурова М.В., Немова Н.Н. 2013. Межвидовые, возрастные и половые различия в активности цитохром с оксидазы белых мышц рыб из водоемов Северо-Запада России. // Труды Карельского научного центра РАН. – № 3: 136–142.

Goolish E.M., Adelman I.R. 1987. Tissue-specific cytochrome oxidase activity in large-mouth bass: the metabolic costs of feeding and growth. //Physiological Zoology, Т. 60, №. 4: 454–464.

Murzina S.A., Nefedova Z., Falk-Petersen S., Ripatti P.O., Ruokolainen T.R., Pekkoeva S.N., Nemova N.N. 2013. Lipid Status of the Two High Latitude Fish Species, *Leptoclinus maculatus* and *Lumpenus fabricii*. // International Journal of Molecular Sciences, Vol. 14. N. 4: 7048–7060.

ВЛИЯНИЕ БЕЛОМОРСКОЙ ГУБКИ *HALICHONDRIA PANICEA* НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ МИДИЙ *MYTILUS EDULIS*

А.Н. Шаров,¹ С.В. Холодкевич,^{1, 2} В.В. Халаман³

¹Санкт-Петербургский научно-исследовательский
Центр экологической безопасности РАН, Россия

²Санкт-Петербургский государственный университет, Россия

³Беломорская биологическая станция Зоологического института РАН,
Санкт-Петербург, Россия.
e-mail: sharov_an@mail.ru

Введение

Среди морских эпибентосных животных известны виды, которые можно назвать «экологически агрессивными». Их объединяет высокая скорость соматического роста, эврибионтность, способность интенсивно обрастать как свободные поверхности, так и субстраты, занятые другими животными или растениями, способность выделять токсические для других организмов вещества. Подобные представители широко распространены среди животных, имеющих модульную организацию, в том числе и среди губок (Vecerro et al., 1997).

Одним из видов, претендующих на роль экологически агрессивного, является губка *Halichondria panicea* (Pallas, 1766) (Халаман и др. 2017). В Белом море *H. panicea* – обычный компонент эпибентосных сообществ (Халаман, 2001; Халаман, Комендантов, 2011). *H. panicea* отличается высокой скоростью роста, устойчивостью к эпсибиозу и значительной эврибионтностью.

Известно, что вещества, выделяемые взрослой *H. panicea* во внешнюю среду, губительны для личинок ряда гидробионтов, в частности, асцидий *Styela rustica* L., мидий *Mytilus edulis* Linnaeus, а также для личинок своего вида (Халаман и др., 2008, 2011, 2014). Экстракты губки обладают антимикробной активностью, а в отношении культур клеток позвоночных животных – цитотоксической активностью (Dugunda, 1983; Althoff et al., 1998). Присутствие *H. panicea* негативно влияет на поселение мидий: по сравнению с контролем биомасса, плотность поселения и средние размеры моллюсков оказываются существенно сниженными (Халаман, Комендантов, 2016). Воздействие на мидий кондиционированной губками водой ведет к изменению биохимического статуса тканей этих моллюсков (Скидченко и др., 2011). Негативное воздействие губки *H. panicea* на взрослых мидий *Mytilus edulis* усиливается с увеличением размерно-возрастных параметров моллюсков (Халаман и др., 2017).

Материалы и методы

Работа была выполнена на ББС ЗИН РАН Мыс Картеш (губа Чупа, Кандакшский залив Белого моря). Материал был собран с многолетних обрастаний искусственных субстратов, подвешенных в верхнем 3-м слое воды в непосредственной близости от ББС. Всего было отобрано 75 мидий, створки которых обросли губкой *H. panicea* и 75 особей мидий без губки. Выбраны мидии с проективным покрытием створок раковин близким к 100%. У 40 мидий створки были очищены от губки и помещены в садок на глубину 3 м рядом с районом отбора.

Каждую мидию помещали в отдельный проточный аквариум, скорость протока морской воды составляла в среднем 4.5 л/ч. Соленость (24‰) и температура (12–15°C) воды соответствовали природным в момент проведения эксперимента. Все мидии перед началом эксперимента были акклимированы в течение суток к лабораторным условиям. Перед акклимацией ко всем мидиям с внешней стороны их створок (над местом расположения сердца) с помощью цианакрилатного клея крепили специальный миниатюрный держатель, в котором затем фиксировали волоконно-оптический датчик весом (Холодkevич и др., 2015).

Физиологическое состояние мидий оценивалось по времени восстановления у животных сердечного ритма после кратковременной функциональной нагрузки (Холодkevич и др., 2015). В качестве функциональной нагрузки использовали резкое понижение солености воды на 50% (с 24 до 12‰), с последующим восстановлением солености до исходной.

В ходе всего эксперимента у всех тестируемых животных проводили постоянную регистрацию частоты сердечных сокращений (ЧСС) оригинальным волоконно-оптическим методом (Kholodkevich et al., 2008; Холодkevич и др., 2015). После проведения эксперимента у всех мидий измеряли длину раковины, определяли возраст по зимним кольцам остановки роста.

Результаты и обсуждение

Значения ЧСС мидий до проведения тестирования варьировали от 16 до 43 ударов/мин. (далее уд./мин.). В среднем величина ЧСС составляла 23 ± 1.7 уд./мин. при температуре воды 15–17°C. Длина раковины мидий, обросших губкой, варьировала от 33 до 64 мм и в среднем составляла 50 ± 1 мм, у контрольных особей – 55 ± 2 мм при варьировании от 28 до 77 мм. Возраст мидий по кольцам зимней остановки роста был от 3-х до 10 лет, в среднем у экспериментальных мидий составлял 6 ± 1.8 лет, у контрольных – 6 ± 1.9 лет.

ЧСС мидий без губки зависела от возраста ($R^2=0.304$, $p=0.01$) и размеров ($R^2=0.504$, $p=0.005$) особей. Мидии, створки которых обросли губкой *H. rapisca*, имели существенно более продолжительное время восстановления ЧСС, чем особи, без губки ($R^2=0.307$, $p=0.01$). Размер ($R^2=0.42$, $p=0.02$) и возраст ($R^2=0.49$, $p=0.005$) мидий оказали достоверное влияние на время восстановления ЧСС. Более крупным моллюскам требуется большее время на восстановление ЧСС после функциональной нагрузки. При этом если в первой (наименьшей) размерной группе разница во времени восстановления ЧСС между контрольными и обросшими губкой мидиями не достоверна ($p=0.16$), то во всех остальных она оказалась высоко значима: во второй – $p=0.01$, третьей и четвертой – $p<0.001$.

Аналогичная закономерность наблюдается и в отношении возраста моллюсков. Чем особи старше, тем больше времени они затрачивают на восстановление ЧСС. При этом достоверная разница во времени восстановления ЧСС наблюдалась во всех размерных группах: в первой – $p=0.007$, во второй и третьей – $p<0.001$, в четвертой – $p=0.018$.

Интересно отметить, что очистка раковин мидий от губки и их последующая экспозиция в чистой морской воде непосредственно в открытой акватории в течение 40 часов привела к восстановлению их физиологического со-

стояния к уровню мидий из контрольной группы: усредненное по группе время восстановления ЧСС мидий покрытых ранее губкой снизилось в результате такой операции со 150 минут до 29 минут, характерному для мидий из незагрязненных морских акваторий.

Дальнейшие исследования показали, что уже после 9 часов экспозиции в морской воде время восстановления ЧСС очищенных от губки мидий достоверно ($R^2=0.014$, $p=0.60$) не отличается от мидий, не обросших губкой. Что, вероятно, может быть связано с механическим негативным влиянием на мидий губки *H. panicea*, которая препятствовала полному открытию створок моллюска и ограничивала интенсивность фильтрации воды.

Заключение

Используя в качестве показателя функционального состояния моллюсков время восстановления частоты сердечных сокращений после действия нагрузки (50% снижение солености морской воды на 1 час), было показано негативное воздействие губки *Halichondria panicea* на взрослых мидий *Mytilus edulis*. Причем было показано, что степень негативного влияния усиливается с увеличением размерно-возрастных параметров мидий. Время восстановления ЧСС является показателем активности животных и рассматривается нами в качестве интегральной меры «здоровья» организма. После удаления губки со створок мидий их функциональное состояние восстанавливалось.

Работа выполнена с использованием оборудования Ресурсного центра «Обсерватория экологической безопасности» Научного парка СПбГУ.

Список литературы

Скидченко В.С., Высоцкая Р.У., Крупнова М.Ю., Халаман В.В. 2011. Воздействие экскреторно-секреторных продуктов некоторых беломорских организмов-обрастателей на биохимические показатели мидии съедобной, *Mytilus edulis* L. (Mollusca: Bivalvia). // Изв. РАН. Сер. биол. № 6: 670–683.

Халаман В.В. 2001. Сообщества обрастания мидиевых установок в Белом море. // Биол. моря. Т. 27. № 4: 268–278.

Халаман В.В., Беляева Д.В., Флячинская Л.П. 2008. Влияние экскреторно-секреторных продуктов некоторых животных-обрастателей на оседание и метаморфоз личинок *Styela rustica* (Ascidiae). // Биол. моря. Т. 34. № 3: 200–204.

Халаман В.В., Комендантов А.Ю. 2011. Структура сообществ обрастания, образованных *Halichondria panicea* (Porifera: Demospongiae) в Белом море. // Экология. № 6: 449–458.

Халаман В.В., Комендантов А.Ю. 2016. Экспериментальная проверка способности губки *Halichondria panicea* (Porifera: Demospongiae) конкурировать за субстрат в мелководных сообществах обрастания Белого моря. // Известия РАН. Серия биологическая. №1: 81–87.

Халаман В.В., Корчагина Н.М., Комендантов А.Ю. 2014. Воздействие веществ, выделяемых во внешнюю среду особями своего и чужого видов, на личинок *Halichondria panicea* Pallas, 1766 (Porifera: Demospongiae). // Биол. моря. Т. 40, № 1: 38–45.

Халаман В.В., Мухина Ю.И., Комендантов А.Ю. 2011. Влияние экскреторно-секреторных продуктов организмов-обрастателей на оседание личинок *Halichondria panicea* (Porifera: Demospongiae). // Биол. моря. Т. 37. № 6: 477–482.

Халаман В.В., А.Н. Шаров, С.В. Холодкевич, А.Ю., Комендантов, Т.В. Кузнецова. 2017. Влияние беломорской губки *Halichondria panicea* (Pallas, 1766) на физиологическое состояние мидий *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758, оцениваемое по характеристикам

кардиоритма. // Журнала эволюционной биохимии и физиологии. Т. 53. № 3 (в печати).

Холодкевич С.В., Шаров А.Н., Кузнецова Т.В. 2015. Перспективы и проблемы использования биоэлектронных систем в мониторинге состояния экологической безопасности акваторий Финского залива. // Региональная экология. Т. 37. № 2: 16–26.

Althoff K., Schutt C., Steffen R., Batel R., Müller W. E. G. 1998. Evidence for a symbiosis between bacteria of the genus *Rhodobacter* and the marine sponge *Halichondria panicea*: harbor also for putatively toxic bacteria? // Mar. Biol. V. 130: 529–536.

Becerro M.A., Turon X., Uriz M.J. 1997. Multiple functions for secondary metabolites in encrusting marine invertebrates. // J. Chem. Ecol. V. 23: 1527–1547.

Dyrynda P.E.J. 1983. Modular sessile invertebrates contain larvatoxic allelochemicals. // Develop. Compar. Immun. V. 7: 621–624.

Kholodkevich S.V., Ivanov A.V., Kurakin A.S., Kornienko E.L. Fedotov V.P. 2008. Real time biomonitoring of surface water toxicity level at water supply stations. // Journal of Environmental Bioindicators. V. 3 (1): 23–34.

**УЛЬТРАСТРУКТУРА СПЕРМАТОЗОИДОВ ТУРБЕЛЛЯРИИ
PROVORTEX KARLINGI (NEORHABDOCOELA: DALYELLIIOIDA)
БЕЛОГО МОРЯ**

Е.Е. Шафигуллина, Я.И. Заботин

Казанский (Приволжский) федеральный университет, Россия
e-mail: shafigullina.ee@gmail.com

Морфология сперматозоидов широко используется в филогении плоских червей. При этом особый интерес представляют примеры редукции жгутиков внутри этого типа. В данной работе была исследована ультраструктура сперматозоидов прямокишечной турбеллярии *Provortex karlingi* (Ax, 1951). Черви были собраны в смывах с водорослей на литорали о. Сидоров губы Чупа Белого моря и зафиксированы в 1% глутаровом альдегиде на 0.1 М фосфатном буфере. Спермии *P. karlingi* характеризуются полным отсутствием жгутиков и формированием «перинуклеарного скопления» электронно-плотных гранул. Эта структура полукольцом охватывает дистальную половину ядра и содержит частично погруженные митохондрии. Вероятно, у данного вида «перинуклеарное скопление» выполняет опорную и локомоторную функции, компенсируя редукцию жгутиков.

Введение

Ультраструктура сперматозоидов широко применяется для построения филогенетической системы типа Plathelminthes (Ehlers, 1985). Для большинства плоских червей характерны нитевидные двужгутиковые сперматозоиды, поэтому особый интерес представляют редкие примеры редукции жгутиков внутри этого типа (Mogrow, 2004). В частности, это отмечено для мужских гамет двух видов прямокишечных турбеллярий (Neorhabdocoela) рода *Provortex* – *P. balticus* (Hendelberg, 1969) и *P. tubiferus* (Sopott-Ehlers, Ehlers, 1995). В ходе данной работы была исследована ультраструктура сперматозоидов третьего вида этого рода *P. karlingi* (Ax, 1951) в сравнительно-морфологическом аспекте.

Материалы и методы

Представители *P. karlingi* были собраны в смывах с водорослей на литорали о. Сидоров губы Чупа Белого моря и зафиксированы целиком в 1% глутаровом альдегиде на 0.1 М фосфатном буфере. Материал был подготовлен для трансмиссионной электронной микроскопии по общепринятой методике и исследован с помощью ТЭМ JEM-100 CX II.

Результаты

Мужские половые клетки *P. karlingi* располагаются плотными группами в семяпроводе, стенка которого представлена однослойным непогруженным эпителием с хорошо выраженной базальной мембраной и мускульной обкладкой из кольцевых и продольных мышц.

Сперматозоиды имеют вытянутую форму, достигают 1.5 мкм в диаметре и лишены жгутиков. Свободные микротрубочки занимают кортикальное положение. Ядро (до 1 мкм в диаметре) имеет удлиненную форму; кариоплазма содержит отдельные электронно-плотные скопления хроматина. Значительный объем клетки занимает структура, известная из литературы как пери-

нуклеарное скопление («perinuclear condensation»). Оно состоит из множества электронно-плотных включений (до 0.1 мкм в диаметре) и расположено в непосредственной близости от ядра, охватывая полукольцом его дистальный участок. Гранулы расположены в шахматном порядке в четыре ряда, а в поперечном сечении перинуклеарное скопление напоминает розетку. На периферии данной структуры расположены многочисленные мелкие митохондрии (до 0.3 мкм в диаметре). В среднем отделе сперматозоида вокруг перинуклеарного скопления и ядра также хаотично рассеяны дополнительные электронно-плотные включения (до 0.3 мкм).

Сперматиды *P. karlingi* представляют собой крупные клетки овальной формы (до 15 мкм в поперечнике). Округлое ядро с равномерно рассеянным хроматином и его отдельными уплотнениями (до 0.05 мкм) смещено к одному из полюсов клетки. На ядродержащем полюсе расположено конусовидное выпячивание цитоплазмы с формирующимся интерцентриолярным тельцем. Вблизи цитоплазматической мембраны образуется пара центриолей. Гиалоплазма сперматиды густо заполнена лизосомами, цистернами и пузырьками комплекса Гольджи, митохондриями, каналами гладкой и шероховатой эндоплазматической сети, а также электронно-плотными включениями.

Обсуждение

Безжгутиковые сперматозоиды встречаются у многих групп плоских червей (Ehlers, 1985; Дроздов, Иванков, 2000; Morrow, 2004). Условно всех плоских червей с aberrantными спермиями можно сгруппировать в две категории, не несущие таксономической нагрузки. К первой можно отнести таксоны Catenulida, Macrostromorpha и Prolecithophora (Ehlers, 1985), у которых эта специализация является характерной чертой организации. Вторая условная категория включает таксоны, лишь для отдельных семейств, родов и видов которых описано исчезновение жгутиков сперматозоидов. Так, жгутики отсутствуют у отдельных представителей отрядов Proseriata и Neorhabdocoela (в т.ч. у нескольких видов Dalyellioida и одного вида Typhloplanoida), а также у одного семейства моногеней – Diplozoidae (Morrow, 2004). В частности, лишены жгутиков сперматозоиды далиеллиоид *P. balticus* и *P. tubiferus* (Hendelberg, 1969; Sopott-Ehlers, Ehlers, 1995). У последнего вида также было обнаружено перинуклеарное скопление электронноплотных гранул. В сперматозоидах *P. balticus*, исследованных лишь на светооптическом уровне (Hendelberg, 1969), наличие этой структуры выявить не удалось. Вероятно, в пределах данного рода перинуклеарное скопление принимает на себя опорную и локомоторную функции, компенсируя редукцию жгутиков. Сопотт-Элерс и Элерс (Sopott-Ehlers, Ehlers, 1995) посчитали синапоморфией ультраструктурное сходство безжгутиковых спермиев Provorticinae и Graffillinae и предложили объединить эти два подсемейства (изначально отнесенные к разным семействам) в монофилетический таксон.

Все три упомянутых вида рода *Provortex* имеют очевидное сходство в строении сперматозоидов (отсутствие жгутиков и формирование перинуклеарного скопления). Тем не менее, *P. karlingi* имеет и свои видоспецифические особенности, отличаясь от близких видов меньшим объемом ядра, более вы-

тянутой формой митохондрий и их локализацией не в толще перинуклеарного скопления, а на его периферии. По нашему мнению, все вышеперечисленные уникальные синапоморфии подтверждают монофилию рода *Provortex* и свидетельствуют о таксономической специфичности данных признаков в пределах рода и подсемейства (Шафигулина и др., 2015).

Формирование интерцентриолярного тельца в ходе спермиогенеза характерно для макротаксона Трерахонемата, включающего всех плоских червей с формулой аксонемы сперматозоидов 9+1 (Ehlers, 1985). Факт наличия указанной структуры в сперматиде *P. tubiferus* (Sopott-Ehlers, Ehlers, 1995) и *P. karlingi* (Шафигулина и др., 2015), несмотря на его последующую резорбцию, свидетельствует о происхождении безжгутиковых гамет рода *Provortex* от типичных жгутиковых и, на наш взгляд, представляет собой яркий пример рекапитуляции предковых признаков на клеточном уровне.

Список литературы

Дроздов А.Л., Иванков В.Н. 2000. Морфология гамет животных. Значение для систематики и филогенетики. – М.: 1–460.

Шафигулина Е.Е., Газизова Г.Р., Заботин Я.И. 2015. Ультраструктура безжгутиковых сперматозоидов прямокишечной турбеллярии *Provortex karlingi* (Neorhabdocoela, Dalyellioida). // Зоологический журнал. Т. 9. № 11: 1243–1248.

Ehlers U. 1985. Das Phylogenetische System der Plathelminthes. – New York: 1–317.

Hendelberg J. 1969. On the development of different types of spermatozoa from spermatids with two flagella in the Turbellaria with remarks on the ultrastructure of the flagella. // Zoologiska bidrag från Uppsala. V. 38: 1–50.

Morrow E.H. 2004. How the sperm lost its tail: the evolution of aflagellate sperm. // Biological Reviews. V. 79: 795–814.

Sopott-Ehlers B., Ehlers U. 1995. Modified sperm ultrastructure and some data on spermiogenesis in *Provortex tubiferus* (Plathelminthes, Rhabdocoela): phylogenetic implications for the Dalyellioida. // Zoomorphology. V. 115: 41–49.

ИССЛЕДОВАНИЕ ПОСТУПЛЕНИЯ ВЕЩЕСТВА ИЗ АТМОСФЕРЫ В ПРИРОДНЫЕ АРХИВЫ ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ БЕЛОГО МОРЯ В ОКРЕСТНОСТЯХ БЕЛОМОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ ИМ. Н.А. ПЕРЦОВА МГУ

В.П. Шевченко, Д.П. Стародымова

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия
e-mail: vshevch@ocean.ru

Введение

Воздушный перенос является важным механизмом поставки вещества, включая загрязнения, во многие районы (Лисицын, 1978; Shevchenko, 2003). С 2000 г. сотрудники Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН и их коллеги из многих организаций проводят исследования Белого моря и его водосборного бассейна в рамках проекта «Система Белого моря» (руководитель – академик А.П. Лисицын) (Лисицын, 2010). Большое внимание при этом уделяется изучению рассеянного осадочного вещества атмосферы (аэрозолей) и вещества, осаждающегося из атмосферы и накапливающегося в природных архивах (в снежном покрове, лишайниках, донных осадках озер и др.). С 2010 г. авторы доклада совместно с коллегами проводят такие исследования в окрестностях Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова МГУ (ББС МГУ), расположенной на полуострове Киндо на северо-западном побережье Кандалакшского залива Белого моря (координаты 66°34' с. ш., 33 08' в. д.).

Снежный покров является природным архивом вещества, поступающего из атмосферы (Василенко и др., 1985). Снег сохраняется на поверхности почвы или льда и таким образом фиксирует атмосферные выпадения за снежный период года.

Лишайники – очень устойчивая симбиотическая ассоциация грибов и зеленых водорослей и цианобактерий (Бязров, 2002). Исследование содержания тяжелых металлов в лишайниках позволяет оценить интенсивность выпадения аэрозольных частиц из атмосферы в течение дней, годов, десятков лет (Баргальи, 2005).

Донные осадки озер являются ценными природными архивами, с помощью которых можно реконструировать изменения условий окружающей среды и атмосферное загрязнение (Моисеенко и др., 2000; Smol, 2002; Субетто и др., 2012).

Материалы и методы

Отбор проб снега проводили в окрестностях ББС МГУ в конце зимнего сезона в марте–апреле 2011–2016 гг. с припайного льда и со льда озер (Краснова и др., 2013; Стародымова и др., 2016). Снег отбирали в пластиковые пакеты и растапливали в лаборатории при комнатной температуре. Талую воду снега фильтровали под вакуумом через предварительно взвешенные ядерные лавсановые фильтры с диаметром пор 0.45 мкм и кварцевоволоконные фильтры. В лаборатории ядерные фильтры были высушены и взвешены для оценки массовой концентрации взвеси в снеге, кусок ядерного фильтра использовался для сканирующей электронной микроскопии. Кварцевоволоконные

фильтры после разложения смесью концентрированных кислот были проанализированы методом масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой (ИСП-МС) на приборе Agilent 7500 на содержание микроэлементов.

В мае 2010 г. в окрестностях ББС было отобрано 6 проб кустистых эпифитных лишайников рода *Bryoria* (Шевченко и др., 2011). Пробы отбирали с тонких ветвей на высоте 1.5–2 м над уровнем почвенного покрова в полиэтиленовые пакеты, используя одноразовые полиэтиленовые перчатки. Пробы были высушены при температуре 30–35°C, очищены от примесей и растерты в агатовой ступке. Растертые пробы были разложены смесью концентрированных ультрачистых H_2O_2 , HNO_3 и HF в тefлоновых контейнерах с использованием микроволновой печи. Элементный состав был определен методом атомно-абсорбционного анализа на спектрометрах КВАНТ-2А и КВАНТ-З.ЭТА (Шевченко и др., 2011).

Одна колонка донных осадков из озера Кисло-Сладкого была отобрана в марте 2012 г. в точке с координатами 61°35.9' с. ш., 33°8.125' в. д. на глубине 4 м с помощью пробоотборника гравитационного типа с вакуумным клапаном. Длина колонки была 14 см, ее разрезали на слои толщиной 2 см. После высушивания донных осадков при температуре 70°C и растирки в агатовой ступке аликвоты массой 100 мг были разложены смесью концентрированных сильных кислот (HF , HNO_3 , $HClO_4$). Концентрации микроэлементов определяли методом масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой на масс-спектрометре высокого разрешения Finnigan ELEMENT 2.

Результаты и их обсуждение

Массовая концентрация взвеси в снеге ББС МГУ составляет порядка 1–1.5 мг/л, что соответствует фоновому для Арктики уровню. Частицы в снеге представлены биогенным материалом (споры, фрагменты растений, диатомовые водоросли), минеральными частицами (кварц, полевые шпаты, глинистые минералы и др.) и частицами антропогенного происхождения (сферы сгорания, пепел и агрегаты сажи).

Микроэлементный валовый состав взвешенного вещества снега в целом соответствует составу земной коры. Однако содержание Ni, Cu, Cd, Sb, W, Pb, Bi, U в нерастворимой фазе снега выше, чем в земной коре. Эти элементы в основном поступают из антропогенных источников, в том числе из района медно-никелевых комбинатов Мурманской области (Мончегорский медно-никелевый комбинат находится примерно в 150 км на север от ББС МГУ), в результате дальнего атмосферного переноса в виде примеси, не образуя отдельную фазу (Шевченко и др., 2011). Наибольшее обогащение характерно для Cd, Bi, Pb и Sb.

Кустистые эпифитные лишайники окрестностей ББС МГУ значительно обогащены медью и никелем по сравнению с такими же лишайниками из других районов Карелии, вероятно это является результатом поступления аэрозолей со стороны Мончегорского медно-никелевого комбината. Ранее загрязнение Кандалакшского залива Белого моря медью и никелем за счет выбросов медно-никелевых комбинатов Мурманской области было показано в работе (Виноградова и др., 2008). В то же время, обогащение лишайников окрестностей ББС МГУ свинцом сурьмой, кадмием и цинком находится при-

мерно на одном уровне с лишайниками из других районов Карелии. Вероятно, эти химические элементы поступают в район ББС МГУ за счет дальнего атмосферного переноса; определить их конкретный антропогенный источник не представляется возможным.

Содержание тяжелых металлов в донных осадках озера Кисло-Сладкого находится на фоновом для северо-запада Европейской части России уровне (Моисеенко и др., 2000; Даувальтер и др., 2016). Сравнивая коэффициенты загрязнения озер северной части России (Даувальтер и др., 2016) и озера Кисло-Сладкого, видим, что для Cd, Zn, Pb они находятся на высоком уровне. На содержание этих элементов, вероятно, оказывает дальний воздушный перенос от антропогенных источников.

Выводы

Показано, что содержание большинства тяжелых металлов в изученных пробах находится на фоновом для Арктики уровне. Содержание меди и никеля в природных архивах окрестной ББС МГУ (снежном покрове и эпифитных лишайниках) повышено по сравнению с фоновым уровнем, вероятно, за счет воздушного переноса этих металлов от металлургических предприятий, расположенных на Кольском полуострове.

Авторы благодарны академику А.П. Лисицыну за поддержку и ценные советы, Е.Д. Красновой, А.Н. Новигатскому, А.Н. Пантюлину, А.С. Филиппову, А.Б. Цетлину и сотрудникам ББС МГУ за помощь в проведении полевых исследований, А.Г. Боеву, А.Ю. Бычкову, В. Д. Володичевой, В.В. Гордееву, Л.Л. Деминой за участие в анализе проб. Обобщение результатов по теме доклада выполнено при финансовой поддержке РФФИ (грант № 14-27-00114-П).

Список литературы

- Баргальи Р. 2005. Биохимия наземных растений: Экофизиологический подход к биомониторингу и биовосстановлению. ГЕОС. – М.: 1 – 456.
- Бязров Л.Г. 2002. Лишайники в экологическом мониторинге. – М.: 1–336.
- Василенко В.Н., Назаров И. М., Фридман Ш. Д. 1985. Мониторинг загрязнения снежного покрова. – Л.: 1–181.
- Даувальтер В.А., Кашулин Н.А. 2016. Закономерности распределения тяжелых металлов в донных отложениях озер восточной части Мурманской области бассейна Белого моря. // Вестник Кольского научного центра РАН. № 2 (25): 83–96.
- Краснова Е.Д., Пантюлин А.Н., Белевич Т.А., Воронов Д.А., Демиденко Н.А., Житина Л.С., Ильяш Л.В., Кокрятская Н.М., Лунина О.Н., Мардашова М.В., Прудковский А.А., Саввичев А.С., Филиппов А.С., Шевченко В.П. 2013. Комплексные исследования отделяющихся водоемов на разных стадиях изоляции от Белого моря в марте 2012 г. // Океанология. Т. 53. № 5: 714–717.
- Лисицын А.П. 1978. Процессы океанской седиментации. – М.: 1–391.
- Лисицын А.П. 2010. Процессы в водосборе Белого моря: подготовка, транспортировка и отложение осадочного материала, потоки вещества, концепция «живого водосбора». // Лисицын А.П. (отв. ред.). Система Белого моря. Т. I. Природная среда водосбора Белого моря. – М.: 353–445.
- Моисеенко Т.И., Даувальтер В.А., Ильяшук Б.П., Каган Л.Я., Ильяшук Е.А. 2000. Палеоэкологическая реконструкция антропогенной нагрузки. // Доклады Академии наук. Т. 370. № 1: 115–118.
- Стародымова Д.П., Шевченко В.П., Боев А.Г. 2016. Вещественный и элементный состав нерастворимых частиц в снеге северо-западного побережья Кандалакшского залива Белого моря. // Успехи современного естествознания. № 12: 449–453.

Субетто Д.А., Шевченко В.П., Лудикова А.В., Кузнецов Д.Д., Сапелко Т.В., Лисицын А.П., Евзеров В.Я., ван Беек П. (van Beek P.), Суо М. (Souhau M.), Субетто Г.Д. 2012. Хронология изоляции озер Соловецкого архипелага и скорости современного озерного осадконакопления. // Доклады Академии наук. Т. 446. № 2: 183–190.

Шевченко В.П., Стародымова Д.П., Кутенков С.А., Виноградова А.А., Гордеев В.В., Демина Л.Л., Иванова Ю.А., Филиппов А.С. 2011. Содержание тяжелых металлов в кустистых эпифитных лишайниках Карелии как индикатор атмосферного переноса загрязняющих веществ. // Современные проблемы науки и образования. № 3. URL: <https://www.science-education.ru/ru/article/view?id=4692>.

Shevchenko V. 2003. The influence of aerosols on the oceanic sedimentation and environmental conditions in the Arctic. // Berichte zur Polar- und Meeresforschung. № 464: 1–149.

Smol J.P. 2002. Pollution of Lakes and Rivers: A Paleoenvironmental Perspective. Arnold. – London: 1–208.

**ДИНАМИКА ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ
НА КАРЕЛЬСКОМ БЕРЕГУ БЕЛОГО МОРЯ
(ПО МИКРОПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ)**

Т.С. Шелехова, Н.Б. Лаврова

*ФГБУН Институт геологии, Карельский научный центр РАН,
Петрозаводск, Россия*
e-mail: shelekh@krc.karelia.ru; lavrova@krc.rarelia.ru

На Карельском берегу были исследованы донные отложения озер в районе поселков Чупа, Энгозеро, Кузема, Беломорск. При помощи поршневого пробоотборника в каждой озерной котловине (совместно с сотрудниками ГИ КНЦ РАН) отбирался керн осадков, который изучался в полевых условиях литолого-стратиграфическим методом, в лабораторных условиях – методами спорово-пыльцевого, диатомового и радиоуглеродного (C^{14}) анализов. Для более объективной и достоверной интерпретации данных изучались субрецентные отложения из приливной зоны Белого моря.

В озерных котловинах на побережье Белого моря было выявлено пять фаций осадков: осадки фации позднеледникового приледникового озера (I), осадки фации переходной зоны от пресноводных (приледникового озера) к морским условиям седиментации (II); осадки фации, соответствующей морским условиям (III), осадки фации переходной зоны от морских к озерным условиям (IV) осадки фации пресноводного озера (V) (Колька и др., 2005). Однако, полная последовательность данных фаций выявлена не во всех разрезах. Получены датировки времени отделения озер от Белого моря. Построены модельные кривые относительного перемещения уровня моря для радиоуглеродного и для калиброванного возраста. (Колька В.В. и др., 2012, 2013, 2014, 2015).

В районе п. Чупа изучены осадки из 12 озерных котловин с отметками уреза воды от 11 до 154 над уровнем моря (н. у. м.). Полная последовательность фаций выявлена в озере с абс. отм. уреза воды 81.5 м н. у. м., что позволило оценить палеогеографические условия района исследования. Формирование отложений происходило в разных условиях на протяжении позднеледникового и голоцена в несколько этапов: приледникового пресноводного водоема, в последствии осолоняющегося за счет притока атлантических вод (AL).– I; приледникового морского бассейна (DR-3) – II; морского бассейна (первая половина PB) – III; отделения пресноводного континентального озера (середина PB) – IV; пресноводного континентального водоема (вторая половина PB–BO–AT) – V (Колька и др., 2015; Корсакова и др., 2016).

В районе п. Энгозеро исследованы керны донных осадков в котловинах восьми озер, расположенных от 5.7 до 72.6 м н. у. м. Полная последовательность фаций установлена в котловине озера на абс. отм. 72 м, в остальных – редуцированные последовательности (Колька и др., 2013).

В районах п. Кузема и г. Беломорск установлены только редуцированные последовательности фаций (Колька и др., 2014; Шелехова, Лаврова, 2011; Grönlund, Saarnisto, Ekman, 1996; Vasari et al., 2007).

Приледниковые отложения слагают базальные части разрезов, представлены неслоистой, неяснослоистой или ленточной глиной, алевролитами, слоистым разнозернистым песком. Концентрация пыльцы и спор в данном типе отложений довольно низкая, но их содержание в отложениях вполне достаточно для расчетов процентных соотношений компонентов спектров. Среди пыльцы древесных преобладает *Betula sect. albae* (*Betula pubescens*, *B. czerepanovi*), которая является дальнотранспортной или переотложенной. В группе травянистых преобладает пыльца *Artemisia*, спор – *Bryales* и *Polypodiaceae*. Идентифицирована пыльца таксонов, свойственных позднеледниковым отложениям Карелии: *Ephedra*, *Hyppophae rhamnoides*, *Helianthemum*, *Pleurospermum*, *Chenopodium album*, *Ch. rubrum*, *Ch. polyspermum*, *Eurotia ceratoides*, *Salsola kali*, *Atriplex nudicaulis*, *Salicornia herbacea*, *Artemisia*, *Dryas octopetala*, *Diphasiastrum alpinum*, *Cryptogramma crispa*. Зафиксированы единичные колонии водорослей *Pediastrum* (*P. kawraiskyi*), но чаще встречаются их обрывки. Диатомовый комплекс приледниковых отложений отличается содержанием единичных мелких обломков морских видов *Coscinodiscus* sp., *Chaetoceros holsaticus*, *Navicula* sp., *Pinnularia quadratarea* (п. Чупа, п. Кузема) *Thalassiosira exentrica* (Энгозеро), солоноватоводных *Navicula laterostrata*, *N. peregrina*, *Caloneis schrödery*, а также пресноводных *Cyclotella kuetzingiana* var. *radiosa*, *Aulacoseira distans*, *Aulacoseira* spp. и *Pinnularia*. Часто отложения данной фации не содержат ископаемой диатомовой флоры. В целом, такой состав и малочисленность створок отражают либо чисто пресноводные, либо слабо осолоненные условия седиментации осадков. Растительный покров был несомнен: среди оголенного субстрата произрастали полынно-маревые перигляциальные группировки, которые чередовались с тундровыми кустарничко-ерниковыми зеленомошными палеоценозами и сообществами растений, свойственных территориям с нарушенным и несформированным почвенным покровом.

Осадки фации переходной зоны от пресноводных (приледникового озера) к морским условиям седиментации представлены зеленоватым песком или алевролитом с коричневым до черного органическим материалом. Спорово-пыльцевые спектры (СПС) отличаются нарастанием доли пыльцы *Betula sect. albae*, *Ericales*, *Betula nana*, присутствует пыльца присущая позднеледниковым отложениям, встречаются обрывки колоний водорослей *Pediastrum*. Диатомовый комплекс характеризуется доминированием галофильных видов: *Gyrosigma* sp., *Epithemia zebra* var. *saxonica*, *Achnanthes conspicua*, *Fragilaria subsalina*, *Anomoeoneis sphaeropora* var. *sculpta* и единичными створками морских полигалобов *Chaetoceros* sp., *Glyphodesmis distans*, *Thalassionema nitzschioides*, *Navicula humerosa*, *Nitzschia grunovii*, *Nitzschia obtusa*. и мезогалобов *Mastogloia elliptica*, *Mastogloia grevillei*, *M. smithi* var. *lacustris*, *Diploneis interrupta*.

Морские отложения представлены как минеральным (разнозернистым песком), так и органическим материалом (отдельные раковины и их фрагменты в алевроито-песчаных осадках). Состав зональной и региональной растительности зависит от времени накопления осадков. Объединяющим фактором для СПС морских осадков служит пыльца локальных местообитаний: об-

лигатных галофитов *Atriplex nudicaulis*, *Salicornia herbacea*, *Plantago* sp., *Armeria maritima*, а также доминирование в группе травянистых пыльцы семейств *Cyperaceae* и *Poaceae*. Постоянно присутствует пыльца *Astertype*, продуцируемая, по всей вероятности, *Tripolium vulgare*. Подобный комплекс пыльцы, отражающий локальные условия приливно-отливной зоны Белого моря, идентифицирован в субрецентных СПС. Морские отложения содержат морскую и солоноватоводную диатомовую флору, представленную *Thalassiosira exentrica*, *Achnanthes brevipes*, *Grammatophora oceanica*, *Cocconeis scutellum*, *Amphora proteus*, *Ophephora marina*, *Coscinodiscus* sp., *Navicula scopulorum*, *N. rostellata*, *N. rhombica*, *N. costulata*, *Nitzschia trybrionella*, *Nitzschia commutata* и др.

Осадки фации переходной зоны от морских отложений к озерным представлены неслоистой, неяснослоистой гиттией, алевроитистой гиттией или алевроитом. В осадках рассматриваемой фации наблюдается выклинивание кривых пыльцы галофитов, увеличение пыльцы злаков *Poaceae* и *Cyperaceae*. Основные доминанты среди диатомовых мезогалобы *Diploneis smithi*, *Diploneis smithi* var. *pumilla*, *Mastogloia elliptica*, *Mastogloia smithi*, галофилы *Cocconeis placentula*, *Cyclotella meneghiniana*, *Epithemia sorex*, *Navicula rhyncocephala*, *Navicula cryptocephala*, *Sellaphora pupula*, *Navicula radiosa*, *Gyrosigma* sp.

Голоценовые озерные осадки представлены сапропелями (гиттией) неяснослоистыми с растительными остатками, в которых содержится до 10% (в сумме) галофилов с единичными поли- и мезогалобами: *Thalassiosira* sp., *Coscinodiscus* sp., *Mastogloia* sp. Довольно богат и разнообразен пресноводный комплекс и включает планктонные виды родов *Aulacoseira*, *Cyclotella*, формы обрастаний (эпифиты): *Fragilaria*, *Tetracyclus*, *Cymbella*, *Gomphonema*, *Tabellaria* и донные *Navicula*, *Pinnularia* и др. Полное обособление пресноводного водоема от морского фиксируется по появлению колоний водорослей *Pediastrum*, спор *Isoetes*, а также пыльцы водных и прибрежно-водных растений (*Alisma*, *Myriophyllum*, *Nuphar*, *Nymphaea*, *Sparganium* и др.).

Список литературы

Колька В.В., Корсакова О. П., Шелехова Т.С., Лаврова Н.Б., Арсланов Х.А. 2012. Перемещение береговой линии Белого моря и гляциоизостатическое поднятие суши в голоцене (район поселка Кузема, северная Карелия). // ДАН, Т. 442, № 2: 263–267.

Колька В., Корсакова О.П., Шелехова Т.С., Лаврова Н.Б., Арсланов Х.А. 2013. Реконструкция относительного положения уровня Белого моря в голоцене на Карельском берегу (район поселка Энгозеро, северная Карелия). // Доклады Академии наук. Т. 449. № 5: 587.

Колька В.В., Корсакова О.П., Шелехова Т.С., Алексеева А.Н., Толстобров Д.С., Лаврова Н.Б. 2014. Временная последовательность перемещения береговой линии Белого моря в голоцене по данным изучения донных отложений озер района Кузема (северная Карелия). // Известия РГО. Т. 146. № 6: 14–26.

Колька В.В., Корсакова О.П., Шелехова Т.С., Толстоброва А.Н. 2015. Восстановление относительного положения уровня Белого моря в позднеледниковье и голоцене по данным литологического, диатомового анализов и радиоуглеродного датирования донных отложений малых озер в районе пос. Чупа (северная Карелия). // Вестник МГТУ. Т. 18. № 2: 255–268.

Корсакова О.Р., Колька В.В., Толстоброва А.Н., Лаврова Н.Б., Толстобров Д.С., Шелехова Т.С. 2016. Литология и поздне- послеледниковая стратиграфия донных отложений из котловин изолированных бассейнов побережья Белого моря (на примере малого озера из района поселка Чупа, северная Карелия) // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – Том 24, № 3. – С. 81–101.

Шелехова Т.С., Лаврова Н.Б. 2011. Новые данные о миграции береговой линии Белого моря. // Ученые записки Петрозаводского государственного университета, № 2 (115), март 2011. Серия: естественные и технические науки: 24–32.

Grönlund T., Saarnisto M., Ekman I. 1996. Diatom stratigraphy of Lake Vosmjorka near Belomorsk, Russia: a contribution to the early Holocene of the White Sea basin. // PACT, V. 50: 155–165.

Vasari, Y., Kuznetsov, O.L., Lavrova, N.B., Shelekhova, T.S. & Vasari, A. 2007. Alinlampi, a Late-Glacial site in the northern Karelian Republic. // Annales botanici Fennici 44: 42–55.

**ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ В ДОННЫХ ОСАДКАХ
ОТДЕЛЯЮЩИХСЯ ОТ МОРЯ ВОДОЕМОВ ПОБЕРЕЖЬЯ
КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ**

О.С. Шилова, Т.Ю. Репкина

Географический факультет МГУ имени М.В.Ломоносова

e-mail: o.olyunina@mail.ru

Диатомовые водоросли являются надежными индикаторами изменения обстановок осадконакопления в прибрежной зоне моря. Несмотря на то, что детальные исследования состава диатомей в осадках береговой зоны (включая литораль, супралитораль и подводный береговой склон) и попытки создания баз данных для количественных реконструкций глубины и палеосолености насчитывают несколько десятков лет (Zong et Horton, 1999; Szkornik et al., 2006; Roe et al., 2009; Woodroffe et Long, 2010; Sawai et al., 2016 и др.), для Белого моря такие исследования пока немногочисленны (Уланова, 2003; Kemp et al., 2017). Трудности подобных исследований определяется большим количеством видов диатомей в береговой зоне (сотни видов), часто различием видового состава даже для сходных по характеристикам и близко расположенных биотопов, зависимостью состава диатомей не только от солености, но от множества факторов: характера грунта, гидродинамического режима, наличия макрофитов. Тем не менее, диатомеи зачастую выступают основными индикаторами полеобстановок осадконакопления, что делает чрезвычайно актуальными в настоящее время детальные исследования субфоссильных диатомовых ассоциаций в целях создания надежной базы палеоэкологического анализа и генетической интерпретации отложений.

Высокоамплитудные восходящие неотектонические движения побережья Кандалакшского залива Белого моря, усиленные компенсационным гляциоизостатическим поднятием, приводят к быстрому изменению береговой линии, формированию серии террас и изоляции от моря многочисленных лагун. Это делает его идеальным полигоном для исследований состава диатомовых ассоциаций на различных этапах перехода от морских к континентальным условиям осадконакопления. При изоляции заливов часто формируются меромиктические водоемы с устойчивой химической стратификацией: соленым придонным слоем и опресненным поверхностным слоем воды. На побережьях Кандалакшского залива описан целый спектр таких водоемов на разной стадии изоляции от моря (Краснова и др., 2016). Они могут достаточно долго испытывать периодический приток морских вод. На этой переходной стадии в них накапливаются характерные слоистые осадки с черными сульфидными прослойками. Их формирование может продолжаться в течение нескольких сотен лет (Субетго и др., 2012), пока поднятие берега не приведет к полной изоляции от моря и постепенному опреснению.

В районе с. Лувеньга заложен поперечный береговой профиль от нижней осушки до луговой террасы, изучены диатомеи в поверхностных осадках нижней осушки и серии разновысотных ванн от верхней осушки до верхнего марша. Также диатомеи изучены в колонке донных отложений отделяющейся от моря лагуны, в настоящее время расположенной на уровне верхнего марша. Диатомовые ассоциации в поверхностных осадках верхней и нижней

осушки сходны и характеризуются доминированием мезогалобных и полигалобных видов, образующих группу обрастателей-псаммофитов (эпипсаммон): *Planothidium delicatulum* (Kützing) Round et Bukhtiyarova, *P. hauckianum* (Grunow) Round et Bukhtiyarova, *P. lemmermannii* (Hustedt) E. Morales, *Ophephora mutabilis* (Grunow) Sabbe et Vyverman, *O. guentergrassii* (Witkowski et Lange-Bertalot) Sabbe et Vyverman, *O. marina* (W. Gregory) Petit, *Fragilaria cassubica* Witkowski et Lange-Bertalot. В пределах низкого марша диатомовые ассоциации поверхностных осадков имеют переходный характер: наряду с мезогалобными видами *O. mutabilis*, *Planothidium* spp. в состав доминантов входят олигогалобы-галофилы, типичные для прибрежной зоны морей: *Pseudostaurosira subsalina* (Hustedt) E. Morales и *Nanofrustulum shiloi* (J.J. Lee, Reimer et McEnery) Round, Hallsteinsen et Paasche. В пределах высокого марша в ваннах и отделяющейся лагуне поверхностные осадки более тонкие по сравнению с расположенными гипсометрически ниже водоемами, что отражает спокойные гидродинамические условия. В составе диатомовых ассоциаций доминируют виды-галофилы, обрастатели камней и макрофитов (эпилитон и эпифитон) *P. subsalina* и *N. shiloi*. Кроме того, многочисленны и разнообразны бентосные виды: *Mastogloya* spp., *Surirella* spp., *Navicula cincta* (Ehrenberg) Ralfs, *N. peregrina* (Ehrenberg) Kützing, *Cosmioneis pusilla* (W. Smith) D.G.Mann et A.J. Stickle, *Caloneis weistii* (W. Smith) Hendeу и др. В колонке по составу диатомовых ассоциаций выделено 3 диатомовых зоны (ДЗ). ДЗ 1 (20–30 см) представлена мезогалобными и полигалобными видами, преимущественно грубопанцирными: *Coconeis irregularis* (P. Schulz) A. Witkowski, *C. scutellum* Ehrenberg, *Rhabdonema minutum* Kützing, *Paralia sulcata* (Ehrenberg) Cleve, *F. cassubica*. В ДЗ 2 (10–20 см) в состав доминантов и субдоминантов входят *P. subsalina*, *N. shiloi*, *O. mutabilis*, *O. marina*, *Rhopalodia musculus* (Kützing) O. Müller, *R. constricta* (W. Smith) Krammer. ДЗ 3 (0–10 см) характеризуется абсолютным доминированием *P. subsalina* и *N. shiloi* аналогично поверхностным спектрам в пределах верхнего марша.

В районе с. Умба получена колонка донных отложений оз. с высотой порога стока 4 м. По составу диатомей в донных осадках четко выделяются три стадии развития водоема: прибрежно-морская, меромиктического озера и пресноводная. Радиоуглеродным методом граница меромиктической и пресноводной стадии датирована 3340 ± 90 (ИГАН-3682). В нижней части разреза в алевритах и неслоистом алевритистом сапропеле содержится разнообразная и обильная прибрежно-морская флора диатомей. Концентрации и таксономическое разнообразие возрастают кверху, в связи с установлением более спокойных и благоприятных для развития диатомей условий. На предизоляционной стадии доминируют два солоноватоводных вида: меропланктонный *P. sulcata* и эпифитный *N. shiloi*, концентрации и видовое разнообразие падают. В слое слоистого сапропеля (2.42–2.45 м), накопление которого происходило в меромиктическом водоеме, в состав доминантов входят как типичные пресноводные виды (*Stauroforma exiguiformis* (Lange-Bertalot) R.J. Flower, V.J. Jones et Round, *Staurosira construens* var. *binodis* (Ehrenberg) P.V. Hamilton, *S. venter* (Ehrenberg) Cleve & J.D. Möller), так и солоноватоводные и галофильные, типичные для прибрежной зоны (*N. shiloi*, *P. subsalina*, *Ophephora* spp.). Выше (2.42–2.10 м) залегает неслоистый сапропель, содер-

жащий разнообразные пресноводные виды, преимущественно мелкие створки *Fragilaria sensu lato* (*Staurosira construens* Ehrenberg, *S. venter*, *Pseudostaurosira pseudoconstruens* (Marciniak) D.M. Williams & Round, *P. brevistriata* (Grunow) D.M. Williams & Round, *Staurosirella pinnata* (Ehrenberg) D.M. Williams et Round). Солоноватоводные диатомеи представлены единичными створками.

Таким образом, наблюдаются закономерные изменения состава диатомовых ассоциаций как вдоль поперечного берегового профиля, так и в разрезах донных осадков отделяющихся от моря водоемов, сходные между собой. В пределах осушки в условиях активного гидродинамического режима накапливаются преимущественно песчаные отложения, в составе диатомей преобладает группа псаммофитов: *Planothidium* spp., *Cocconeis* spp. и др. Выше, в более спокойных гидродинамической обстановке, накапливаются илистые отложения с абсолютным доминированием мелких колониальных эпифитных видов *Fragilaria sensu lato*. При этом по мере отделения и опреснения водоема, поли- и мезогалообные виды (*Opephora* spp.) сменяются олигогалолами-галофилами (*P. subsalina*, *S. pinnata*), а затем типичными пресноводными видами (олигогалолами-индифферентами *Saurosira* spp., *P. pseudoconstruens*, *P. brevistriata*).

Список литературы.

Краснова Е.Д., Воронов Д.А., Демиденко Н.А., Кокрятская Н.М., Пантюлин А.Н., Рогатых Т.А., Самсонов Т.Е., Фролова Н.Е., Шапоренко С.И. 2016. К инвентаризации реликтовых водоемов, отделяющихся от Белого моря. // Мокиевский О.В., Исаченко А.И., Дгеубадзе П.Ю., Цетлин А.Б. (ред.) Комплексные исследования Бабьего моря, полуизолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота – изменения на фоне трансгрессии берегов (Тр. Беломорской Биостанции МГУ, т. 12). М.: 211–241.

Субетто Д.А., Шевченко В.П., Лудикова А.В., Кузнецов Д.Д., Сапелко Т.В., Лисицын А.П., Евзеров В.Я., ван Беек П., Суо М., Субетто Г.Д. 2012. Хронология изоляции озер Соловецкого архипелага и скорости современного озерного осадконакопления // ДАН. Т. 446, № 2: 183–190.

Уланова А.А. 2003. Водоросли водоемов с нестабильной соленостью побережий Белого и Баренцева морей, Автореф. дисс. канд. биол. наук. СПб: 1–19.

Kemp A.C., Horton B.P., Nikitina D., Vane C.H., Potapova M., Weber-Bruya E., Culver S.J., Repkina T., Hill D.F. 2017. The distribution and utility of sea-level indicators in Eurasian sub-Arctic salt marshes (White Sea Russia). // Boreas: 1–23. DOI: 10.1111/bor.12233.

Roe H.M., Doherty C.T., Patterson R.T., Swindles G.T. 2009. Contemporary distributions of saltmarsh diatoms in the Seymour-Belize Inlet complex, British Columbia, Canada: implications for studies of sea-level change. // Marine Micropaleontology. Т. 70: 134–150.

Sawai Y., Horton B.P., Kemp A.C., Hawkes A.D., Nagumo T., Nelson A.R. 2016. Relationships between diatoms and tidal environments in Oregon and Washington, USA. // Diatom Research. Т. 31. Vol. 1: 17–38.

Szkornik K., Gehrels W.R., Kirby J.R. 2006. Salt-marsh diatom distributions in Ho Bugt (western Denmark) and the development of a transfer function for reconstructing Holocene sea-level changes. // Marine Geology. Т. 235: 137–150.

Woodroffe S.A., Long A.J. 2009. Salt marshes as archives of recent relative sea level change in West Greenland. // Quaternary Science Reviews. Т. 28: 1750–1761.

Zong Y., Horton B.P. 1999. Diatom-based tidal level transfer functions as an aid in reconstructing Quaternary history of sea-level movements in the UK. // Journal of Quaternary Science. Т. 14: 153–167.

**ОСОБЕННОСТИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ
КИСЛО-СЛАДКОГО ОЗЕРА –
ОТДЕЛЯЮЩЕГОСЯ ОТ МОРЯ ОЗЕРА
НА ПОБЕРЕЖЬЕ БЕЛОГО МОРЯ**

О.В. Яценко,¹ И.О. Яценко,¹ О.А. Грум-Гжимайло²

¹Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва, Россия

²МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

e-mail: olga.yatsenko.msu@gmail.com

Введение

По причине геологических процессов берега и дно Кандалакшского залива Белого моря поднимаются со средней скоростью 0.5 см в год. Береговая линия залива сильно изрезана, а рельеф дна представляет собой чередование котловин и порогов. В этих условиях по всему побережью происходит постепенное обособление и отделение от моря небольших водоемов. Развитие которых может идти различными путями в зависимости от их глубины. При глубине более 5–6 м они могут остаться меромиктическими озерами, менее глубокие могут превратиться в пресные озера или, при глубине порядка 1 м, выродиться в марш. Опресненные водоемы средней глубины в дальнейшем заболачиваются и в конечном итоге превращаются в болота преимущественно верхового типа (Пантюлин, Краснова, 2011). Озеро Кисло-Сладкое располагается на полуострове Киндо (побережье Кандалакшского залива Белого моря) в двух километрах на Юго-Восток от Беломорской Биологической Станции им. Н.А. Перцова. Его площадь составляет примерно 7900 кв. м, средняя глубина 1–1.5 м. Максимальная глубина (4.5 м) отмечена в небольшой по площади (3×4 м) впадине, находящейся почти в центре озера. Оно находится на так называемой второй стадии отшнуровывания от моря: водоем уже практически отделился от моря, но высота порога при этом не препятствует свободному стоку поверхностных вод, поэтому он не опресняется. Поступление морской воды происходит эпизодически при совпадении сизигийных приливов и нагонов. Складывающиеся условия в отшнуровывающихся от моря озерах и вокруг них ощутимо влияют на обитающие в них организмы и на сообщества растений прибрежной зоны. Ранее в геоботанических работах Е.Н. Сидневой (Сиднева 2003, 2008) были описаны сообщества растений побережья Белого моря и их изменение в связи с поднятием берегов, в которых, наряду с другими объектами, было охвачено и побережье озера Кисло-Сладкое. Это озеро образовалось в результате отчленения акватории пролива между небольшим островом и северным коренным берегом полуострова Киндо. В 60-е годы XX века существовал узкий пролив между западной частью этого острова и материком, и озеро не являлось самостоятельным водоемом. Дно пролива с двух сторон ограждали два подводных порога, которые в результате общего поднятия суши вышли на поверхность и образовали перемычки, отделяющие акваторию озера от пролива Великая Салма. Одна из перемычек (с западной стороны острова) заросла травой и затапливается только в периоды снеготаяния. Через вторую перемычку (с восточной стороны), сложенную окатанными валунами и галькой, осуществляется слабый поверх-

ностный водообмен с Кандалакшским заливом во время приливов (Scharopenko et al., 2005). Растительность Кисло-Сладкого озера сочетает в себе представителей как литоральных, так и болотных сообществ. В западной части озера четко выделяются приморские сообщества, характерные для верхней части приливно-отливной зоны. В восточной части озера мы наблюдаем растительность практически типичного ключевого болота. Структура растительности обусловлена постепенным опреснением и отшнуровыванием озера от морской акватории, превращением его в типичный беломорский пресный водоем (рис.).



Рис. Схема озера Кисло-Сладкое. Буквами (A-G) обозначены растительные сообщества, тремя стрелками обозначена зона постоянного водообмена, пресноводный ручей впадает в озеро ровно на границе зон B и C.

Растительность в зоне A характеризуется максимальным разнообразием: наиболее приподнятые местообитания заняты растительностью приморского вала: высокие злаковники с доминированием *Elymus arenarius* (L.) Hochst., *Atriplex patula* L., *Alopecurus geniculatus* L., *Festuca rubra* L., *Sonchus arvensis* L. На заболоченных участках на границе с лесом растут молодые березы (*Betula pubescens* Ehrh.) и ивы (*Salix* sp.). Под их пологом встречаются *Polygonum viviparum* L., *Cornus suecicum* L. и зонтичные *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. и *Cenolophium denudatum* (Hornem.) Tutin. Основные площади заняты низкотравными влажными лугами с преобладанием видов, характерных для приморских лугов: *Triglochin maritima* L., *Triglochin palustris* L., *Festuca rubra* L. s.l., *Parnassia palustris* L., *Ophyloglossum vulgatum* L., *Rumex thyrsiflorus* Fingerh. Вдоль кромки озера растет *Juncus atrofuscus* Rupr. На оголенном крупном валуннике, по которому во время сильных приливов в озеро затекает морская вода, нами были обнаружены типично литоральные виды: *Triglochin maritima*, *Honckenya peploides* (L.) Ehrh. s.l., *Montia fontana* L., *Aster tripolium* L., а под водой на глубине 30–50 см *Ruppia maritima* L.

Сообщество B представлено узкой полоской вдоль моря, разделенной на две зоны. Вдоль леса растут кустарниковые ивы и подрост березы *Betula pubescens* Ehrh., также здесь были отмечены несколько экземпляров гибрид-

ной березы *Betula pubescens* x *nana* L.. У воды произрастают *Montia fontana*, *Blysmus rufus* (Huds.) Link, *Carex* sect. *Temnelis*, *Galium uliginosum* L.

Среди описанных выше сообществ в месте впадения пресного ручья в озеро на южной его оконечности четко выделяется сообщество С, образованное растительностью, характерной для ключевых болот со следующими доминантами: *Oxycoccus palustris* Pers., *Rubus chamaemorus* L., *Comarum palustre* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Eleocharis polystachion* L.

Берег озера с севера на юго-восток (через запад) образуют болотистые сообщества D, в которых в верхней береговой зоне встречаются проростки и подрост древесных растений *Pinus sylvestris* L., *Betula pubescens* Ehrh., *Sorbus aucuparia* L., *Salix* sp. Средняя и нижняя береговые зоны образованы растительностью, характерной как для верхней литорали, так и для болотных сообществ: *Carex* sect. *Temnelis*, *Trientalis europaea* L., *Triglochin palustris* L., *Triglochin maritima* L., *Parnassia palustris* L., *Comarum palustre* L.; *Cornus suecica* L., *Polygonum viviparum* L. – с примесью видов заходящих из леса *Empetrum hermaphroditum* Hagerup., *Vaccinium vitis-idaea* L.

Растительность сообщества E сходна с растительностью зоны А, за исключением отсутствия древесной составляющей и растительности приморского берегового вала. По кромке воды растет *Carex mackensii* L. В луговых сообществах многочисленны *Primula nutans* и *Carex buxbaumii* Wahlenb, а разнообразие типично литоральных видов существенно ниже. Мы связываем это с тем, что с северной стороны озеро уже практически полностью отшнуровалось от моря, и регулярного заплеска морской воды не происходит.

Сообщество F характеризуется наличием видов, произрастающих на песчаной почве, таких как: *Elymus arenaria* (L.) Hochst. и *Dianthus superbus*. Оно представляет собой два небольших поднятия в северо-западной части литорали озера, состоящих из крупнозернового песка с не полностью сомкнутыми растительными сообществами. По всей видимости, они являются частями песчаного берегового вала, оказавшимися на берегу озера в связи с изменением формы береговых линий оз. Кисло-Сладкого и моря. Помимо перечисленных видов, здесь встречаются: проростки и молодые растения сосны, *Rumex thyrsiflorus* Fingerh., *Lathyrus japonicus* Willd., *Sonchus arvensis* L. и виды зонтичных: *Heraclium sibiricum* L., *Anthriscus sylvestris* L., *Cenolophium denudatum* (Hornem.) Tutin.

В сообществе G к видам приморских влажных лугов добавляются лесные и сухолюбивые: *Ranunculus polyanthemus* L., *Potentilla anserine* L., *Geranium sylvaticum* L., *Veronica longifolia* L., *Dianthus superbus* L., *Lathyrus japonicus* Willd., *Festuca ovina* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup.

Из приведенных выше описаний видно, что растительность мозаична, а в сообществах не всегда можно выделить строгих доминантов. Литоральные виды и виды приморских лугов доминируют на большей части береговой линии озера Кисло-Сладкого. С северной и восточной части озера расположены зоны возможного заплеска морской воды, а с северо-востока озеро отграничено небольшим островом, с которого приток пресной воды минимален, что обуславливает преобладание литоральных видов в этих частях литорали. С южной же стороны, где в озеро впадает пресный ручей и подступает лес, виды

ключевых болот, не толерантные к морской воде, занимают доминирующее положение в сообществе. Тем не менее, виды характерные для пресноводных береговых сообществ, встречаются на протяжении всей береговой линии озера, что свидетельствует о его постепенном опреснении и скором вытеснении приморских и галофильных видов. Таким образом, озеро Кисло-Сладкое, не потерявшее связь с морем, но при этом активно осваиваемое сушей, представляет собой многокомпонентную динамическую систему с разнообразием условий, что отражает прибрежная растительность.

Полевые исследования по сбору материала были поддержаны грантом РФФИ № 5-29-02553 офи_м (Грум-Гржимайло) и грантом РНФ № 14-50-00029 (Биланенко, Грум-Гржимайло)

Список литературы

Пантюлин А.Н., Краснова Е.Д., 2011. Отделяющиеся водоемы Белого моря: новый объект для междисциплинарных исследований. // Материалы XIX Международной научной конференции (школы) по морской геологии «Геология морей и океанов». – М. Т. 3: С. 241–245.

Сиднева Е.Н. 2003. Исследование динамики растительности в условиях неотектонического поднятия побережий Белого моря (на примере отделяющейся от моря лагуны): курсовая работа, каф. геоботаники Биологического ф-та МГУ. – М.: 1–48 с.

Сиднева Е.Н. 2008. Изменения растительности в связи с поднятием берегов (окрестности ББС, о. Великий) // Материалы научной конференции, посвященной 70-летию Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова. ББС, 9–10 августа 2008 – М.: 203–207.

Schaporenko S.I., Koreneva G.A., Pantyulin A.N., Pertsova N.M., 2005. Characteristics of the ecosystems of water bodies separating from Kandalaksha Bay of the White Sea. // Water Resources. V. 32. № 5: 469–483.

SPONGE CELL REAGGREGATION: INTER- AND INTRASPECIFIC VARIATIONS

A.I.Lavrov¹, I.A.Kosevich²

¹*Pertsov White Sea Biological Station, Biological Faculty,
Lomonosov Moscow State University, Russia*

²*Dept. Invertebrate Zoology, Biological Faculty,
Lomonosov Moscow State University, Russia*

e-mail: lavrovai.bio@yandex.ru

Introduction

Despite overall simple body organization sponges possess unique features in their organization not found in other multicellular animals. The plasticity of the sponge tissues both at anatomical and cellular levels is one of such features. Virtually all cells in sponge body constantly moving and the majority of them have an ability for transdifferentiation. Continuous tissue reorganization allows adjusting the aquiferous system to certain hydrodynamic conditions, reconstructing somatic tissue after degradation during sexual reproduction, asexual reproduction and movement (Gaino et al, 1995).

Plasticity of sponge tissues and cells is the most evident during the process of sponge cell reaggregation after tissue dissociation. During the reaggregation multicellular aggregates differing in structure form and in the certain conditions this process ends with the reconstruction of intact sponge. The multicellular aggregates formation and subsequent development is not a result of the assemblage and sorting of the initially differentiated cells, but instead involves active cell dedifferentiations and transdifferentiations (Volkova, Zolotareva, 1981; Ereskovsky et al., 2016; Lavrov, Kosevich, 2016).

Since the first article about sponge cell reaggregation (Wilson, 1907) the considerable body of data about this process was collected. This data shows that both inter- and intraspecific variations of cell reaggregation exist.

We tried to summarize the knowledge about the inter- and intraspecific variations of cell reaggregation and find out the possible reasons for them. To achieve this, we performed the experimental study of cell reaggregation in four sponge species from the White Sea (*Halisarca dujardinii*, *Halichondria panicea*, *Haliclona aqueductus*, *Leucosolenia complicata*) and analysis of scientific literature on the sponge cell reaggregation.

Interspecific variations of sponge cell reaggregation

The analysis of our experimental data and available literature on sponge cell reaggregation allows us to propose the new general scheme of sponge cell reaggregation (Fig.), which considerably updates earlier scheme (Valisano et al., 2006). Updated scheme denotes the main stages of sponge cell reaggregation, the possible variations of this process and development breakpoints.

In general, the cell reaggregation in all sponges studied to date has the same common pattern. Reaggregation of cells in suspension leads to the formation of multicellular aggregates, which pass through the same developmental stages: 1) primary multicellular aggregates, 2) primmorphs, 3) developing primmorphs, 4) reconstructed sponge (Fig.). Nevertheless, each species shows species-specific features of cell reaggregation, which is manifested mainly in differences in the rate and final stage of the process.

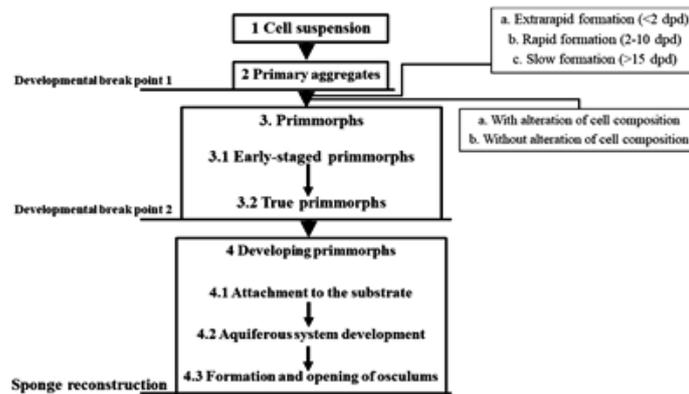


Fig. The general scheme of sponge cell reaggregation; dpd – days post dissociation.

The rate of cell reaggregation defined mainly by the rate of the primmorph formation. Accordingly, three modes of cell reaggregation could be distinguished: the cell reaggregation with 1) extrarapid (<2 days post dissociation (dpd)), 2) rapid (3-10 dpd) or 3) slow (>15 dpd) primmorph formation (Fig.).

Moreover, during our experimental work, we observed two different modes of primmorph formation. In *H. panicea* and *H. aquaeductus* dramatic changes in the cell composition in comparison to the primary aggregates accompany primmorph formation. In contrast, *H. dujardini* and *L. complicata* primmorphs retain the same cell composition as the primary aggregates. Thus, we propose distinguishing two modes of the primmorph formation: 1) with alteration of the cell composition and 2) without it (Fig.). Majority of sponge species studied to date show the primmorph formation without alteration of the cell composition.

Another important variability of the sponge cell reaggregation is the final stage of this process. According to the available data the cell reaggregation could end up at three developmental stages. In eight species cell reaggregation end up as early as primary aggregates (development breakpoint 1), in 28 species – at the stage of primmorphs (development breakpoint 2), and only eight species reconstruct the intact sponge organization in the course of the reaggregation of their cells (Fig.).

Therefore, we can precisely describe the cell reaggregation in any sponge species studied to date, using the proposed scheme of sponge cell reaggregation. Such descriptions should become a basis for the classification of sponges according to the modes of their reaggregation, allowing uncovering correlations between cell reaggregation mode and peculiarities of ecology and anatomy of particular species.

Intraspecific variations of sponge cell reaggregation

In addition to the interspecific variations, the intraspecific variations of the sponge cell reaggregation are also known. Several researches described different modes of cell reaggregation for the same species (Korotkova, 1972; Eerkes-Medrano et al., 2015). The possible reason of such intraspecific variations could be the difference of the somatic tissues state in the sponges used by different researchers.

The state of the sponge somatic tissues strongly varies during animal life and reproduction cycles (Ivanova, 1978). We conduct the series of the experiments with *H. panicea* and *H. dujardini* at different stages of their reproduction cycles to elucidate the influence of the reproductive status of individual on the cell reaggregation process. In both species, the reproductive status of individuals greatly influences the process of cell reaggregation. The cell reaggregation is most successful in cultures obtained from non-reproducing individuals. After the beginning of sexual reproduction and appearance of gametes and/or embryos in the sponge tissues, the rate of cell reaggregation decrease and the development of multicellular aggregates stops at earlier stages.

Conclusion

The sponge cell reaggregation is a promising model system for studying the sponge tissue functioning. However, the great interspecific variations complicate the analysis of the process. The proposed general scheme of the sponge cell reaggregation facilitates the description and understanding of the observed diversity of the cell reaggregation modes in different sponges. Moreover, our results show that observed interspecific variations could be, at least partially, the result of the intraspecific variations, what means that before carrying out any comparisons between cell reaggregation in different species we should fully reveal and understand the morphogenetic potencies of the cells and multicellular aggregates by studying the process at different stages of species life and reproductive cycles. Only such approach will allow us to produce the consistent scheme of sponge cell reaggregation.

Financial support by Russian Foundation for Basic Research № 16-34-00145 and the Russian Science Foundation № 17-14-01089 (for the experimental work) is gratefully acknowledged.

References

- Ereskovsky A.V., Chernogor L.I., Belikov S.I. 2016. Ultrastructural description of development and cell composition of primmorphs in the endemic Baikal sponge *Lubomirskia baicalensis* // *Zoomorphology*. V. 135: 1–17.
- Gaino E., Manconi R., Pronzato R. 1995. Organizational plasticity as a successful conservative tactics in sponges // *Animal Biology*. V. 4: 31–43.
- Ivanova L.V. 1978. Morphogenetic processes and seasonal changes in anatomical and tissue organization of the sponge *Halichondria panicea* (Pallas) // *Archives of anatomy, histology and embryology*. V. 75: 62–72. [in Russian with English summary]
- Korotkova G.P. 1972. Sravnitelno-morphologicheskie issledovania razvitiya gubok iz disotziirovannyh kletok // Tokin B.P. (ed.). *Asexual reproduction, somatic embryogenesis and regeneration*: 74–109. [in Russian with English summary]
- Lavrov A.I., Kosevich I.A. 2016. Sponge cell reaggregation: Cellular structure and morphogenetic potencies of multicellular aggregates // *Journal of Experimental Zoology Part A*. V. 325: 158–177.
- Valisano L., Bavestrello G., Giovine M., Cerrano C. 2006. Primmorphs formation dynamics: a screening among Mediterranean sponges // *Marine Biology*. V. 149: 1037–1046.
- Volkova M.A., Zolotareva G.A. 1981. The development of *Halisarca dujardini* Johnston from conglomerates of somatic cells // Korotkova G.P. (ed). *Morphogenesis in sponges*: 74–93. [in Russian]
- Wilson H.V. 1907. On some phenomena of coalescence and regeneration in sponges // *Journal of Experimental Zoology*. V. 5: 245–258.

**ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ВОДОРΟΣЛЯМИ
И СЕДЕНТАРНЫМИ ЖИВОТНЫМИ В БЕЛОМОРСКИХ
СООБЩЕСТВАХ ОБРАСТАНИЯ: КОНКУРЕНЦИЯ
ИЛИ РАЗДЕЛЕНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ?**

**В.В. Халаман¹, Н.С. Голубовская², А.Ю. Комендантов¹, С.С. Мала-
венда², Т.А. Михайлова³**

¹*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия*

²*Мурманский Государственный Технический Университет, Россия*

³*Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН,*

Санкт-Петербург, Россия

e-mail: vkhalaman@gmail.com

Известно, что в эпибентосных сообществах, в том числе и в сообществах обрастания, на освещенных поверхностях, часто доминируют водоросли, тогда как на затененных и нижних – животные (Terlizzi et al., 2000; Irving, Connell, 2002; Miller, Etter, 2008; Pacheco et al., 2010 и мн. др.). Несмотря на банальность данного феномена, его причины до сих пор плохо изучены и остаются предметом дискуссий. Обсуждаются как более высокие конкурентные потенции водорослей, вытесняющих животных с освещенных поверхностей (Bell, 2002; Miller, Etter, 2008), так и эволюционно сложившееся разделение экологических ниш, при котором животные не поселяются в местах, пригодных для развития водорослей (Young, Chia, 1984; Preciado, Maldonado, 2005). Поскольку единое мнение, объясняющее хорошо известный феномен, на сегодняшний день отсутствует, мы попытались выяснить, чем обусловлена разница в обрастании верхних и нижних поверхностей субстратов на примере ранних сообществ обрастания, развивающихся в верхнем 5-метровом слое воды Белого моря. Использование обрастаний, находящихся именно на ранних стадиях сукцессии, было определено тем, что исследуемый феномен хорошо выражен для ранних колонистов (Перцов, 1974; Раилкин и др., 2012). Оседающие впоследствии на экспонированный субстрат мидии, как правило, погребают под собой практически все организмы (Ошурков, 1985).

Мы исходили из следующих предположений. Если доминирование водорослей на верхних освещенных, а животных на нижних затененных поверхностях определяется не конкурентным превосходством водорослей, а разделением экологических ниш, то есть преимущественным оседанием личинок животных на нижние затененные поверхности, тогда:

1. Изменение ориентации субстрата на противоположное должно привести к тому, что сообщество седентарных животных, сформировавшееся на нижней затененной поверхности, оказавшись на верхней освещенной стороне, будет противостоять вселению водорослей и существовать в неизменном состоянии, по крайней мере, на протяжении жизни основной генерации гидробионтов, составляющих это обрастание. Напротив, сообщество водорослей после затенения путем переворачивания субстрата будет деградировать и замещаться сообществом седентарных животных.

2. Зооценозы обрастания, формирующиеся на верхних и нижних поверхностях субстратов, будут различны даже в том случае, если затенены обе поверхности.

Материал и методы

Для проверки выдвинутых гипотез на специально оборудованном полигоне в б. Круглая (губа Чупа Кандалакшского залива) было проведено два полевых эксперимента.

1. В начале июня 2013 г. в толще воды на глубине 1.5 м в горизонтальном положении были подвешены керамические пластины размером 15×15 см. В конце августа 2013 г. десять пластин были перевернуты, ориентация десяти других (контрольных) оставлена без изменений. В это же время шесть пластин были извлечены из воды для анализа сообществ обрастания, сформировавшихся к этому времени на верхних и нижних поверхностях. Через год было исследовано состояние обрастания всех оставшихся пластин.

2. В начале июня 2014 г. на глубине 4 м были вывешены горизонтально ориентированные керамические пластины в трех вариантах: 1. обращенные «рабочей» стороной вверх; 2. обращенные «рабочей» стороной вниз; 3. обращенные «рабочей» стороной вверх затененные. Затенение было обеспечено черной светонепроницаемой пластиковой крышкой диаметром 60 см, которая крепилась на 15 см выше пластины. Всего использовали по 11 пластин на каждый вариант эксперимента. Через год пластины были извлечены из воды для анализа сформированного на них обрастания.

Обрастание пластин подвергалось стандартной гидробиологической обработке: определялся видовой состав, сырая биомасса и плотность поселения каждого таксона. Математическая обработка данных включала в себя процедуры PCA, MDS, ANOSIM, ANOVA и post-hoc LSD-test. В качестве меры сходства применяли индекс Брея-Кертиса.

Результаты и обсуждение

Эксперимент 1. В течение первых 2-3 месяцев экспозиции в море на верхних освещенных сторонах пластин сформировалось сообщество, в котором преобладали водоросли, тогда как на нижних затененных доминировали прикрепленные животные. Такое состояние на контрольных пластинах сохранялось до самого конца эксперимента.

Переворачивание пластин привело к перестройке сообществ обрастания на то, которое соответствовало новому положению поверхностей. Сообщество животных на поверхностях, ставшими верхними, в значительной степени деградировало, тогда как водоросли увеличили свое видовое обилие и биомассу, став доминирующими формами. На изначально верхних поверхностях, наоборот, после переворачивания доминирование перешло к животным, однако сокращения биомассы водорослей не произошло. При этом трансформация в обрастание с доминированием водорослей шла быстрее, чем трансформация обратная. Обращает на себя внимание и то, что альгоценозы после переворачивания пластин во многом сохраняли свою структуру. Так, например, на верхних поверхностях до переворачивания и на верхних поверхностях контрольных пластин в конце эксперимента доминировала красная водоросль *Polysiphonia fucoides*. После переворачивания она сохранила свое доминирование на поверхностях ставших нижними. Наоборот, в альгоценозах нижних поверхностей до переворачивания преобладала *P. stricta*. После изменения

ориентации пластин на противоположное ее доминирование теперь уже на верхних поверхностях сохранилось.

В отличие от альгоценозов структура зооценозов при переворачивании пластин менялась существенно. Большая часть животных (асцидия *Molgula citrina*, полихеты сем. Spirorbidae, мшанки) поселялась на нижних сторонах пластин и после переворачивания исчезала с поверхностей, ставших верхними. Некоторые (двустворчатые моллюски р. *Heteranomia* и усоногие раки) также селились преимущественно на нижней стороне, но изменение ориентации пластины не вело к их заметной элиминации. Единственный вид, не продемонстрировавший предпочтения какой-либо стороне – гидроид *Obelia longissima*. В целом, если на поверхностях, обращенных вниз, доминировала *M. citrina*, то на верхних поверхностях основным животным всегда оказывалась *O. longissima*.

Таким образом, основная часть прикрепленных животных начальных стадий сукцессии обрастания оказывается неспособной противостоять экспансии водорослей и элиминирует. Альгоценозы, в целом, более устойчивы и быстрее восстанавливаются, чем зооценозы. Эти результаты подтверждают гипотезу конкурентного исключения животных водорослями с верхних освещенных поверхностей.

Эксперимент 2. Сравнение зооценозов нижних и затененных верхних поверхностей, а так же освещенных верхних показало, что все они и по биомассе, и по своей структуре достоверно отличались друг от друга. Биомасса прикрепленных животных на затененных обращенных вверх поверхностях, несмотря на отсутствие водорослей, оказалась почти в два раза меньше, чем на поверхностях, обращенных вниз.

Биомасса мшанок, полихет сем. Spirorbidae и наиболее многочисленного вида – асцидии *M. citrina*, была существенно выше на нижних, чем на верхних затененных поверхностях. Для моллюсков р. *Heteranomia* и *Hiatella arcitica* отмечалось обратное распределение. *O. longissima* и усоногие раки были одинаково представлены на нижних и верхних затененных поверхностях. Продемонстрированное некоторыми видами седентарных животных предпочтение селиться на нижних сторонах пластин может свидетельствовать о наличии у них эволюционно сформировавшегося свойства, позволяющего избегать конкуренции с водорослями.

Таким образом, результаты полевых экспериментов говорят о наличии обоих механизмов: конкурентного исключения животных водорослями с верхних освещенных поверхностей и преимущественного заселения животными нижних, затененных поверхностей, обеспечивающих доминирование водорослей на верхних, а животных на нижних поверхностях субстратов.

Обращает на себя внимание большая вариабельность животных – обрастателей в устойчивости к водорослям и в выборе поверхностей для заселения. Этим может обеспечиваться высокая пластичность сообществ обрастания и максимальное освоение эпибентосными организмами всех доступных субстратов. Способность гидроида *O. longissima* успешно конкурировать за субстрат с водорослями, по-видимому, обусловлена экоморфой этого организма, близкой к кустистым водорослям.

Подробнее ознакомиться с результатами данных исследований можно в публикациях: Khalaman et al., 2016 и Халаман и др., в печати.

Список литературы

Ошурков В.В. 1985. Динамика и структура некоторых сообществ обрастания и бентоса Белого моря // Бергер В.Я., Серавин Л.Н. (ред.) Экология обрастания в Белом море: 44–59.

Перцов Н.А. 1974. К изучению обрастаний в Белом море // Биология Белого моря. Труды ББС МГУ. Т. 4: 80–86.

Раилкин А.И., Бесядовский А.Р., Примаков И.М., Колдунов А.В. 2012. Взаимодействие прибрежных бентосных сообществ Белого моря с придонным слоем: 1–408.

В.В. Халаман В.В., Голубовская Н.С., Комендантов А.Ю., Малавенда С.С., Михайлова Т.А. 2017. Влияние ориентации субстрата на формирование ранних сообществ обрастания в Белом море. // Известия РАН. Серия биологическая. В печати.

Bell J.J. 2002. The sponge community in a semi-submerged temperate sea cave: density, diversity and richness. // Marine Ecology. V. 23: 297–311.

Irving A.D., Connell S.D. 2002. Sedimentation and light penetration interact to maintain heterogeneity of subtidal habitats: algal versus invertebrate dominated assemblages // Marine Ecology Progress Series. V. 245: 83–91.

Khalaman V.V., Komendantov A.Yu., Malavenda S.S., Mikhaylova T.A. 2016. Algae versus animals in early fouling communities of the White Sea. // Marine Ecology Progress Series. V. 553: 13–32.

Miller R.J., Etter R.J. 2008. Shading facilitates sessile invertebrate dominance in the rocky subtidal Gulf of Maine. // Ecology. V. 89: 452–462.

Pacheco A.S., Laudien J., Thiel M., Heilmayer O., Oliva M. 2010. Hard-bottom succession of subtidal epibenthic communities colonizing hidden and exposed surfaces off northern Chile. // Scientia Marina. V. 74: 147–154.

Preciado I., Maldonado M. 2005. Reassessing the spatial relationship between sponges and macroalgae in sublittoral rocky bottoms: a descriptive approach. // Helgoland Marine Research. V. 59: 141–150.

Terlizzi A., Conte E., Zupo V., Mazzella L. 2000. Biological succession on silicone fouling-release surfaces: Long-term exposure tests in the Harbour of Ischia, Italy. // Biofouling. V 15: 327–342.

Young C.M., Chia F.S. 1984. Microhabitat-associated variability in survival and growth of subtidal solitary ascidians during their first 21 days after settlement. // Marine Biology. V. 81: 61–68.

**REPARATIVE REGENERATION OF WHITE SEA SPONGE
LEUCOSOLENIA COMPLICATA (PORIFERA, CALCAREA):
MORPHOGENESIS AND CELLULAR SOURCES**

A. Ereskovsky^{1,2}, A. Lavrov³, F. Bolshakov³

¹*Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE),
Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Marseille, France*

²*Dept. Embryology, Faculty of Biology, Saint-Petersburg State University, Russia*

³*Pertsov White Sea Biological Station, Biological Faculty,*

Lomonosov Moscow State University, Russia

e-mail: aereskovsky@mail.ru

Introduction

The morphological and cellular plasticity of sponges (phylum Porifera) allows them to adapt to the variations in the environmental conditions. Therefore, they often dominate the benthic communities in the diverse marine and freshwater ecosystems from tropical to polar regions. The ecological success of the sponges is partially a result of their rapid regeneration capacity enabling them to recover from damages (Ayling, 1983; Luter et al., 2012; Wulff, 2013). Sponges are known to possess remarkable regenerative and reconstitutive abilities ranging from the wound healing or body part regeneration to re-building of a functional body from dissociated cells (Korotkova, 1997). Moreover, sponges show big diversity of the regeneration mechanisms (Ereskovsky et al., 2015, 2017; Borisenko et al., 2015; Lavrov, Kosevich, 2016).

The present study is aimed at revealing morphogenetic mechanisms and determining the cell types involved in the reparative regeneration in White Sea *Leucosolenia complicata* (Montagu, 1818) (class Calcarea) using *in vivo* light microscopy and histological studies.

Leucosolenia complicata is a common species in the littoral habitats along the North European coasts from the English Channel to the White Sea and is accessible throughout the year. It is an asconoid sponge with the body formed by the anastomosing hollow tubes with the internal cavities completely lined with choanocytes, and external surface covered with the layer of the flat and T-shaped exopinacocytes.

Materials and methods

The specimens of *L. complicata* were collected in the environs of Pertsov White Sea Biological Station of Moscow State University (Kandalakshsky Bay, White Sea) (66°34' N, 33°08' E) from the upper subtidal zone (0-2 m). The sponges were maintained in the 100 l aquarium with biological filters and natural sea water at temperature 6-10°C.

Two types of experiments on *L. complicata* regeneration were performed: 1) the regeneration of the body wall, and 2) the regeneration of the amputated oscular tube. Twenty-seven individuals were used in the body wall regeneration experiments. Twenty-seven oscular tubes obtained from nine individuals were used in the oscular tube regeneration experiments.

The staining with 100 mg/l calcein disodium salt solution was used for visualization of spicule synthesis in the regenerative membrane.

The fixation of the specimens for the histological studies by 2.5% glutaraldehyde on 0.2M Millonig's phosphate buffer (pH 7.4) were performed at 3, 6, 12, 18, 24, 36, 48, 72 and 96 hours post operation (hpo).

Twenty-four individuals with the excised body wall and three intact individuals were used in cell proliferation studies. The 5-Ethynyl-2'-deoxyuridine (EdU) was used as label for the proliferating cells.

Results

Regardless of the experiment type the wound healing can be subdivided into three stages according to the *in vivo* observations: 1) the alignment of the wound edges (0 – 6 hpo), 2) the regenerative membrane formation (6 – 24 hpo), and 3) the restoration of the body wall intact structure (4 – 5 days).

The complete wound healing occurs within 4 – 5 days post operation (dpo). The regeneration begins with the cleaning of the wound surface ending at 3 hpo. After 6 hpo the continuous epithelium appears on the wound edges. It is formed by joining of the intact exopinacocytes and endopinacocyte arising from intact choanocytes near the wound edges through their transdifferentiation.

After the alignment of wound edges, the development of regenerative membrane begins. The regenerative membrane grows from the periphery of the wound to its center, closing the hole in the body wall or opening in the basal part of the amputated oscular tube. This membrane completely closes wound at 24 hpo.

The epithelial morphogenesis plays the main role during the development of the regenerative membrane. It forms due to the convergent spreading and fusion of epithelial layers: the exopinacoderm on the external side of the membrane and the endopinacoderm – on the internal. The formation of the endopinacoderm occurs due to the transdifferentiation of the choanocytes near the wound edges through their flattening and losing of flagellum and microvilli collar.

Such a rapid formation of the regenerative membrane is associated with the necessity to restore the normal water flow through the aquiferous system of the sponge as soon as possible. The formation of the regenerative membrane quickly returns the process of water pumping to the normal mode.

After the full development of the regenerative membrane, the restoration of the intact structure of the body wall proceeds. By 36-48 hpo, the wound size decreases. By 72 hpo, the wound surface further decreases in size. The mesohyl of the regenerative membrane obtains intact structure – the mesohyl cells become more abundant and spaces between them occupy by ECM. At this stage the new spicules appear in the regenerative membrane. The calcein staining shows that these spicules are synthesized in the regenerative membrane.

Cells retain their proliferation activity during the whole time of the body wall regeneration. The proliferation activity of the cells in the tissues adjacent to the wound and distant from it does not change after the operation and shows the same pattern with the intact sponge tissues. Thus, the cell proliferation does not play significant role in the regeneration processes in *L. complicata*.

Conclusion

The epithelial morphogenesis, mainly spreading (flattening) and fusion of epithelial sheets is involved in the reparative regeneration in *L. complicata*. These processes are accompanied by transdifferentiation of choanocytes to endopinaco-

cytes. Epithelial-mesenchymal transitions are absent during *L. complicata* regeneration. Therefore, regeneration in *Leucosolenia* has a mode in which lost body parts are replaced by the remodeling of the remaining tissue.

The epithelial nature of the regeneration in *Leucosolenia* makes it similar to the regeneration in homoscleromorphs sponges, which was described in detail in *Oscarella* (Ereskovsky et al. 2015), and Eumetazoans, like *Hydra*, and to the last phase of the regeneration in the triploblastic animals (Salvenmoser et al. 2001; Galliot, Ghila 2010).

Financial support by Russian Foundation for Basic Research № 16-04-00084 and the Russian Science Foundation № 17-14-01089 (for the microscopy) is gratefully acknowledged.

References

Ayling A.L. 1983. Growth and regeneration rates in thinly encrusting demospongiae from temperate waters // *Biological Bulletin*. V. 165: 343–352.

Borisenko I.E., Adamska M., Tokina D.B., Ereskovsky A.V. 2015. Transdifferentiation is a driving force of regeneration in *Halisarca dujardini* (Demospongiae, Porifera) // *PeerJ*. V. 3: e1211.

Ereskovsky A.V., Borisenko I.E., Lapebie P., Gazave E., Tokina D.B., Borchiellini C. 2015. *Oscarella lobularis* (Homoscleromorpha, Porifera) regeneration: Epithelial morphogenesis and metaplasia // *PlosOne*. V. 10: e0134566.

Ereskovsky A.V., A. Lavrov, F. Bolshakov, D. Tokina. 2017. Regeneration in White Sea sponge *Leucosolenia complicata* (Porifera, Calcarea) // *Invertebrate Zoology*. V. 14: 108-113.

Galliot B., Ghila L. 2010. Cell plasticity in homeostasis and regeneration // *Molecular Reproduction and Development*. V. 77: 837–55.

Korotkova G.P. 1997. Regeneration in animals. 297p. [in Russian, with English summary].

Lavrov A.I., Kosevich I.A. 2016. Sponge cell reaggregation: cellular structure and morphogenetic potencies of multicellular aggregates // *Journal of Experimental Zoology*. V. 325: 158–177.

Luter H.M., Whalen S., Webster N.S. 2012. The marine sponge *Ianthella basta* can recover from stress-induced tissue regression // *Hydrobiologia*. V.687: 227–235.

Salvenmoser W., Riedl D., Ladurner P., Rieger R. 2001. Early steps in the regeneration of the musculature in *Macrostomum* sp. (Macrostomorpha) // *Belge Journal of Zoology*. V. 131: 105–109.

Wulff J. 2013. Recovery of sponges after extreme mortality events: morphological and taxonomic patterns in regeneration versus recruitment // *Integrative and Comparative Biology*. V. 53: 512–523.

АНАМОРФНЫЙ РОСТ И ТАГМОЗИС У ПИКНОГОНИД

Н.В. Алексеева, Н.Н. Шунатова

СПбГУ, биологический факультет, кафедра зоологии беспозвоночных

e-mail: nina.alexeyeva.spb@gmail.com

Введение

Arthropoda – самый многочисленный таксон многоклеточных организмов, включающий две ветви: Mandibulata и Chelicerata, обособление которых произошло еще в раннем Кембрии, а, возможно, и ранее. Подавляющее большинство членистоногих животных характеризуется гетерономностью организации, что подразумевает подразделение тела на функциональные блоки, или тагмы.

Анализируя план строения членистого организма, исследователи часто упускают из вида тот факт, что сегментация не ограничивается только деталями внешнего строения (наличием сочленовных границ между члениками, характером расположения придатков, кутикулярного вооружения и пр.), но также затрагивает и внутренние органы, например, нервную систему.

В работе проведен морфо-функциональный анализ становления сегментарного состава пикногонид в ходе постэмбрионального развития.

Для исследования мы выбрали один из беломорских видов пикногонид *Nymphon brevirostre*. Пикногониды с яйцевыми коконами были собраны в окрестностях УНБ «Беломорская» СПбГУ с помощью легкого водолазного снаряжения, материал для исследований получен в аквариальных условиях. Животные всех возрастных стадий исследованы с помощью методик световой, конфокальной и электронной микроскопии по стандартным прописям. В качестве маркера для выделения возрастов использовались линьки.

Результаты и обсуждение

Мы установили, что период постэмбрионального развития представителей данного вида включает 10 возрастных стадий, в том числе личинку и взрослую особь. Первые семь стадий приходятся на анаморфный период, оставшиеся три – на эпиморфный. Личинка обладает овальным, гладким телом, границы между сегментами отсутствуют. Имеются три пары придатков: хелифоры и две пары личиночных ног. Пищеварительная система замкнутая, состоит из переднего и среднего отделов. Передняя кишка начинается Y-образным ротовым отверстием, расположенным терминально на хоботке, снабжена фильтрационным аппаратом. Средняя кишка мешковидная, занимает значительный объем тела. От средней кишки отходят три пары коротких дивертикул: дивертикулы хелифор, личиночных ног и первой пары ходных ног. Нервная система включает надглоточный и подглоточный ганглии и ганглий первой пары ходных ног.

Опираясь лишь на внешние признаки, можно счесть, что тело протонимфона включает всего три (постокулярных) сегмента. Однако, изучив внутреннее строение личинки, мы обнаружили, что нервная и пищеварительная система обладают элементами, которые принадлежат сегменту первой пары ходных ног, придатки этого сегмента пока не сформированы. У этих пикногонид уже к пятому возрасту все сегменты, несущие придатки, имеются, тогда как

полное формирование придатков (ходных ног) и межсегментарных границ завершается лишь к концу седьмого возраста.

Процесс формирования каждого нового сегмента протекает сходным образом. Сначала формируются пара дивертикул средней кишки и соответствующий нейромер, они закладываются единовременно. Лишь затем появляются внешние признаки сегмента: придатки и сегментарные границы. Закладка ходных ног отстает от формирования нейромера и пары дивертикул на одну линьку (один возраст), тогда как сегментарные границы появляются много позже. Так, первая сегментарная граница, отделяющая цефалосому от задней части тела, появляется лишь после четвертой линьки (пятый возраст), и предполагается она между сегментами первой и второй пар ходных ног. К этому возрасту организм уже обладает всеми элементами брюшной нервной цепочки и полным набором дивертикул средней кишки. К концу анаморфного периода роста становление тагмозиса завершается.

Много спорных моментов также имеется и в рассуждениях о гомологизации придатков пикногонид и конечностей *Euchelicerata* (Vilpoux & Waloszek, 2003). Хелифоры пикногонид гомологичны хелицерам *Euchelicerata*, а пальпы гомологичны педипальпам арахнид и первой паре ходных ног ракоскорпионов и мечехвостов. Яйценосные же ножки морских пауков, с первого взгляда, не имеют гомологов у представителей *Euchelicerata*. На этом основании предлагали самые разнообразные гипотезы, объясняющие природу этих придатков. К примеру, Вирен (Wiren, 1918) полагает, что они формируются в результате дубликации пальп, и приводит в качестве доказательства сходный набор члеников (обе конечности у примитивных, по его представлениям, форм включают 10 члеников) и иннервацию от единого подглоточного ганглия. Мы показали, что пальпы и яйценосные ножки взрослого животного формируются из материала резорбирующихся к концу пятого возраста личиночных ног. Таким образом, пальпы и яйценосные ножки являются результатом сложного процесса реорганизации личиночных ног личинки, и гомологичны яйценосным ножкам второй паре ходных ног мечехвостов и первой паре ходных ног арахнид. Последующие три пары ходных ног пикногонид гомологичны оставшимся ходным ногам *Euchelicerata*.

Сегмент, несущий четвертую пару ног у пикногонид, соответствует сегменту-связке арахнид (первому опистосомальному сегменту), который часто редуцируется (скорпионы) или же подвергается значительной специализации, служит подвижным сочленением между просомой и опистосомой (сольпуги, пауки). У мечехвостов этот сегмент располагается на последнем сегменте переднего отдела тела и несет хилярии, которые, пожалуй, являются единственным гомологом четвертой пары ходных ног пикногонид.

Абдомен обособляется после закладки всех ходных ног, к седьмому возрасту. Мы не выявили никаких признаков внешней сегментации; в абдомене нет собственных нейромеров и дивертикул кишки. Однако, мы выяснили, что последний ганглий БНЦ у *Nymphon brevistre* включает до трех нейромеров, и помимо последней пары ходных ног, иннервирует еще и абдомен. Вполне вероятно, что тут мы видим нейромеры некогда имевшихся сегментов абдомена. Дополнительным аргументом в сторону доказательства сегментарной

природы абдомена является наличие у одного из вымерших видов пикногонид *Palaeisopus problematicus* абдомена, включающего от четырех до пяти отделностей, вероятно, сегментов (Bergström et al, 1980).

Заключение

1. Цефалосома пикногонид по сегментарному составу сопоставима с телом протонимфона, за единственным исключением – у протонимфона пока еще нет первой пары ходных ног, хотя уже имеются и соответствующий нейромер, и пара дивертикул. У взрослого животного эта тагма несет хелифоры, пальпы, яйценосные ножки и первую пару ходных ног.

2. Свободные сегменты тела закладываются у *Nymphon brevirostre* последовательно в процессе длительного анаморфного роста, так что у этих пикногонид формируются всего три сегмента, несущих придатки. Мы предполагаем, что анаморфный тип роста был базовым признаком хелицеровых, но сохранился в столь выраженной форме только у пикногонид. У современных хелицеровых анаморфный рост либо отсутствует вовсе, либо выражен слабо (у мечехвостов, например, происходит лишь формирование недостающих конечностей – жаберных книжек).

3. Тагмозис пикногонид значительно отличается от такового у *Euchelicerata*. В теле морских пауков невозможно выделить ни просому, ни опистосому. Напротив, у этих животных имеется цефалосома, три свободных сегмента тела, формирующихся в процессе анаморфоза, и абдомен, который в прошлом, скорее всего, был разделен на сегменты.

4. Мы считаем, что наличие столь оригинального тагмозиса и своеобразного набора придатков свидетельствует о крайней специализации представителей этой группы, возможно, мы наблюдаем последствия раннего отделения этой группы от общего ствола *Chelicerata*. Детальное исследование пикногонид позволит в дальнейшем смоделировать начальные этапы процесса цефализации у хелицеровых и/или членистоногих.

Авторы благодарят С.В. Багрова, Е.В. Беликову и О.Н. Котенко за помощь в сборе материала; А.А. Добровольского, А.Ф. Пушкина, Ю.Ю. Тамберг за интересные дискуссии и свежий взгляд на проблему, а также коллективы РЦ СПбГУ (“Развитие молекулярных и клеточных технологий”, “Хромас”, “Обсерватория экологической безопасности”) за предоставленную техническую базу. Работа выполнена в рамках проектов СПбГУ №№ 1.42.1099.2016, 1.42.1493.2015, 1.42.1277.2014.

Список литературы

- Bergström J., Stürmer W., Winter G. 1980. *Palaeisopus, Paleopantopus* and *Palaeothea*, pycnogonid arthropods from the Lower Devonian Hunsrück Slate, West Germany. // *Paläontologische Zeitschrift*. V. 54: 7–54.
- Wiren E. 1918. Zur Morphologie und Phylogenie der Pantopoden. // *Zoologiska Bidrag från Uppsala*. V. 6: 41–181.
- Vilpoux K., Waloszek D. 2003. Larval development and morphogenesis of the sea spider *Pycnogonum litorale* (Ström, 1762) and the tagmosis of the body of Pantopoda. // *Arthropod Structure and Development*. V. 32: 349–383.

**СОДЕРЖАНИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
НЕФТЯНЫХ УГЛЕВОДОРОДОВ В ВОДАХ БЕЛОГО МОРЯ
В ВЕСЕННЕ-ЛЕТНИЙ ПЕРИОД 2010–2015 ГГ.**

Н.В. Климовский

Северный филиал ФГБНУ

*«Полярный научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича»,*

Архангельск, Россия.

e-mail: klimovskiy@pinro.ru

В последние годы, в связи с планируемым увеличением транспортировки нефти и газа из месторождений Баренцева моря в Западную Европу и строительством сопутствующих производств, наступает новый этап освоения ресурсов Белого моря и его водосбора. При этом увеличение интенсивности судоходства, и, прежде всего риски, связанные с перегрузкой нефти и нефтепродуктов, могут вести к созданию аварийных ситуаций и росту потока антропогенных углеводородов в этом районе (Немировская, 2015). Это влияет как на формирование кормовой базы, так и на распределение и воспроизводство биоресурсов в целом. Поэтому основной целью исследований является оценка современного состояния и уровня загрязнения акватории Белого моря по результатам многолетнего мониторинга. Результаты исследований дают возможность оперативно разработать и реализовать меры по предотвращению дальнейшего развития негативных процессов и минимизации рыбохозяйственного ущерба для акватории моря (Мохова, 2017).

Характеристика загрязнения экосистемы Белого моря дается на основе анализа исследований, проведенных Северным филиалом ФГБНУ «ПИНРО» в 2010–2015 гг. Экспедиционные работы включали в себя наблюдения на сети станций экологического мониторинга открытых районах Белого моря в весенне-летний период. В качестве загрязняющих веществ в воде определялись нефтяные углеводороды. Отбор проб выполнялся на станциях, расположенных как в поверхностном, так и в придонном слоях воды: из поверхностного слоя пробы отбирались с помощью эмалированного 10-литрового ведра, из придонного – с помощью батометра Нискина (объемом 5 л). Для определения массовой концентрации нефтяных углеводородов в воде применялся флуориметрический метод, основанный на экстракции их гексаном и измерении интенсивности флуоресценции экстракта на анализаторе жидкости «Флюорат-02» (ПНД Ф 14.1: 2:4.128-98, 1998).

Зонами аккумуляции поллютантов становятся Онежский, Двинский, Кандакшский и Мезенский заливы, а также центральная глубоководная область моря – Бассейн с замкнутой системой циркуляции вод (Ильин, 2015). На рисунке представлено интегральное распределение нефтяных углеводородов на акватории Белого моря в весенне-летний период за 2010-2015 гг. Если рассматривать акваторию Белого моря в целом, можно сказать, что в среднем загрязненность поверхностных и придонных вод нефтяными углеводородами не превышала рыбохозяйственный норматив (0.05 мг/дм³). Исключение составил Двинский залив, в кутовой части которого наблюдалось незначительное превышение предельно допустимой концентрации до 0.053

мг/дм³ в поверхностном слое. Появление повышенных концентраций нефтяных углеводородов в Двинском заливе, с одной стороны, связано с влиянием вод р. Северная Двина, с другой стороны, – с техногенным воздействием промышленно-транспортного узла, сформированного из городов Северодвинск, Архангельск и Новодвинск.

Максимальные (от 0.04 до 0.05 мг/дм³) показатели отмечены на некоторых станциях Двинского, Онежского и Кандалакшского заливов, а также в Горле Белого моря. На акватории Онежского залива воды с повышенным содержанием нефтяных углеводородов до 0.046 мг/дм³ отмечались в его южной части и вдоль Онежского берега. Источником загрязнения Онежского залива является сток реки Онега. В придонном горизонте превышений предельно допустимой концентрации не наблюдалось, колебания составили от 0.020 мг/дм³ до 0.042 мг/дм³.

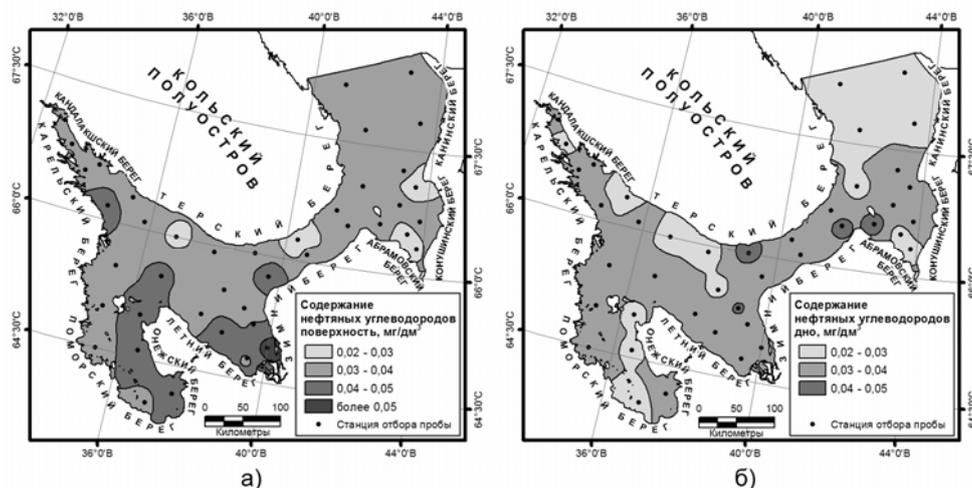


Рис. Распределение нефтяных углеводород в поверхностном (а) и придонном (б) слоях вод Белого моря в весенне-летний период (2010–2015 гг.)

Анализ данных по загрязнению нефтяных углеводородов в Белом море за весенне-летний период 2010–2015 гг. показал, что эпизодическое превышение содержания поллютанта относительно уровня ПДК наблюдалось только в Двинском заливе. Амплитуда колебаний концентрации составила 0.023–0.053 мг/дм³ в поверхностном слое, и 0.020–0.042 мг/дм³ – в придонном с определенной изменчивостью по районам. В то же время, средние показатели оставались практически на одном уровне за все годы исследований и не превышали установленный норматив.

Полученные результаты содержание нефтяных углеводородов показывают, что уровень загрязнения вод Белого моря в целом является невысоким. Зафиксированный интервал колебаний и пространственного распределения их в воде исследованных районов не указывает на наличие каких-либо явных признаков влияния хозяйственной деятельности на водные биогеоценозы, за исключением кутовых участков губ и районов размещения крупных населенных пунктов.

Список литературы

Ильин Г.В. Усягина И.С., Касаткина Н.Е. 2015 Геоэкологическое состояние среды морей российского сектора Арктики в условиях современных технологических нагрузок // Вестник Кольского научного центра РАН 2 (21): 82–93.

Мохова О.Н., Климовский Н.В., Мельник Р.А., Новоселов А.П. 2017. Пространственно-временная динамика содержание нефтяных углеводородов в водах Белого моря // Вода: химия и экология. Вып. №1: 19–26.

Немировская И. А. Травкина А. В., Трубкин И. П. 2015. Углеводороды в водах и донных Белого моря // Проблемы Арктики и Антарктики. Т.3.: 77–90.

ПНД Ф 14.1: 2:4.128-98 Методика выполнения измерений массовой концентрации нефтепродуктов в пробах природной, питьевой и сточной воды флуориметрическим методом на анализаторе жидкости «Флюорат-02».

ХАРАКТЕР РАЗМЕЩЕНИЯ И СОСТОЯНИЕ ВОСПРОИЗВОДСТВА КОЛЬЧАТОЙ НЕРПЫ *PUSA (PHOCA) HISPIDA* В КАНДАЛАКШСКОМ ЗАЛИВЕ БЕЛОГО МОРЯ

Н.С. Бойко, В.Б. Воциков

ФГБУ «Кандалакшский государственный заповедник», Россия.

e-mail: kand_reserve@mail.ru

Сообщение включает наблюдения за кольчатой нерпой *Pusa (Phoca) hispida* Schreber, 1775, на акватории Кандалакшского залива, на участке от острова Малый (67°08' N) до Нищевской губы (66°48' N), значительная часть которой является территорией Кандалакшского заповедника. Для данного района характерно наличие групп островов, архипелагов, и обширных мелководий. В сообщении приводим результаты работ за период 2010–2016 годы, продолжение исследований, опубликованных ранее (Огнетов, Бойко, 2002; Лукин и др., 2006; Бойко, 2010). Используются сведения работников охраны заповедника Северной инспекции, работников научного отдела и команды судна ССП «Беркут».

В ледовый период работники охраны заповедника проводят учет морского зверя с мотонарт. В период открытой воды они и сотрудники научного отдела учитывают морского зверя с моторной лодки. Помимо этого ведутся визуальные наблюдения за встречаемостью и поведением нерпы.

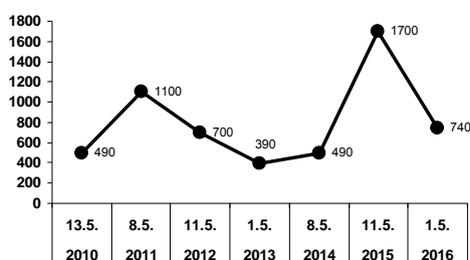


Рис. 1. Максимальное количество *Pusa hispida* на льду на одной залежке. По оси абсцисс – дата, годы; по оси ординат – особей.

В начальный период выхода нерпы на поверхность припайного льда встречаемость ее невысока, в среднем одна особь за встречу. Но уже в начале мая отмечается массовый выход животных на поверхность льда. В этот же месяц отмечают и максимальное количество зверей на одной залежке (рис. 1).

После разрушения припайного льда нерп отмечают практически по всей акватории в вершине залива. В большинстве случаев число их при этом не превышает 3–7 особей у острова. В летний период 2010–2016 гг. средний показатель плотности размещения нерпы по архипелагам (по 18 учетов в каждом) показывает, что по сравнению с данными 2004–2009 гг., на большинстве участков он остался на прежнем уровне. Значительно уменьшился у о. Седловатого и Кибринских луд (табл. 1; Летопись природы 2010–2016 гг.). Динамика их в этот период связана с наличием рыбы. Встречаемость нерп у скоплений рыбы по результатам наблюдений (n=86) в 2010–2015 гг. составила: в мае, в среднем, менее 1 особи (lim 0–3, n=3), июне 2.0 (lim 1–7, n=12), июле

3.0, (lim 2–6, n=18), августе 5.0 (lim 2–8, n=30), сентябрь 1.0 (lim 1–5, n=6), октябрь 0.5 (lim 1–1, n=3), ноябрь 2.3 (lim 1–11, n=14) особей за встречу. Это значительно меньше данных предыдущего пятилетия.

Таблица 1

Средний показатель плотности *Phoca hispida*, экз./100 га, Кандалакшский залив (данные: И.А.Харитоновой, Д.Л. Попова., П.М. Ильина и В.Б.Вощикова)

Район	Площадь акватории, га	2000–2003 гг.	2004–2009 гг.	2010–2016 гг.
О-в Большой Березовый	174	0.5	0.5	0.3
Олений архипелаг	2600	0.3	0.2	0.2
Северный архипелаг	7401	1.4	1.0	1.1
Кибринский архипелаг	291	2.3	3.4	2.2
О-в Седловатый	291	5.9	5.7	2.7
Архипелаг Тарасиха	3760		1.4	1.0*

Примечание: *кроме 2015 г.

Как известно, Кандалакшский залив является районом воспроизводства нерпы (Лукин и др., 2006). Изрезанность берегов Кандалакшского залива многочисленными губами и наличие островов, создает благоприятные условия для развития устойчивого припая не только у берегов, но и в самом заливе. Учеты позволили установить количество и места размещения нерп со щенками на участке от острова Малый (67°08' N) до Нищевской губы (66°48' N) (табл. 2).

Таблица 2

Количество щенков *Phoca hispida*, Кандалакшский залив, 2015 г.

Дата	Длина маршрута	Количество		Нерп без щенков, ос./10 км
		нерп	щенков	
14.03.15	50 км	3	1	1,8
15.03.15	80 км	27	7	8,4
15.03.15		20	5	
29.03.15	80 км	33	10	21,5
29.03.15		27	7	
11.04.15	50 км	22	15	13,4

Примечание: Кроме того, 4 щенка были отмечены в другие дни.

В марте практически все детеныши нерпы были еще белого окраса, в конце марта–начале апреля – уже в стадии смены эмбрионального волосяного покрова. На выживаемость приплода нерпы помимо климатических факторов большое воздействие оказывают различные хищники. По нашим данным это, в основном, лисица *Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758, собака домашняя *Canis familiaris* Linnaeus, 1758, медведь бурый *Ursus arctos* Linnaeus, 1758, орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla* Linnaeus, 1758.

В некоторых случаях находили погибшими щенков или взрослых тюленей, около которых на момент их обнаружения находились вороны *Corvus corax* Linnaeus, 1758, серая ворона *Corvus cornix* Linnaeus, 1758. Что явилось первопричиной гибели щенков сказать трудно. Такие случаи мы объединили в раздел «не определено».

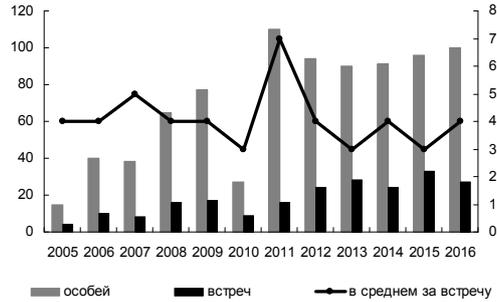


Рис. 2. Встречаемость *Canis familiaris* в январе-мае в вершине Кандалакшского залива. По оси абсцисс – годы; по оси ординат – особей, встреч; в среднем за встречу.

В 2014–2016 гг. учтено 62 щенка нерпы. Из них 14 погибли от хищника: 28.6% изъяты собаками, столько же, 28.6%, орланами и у 42.8% – не определено.

Кроме того, прессу хищников подвергаются и взрослые звери. За 2010–2016 гг. погибло 19 нерп и 29 тюленей, ближе не определенных. Всего 48 особей. Из них – 45.8% взяты медведем, 37.5% – собаками, по 2.1% – лисицей и росомахой *Gulo gulo* Linnaeus, 1758, и у 12.5% – не определено.

Собаки в последнее десятилетие стали оказывать существенное влияние на естественные экосистемы. Собаки, живущие, в основном в г. Кандалакше, в период ледостава, бегают по льду залива, посещая при этом и острова. Определены группы собак, которые специализировались по добыче корма на льду залива, где они охотятся на тюленей, находящихся у лунок, польней или у майны, проделанной ледоколом. В период ледостава в настоящее время собаки контролируют территорию площадью 230 км² (рис. 2). Для уменьшения их воздействия на морских млекопитающих, необходимо контролировать число собак в городе, бегающих без хозяина, сокращать количество, даже стерилизованных.

Список литературы

Бойко Н.С. 2010. Характер размещения и численность кольчатой нерпы в летний период в Кандалакшском заливе Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. XI Всероссийская конференция с международным участием. 9–11 ноября 2010 г. С-Петербург: 25–26.

Лукин Л.Р., Огнетов Г.Н., Бойко Н.С. 2006. Экология кольчатой нерпы в Белом море. Екатеринбург: УрО РАН: 165.

Огнетов Г.Н., Бойко Н.С. 2002. Морские млекопитающие в экосистеме Белого моря // Материалы рыбохозяйственных исследований водоемов Европейского Севера. Сборник научных трудов. Архангельск: 348–377.

Архивные данные Кандалакшского заповедника

Летопись природы Кандалакшского государственного природного заповедника. 2010–2016 гг.

СОДЕРЖАНИЕ

В.В. Андрианов, Л.Р. Лукин, А.А. Лебедев. Особенности распределения и поведения белухи (<i>Delphinapterus leucas</i>) в летний период у Зимнего берега Белого моря	5
Д.А. Аристов, Е.А. Генельт-Яновский, С.А. Назарова. Долговременные изменения размерной структуры литоральных поселений <i>Macoma balthica</i> Linnaeus в окрестностях ББС ЗИН РАН (мыс Картеш)	9
С.Н. Артемьев. К оценке современного состояния зообентосных сообществ Онежского залива Белого моря по результатам исследований 2015– 2016 гг.)	12
И.А. Барышев. Кормовая база лососевых рыб в реках республики Карелия и Мурманской области, относящихся к бассейну Белого моря	16
А.Е. Бахвалова, М.В. Иванов, Т.С. Иванова, Д.Л. Лайус. Роль трехиглой колюшки (<i>Gasterosteus aculeatus</i> L.) в питании рыб Белого моря в течение летне-осеннего сезона	20
Т.А. Белевич, Л.В. Ильяш. Пространственная неоднородность распределения обилия пикофитопланктона в Белом море в начале лета	24
Е.В. Беликова, Н.Н. Шунатова. Мышечная система колониальных камптозоев (Carnptozoa: Coloniales)	28
Р.У. Высоцкая, Е.А. Буэй, Г.А. Шкляревич. Участие лизосомальных гликозидаз в адаптивных реакциях беспозвоночных Белого моря	32
А.В. Герасимова, Н.А. Филишова, Н.В. Максимович. Стабильность и изменчивость популяционных характеристик <i>Macoma balthica</i> L. в Белом море	36
Р.М. Гогорев, В.А. Степанова. Бентосные диатомовые Белого и Балтийского морей	40
П.В. Головин, М.В. Иванов, Т.С. Иванова, Д.Л. Лайус. Селективная смертность беломорской трехиглой колюшки <i>Gasterosteus aculeatus</i> L. в результате поедания хищными рыбами	43
Н.В. Гордеева. Беломорская горбуша: адаптация, генетика, демография	47
А.С. Григорьева, А.В. Герасимова, Л.П. Флячинская, А.А. Диамант, Н.В. Максимович. Репродуктивная экология двустворчатых моллюсков <i>Arctica islandica</i> Linnaeus в Белом море	50
О.А. Грум-Гржимайло, Е.Н. Биланенко. Коллекция микромицетов, выделенных из заболачивающихся водоемов в окрестностях беломорской биологической станции имени Н.А. Перцова	54
Ю.И. Губелит. Перифитон озера Кривое (ББС, м. Картеш)	57
М.А. Даугавет, С.В. Шабельников, Т.Г. Шапошникова, Л.С. Адонин, О.И. Подгорная. О происхождении гена белка P26 из морулярных клеток крови асцидии <i>Styela rustica</i>	62
В.С. Дементьев, Н.Н. Марфенин. Функциональная морфология столонов у колониального гидроида <i>Gonothyrea loveni</i> (Allman, 1859): рост, пульсации и перемещение гидроплазмы	66
А.С. Демчук, Н.В. Полякова, М.В. Иванов, Т.С. Иванова, Д.Л. Лайус. Питание молоди трехиглой колюшки (<i>Gasterosteus aculeatus</i> L.) В течение приливно-отливного цикла	70
Н.В. Денисенко, С.Г. Денисенко, А.Д. Наумов, Д.А. Аристов, К.Л. Биягов, О.Н. Савченко. Структура фауны и распределение сублиторального макрозообентоса в губе Чупа (Кандалакшский залив, Белое море)	74
Д.К. Дишин. К теории дивергенции рекрутов в рыбохозяйственном аспекте	78
Л.С. Житина, Т.А. Белевич, Н.В. Политова. Обилие и структура позднелетнего фитопланктона Белого моря (по данным 2013 г.)	82

Я.И. Заботин. Ультраструктурные особенности спермиогенеза бескишечных турбеллярий (Acoela) Белого моря	86
А.Ю. Зародов, А.Д. Наумов, О.Н. Савченко «Marine benthos» – интегрированная информационная система нового типа	89
В.М.Зеленков, И.В. Мискевич. Оценка влияния дампинга грунта на донные биоценозы юго-западной части Двинского залива Белого моря	92
Л.В. Ильяш. Исследование фитопланктона на базе биостанции Картеш: история, важнейшие результаты, перспективы	96
Н.Н.Камардин. Функциональные свойства и ультраструктура осфрадия <i>Clione limacina</i>	100
В. В. Кожара, Н.Н. Марфенин. Пространственная дифференцировка столона у колониального гидроида <i>Gonothyræa loveni</i> (Allman, 1859)	103
А.Ю. Комендантов, А.О. Смуров. Продолжительность акклимации беломорской морской звезды <i>Asterias rubens</i> Linnaeus, 1758 к изменению солености среды	106
E.V. Kozminsky, E. Rolán-Alvarez. Maintenance of a shell color polymorphism in natural populations of <i>Littorina fabalis</i> from the White Sea	110
Е.В. Козминский. Внутривидовая конкуренция как причина изменений численности популяции у беломорских моллюсков <i>Littorina obtusata</i> (Gastropoda: Littorinidae)	112
Е.Д. Краснова. Водоёмы, отделяющиеся от Белого моря: разнообразие и типовая структура	115
Д.Л. Лайус, Х. Лаакконен, П.П. Стрелков, М.А. Киреева, Р. Вайнола. Интрогрессивная гибридизация между тихоокеанской сельдью и атлантической сельдью и ее значение для понимания популяционной структуры беломорской сельди	119
К. Н. Лисицына, А.В. Герасимова, Н.В. Максимович. Демэкологические исследования <i>Masota calcarea</i> (Gmelin) в Белом море	123
Н.В. Максимович, А.В.Герасимова, Н.А. Филиппова. Об организации сообществ макробентоса и илисто-песчаных литоральных пляжей Белого моря	127
Н.Н. Марфенин. Децентрализованная организация на примере колониальных гидроидов	131
Т.А. Михайлова, А.Д. Наумов, О.Н. Савченко, Д.А. Аристов, К.Л. Биягов. Биоценозы пояса красных водорослей в губах Чупа и Колвица (Кандалакшский залив)	135
А.Д. Наумов. Начало 40-х – начало 70-х гг.: забытые страницы истории Беломорской биостанции ЗИН РАН	139
А.Д. Наумов. Некоторые особенности водообмена Белого и Баренцева морей	143
И.А. Немировская, З.Ю. Реджепова, А.М. Титова, А.В.Медведева. Происхождение углеводородов в различных сферах Белого моря	146
Е.Р. Никишова, Л.В. Ильяш, И.Г. Радченко. Обилие планктонных жгутиковых протистов в Белом море в осенне-зимний период	150
В.А. Петухов, Н.В. Аладин, И.С. Плотников, А.О. Смуров. Многолетняя динамика плотности и биомассы мейобентоса озера Кривое	154
В.В. Прокофьев. К изучению хемореакций церкарий литоральных трематод	158
А.И. Раилкин, Ж.А. Отвалко, С.И. Коротков, С.Е. Фомин, С.З. Чикадзе, Н.В. Кулев. Основные итоги разработки экологически безопасных противообрастающих покрытий и их испытания на Белом море	161
Т.Ю. Репкина, А.Р. Аляутдинов, Н.Н. Луговой, Ф.А. Романенко, А.Л. Энтин. Геоморфологические условия формирования меромиктических водоемов побережья Кандалакшского залива Белого моря	165
Ф.А. Романенко, О.А. Шиловцева, Т.Ю. Репкина, Н.Н. Луговой. Современный климат северо-западного беломорья и острова вечной мерзлоты	169

О.Н. Савченко, А.Д. Наумов. Многолетняя динамика литоральных сообществ (губа Чупа, Кандалакшский залив, Белое море)	173
А.В. Семушин, С.Б. Фролов. Состояние и перспективы промысла водных биоресурсов на Белом море	177
Л.А. Сергиенко, Т.Ю. Дьячкова, В.И. Андросова. Характеристика местообитаний и состояние популяций <i>Plantago maritima</i> L. и <i>Triglochin maritima</i> L. на западном побережье Белого моря	181
У.В. Симакова, Г.А. Колочкина, Н.Н. Римская-Корсакова, С.А. Гольшев, Д.А. Сутормин. Зеленые водоросли (с. f. <i>Coccomyxa</i>) мидий Белого моря	185
М.А. Сказина, А.В. Гагарина, П.П. Стрелков. Анализ структуры гибридной зоны между <i>Mytilus edulis</i> и <i>M. trossulus</i> в Белом море на примере поселения Горелого пирса (губа Чупа)	189
Д. П. Стародымова, В. П. Шевченко. Аэрозольные исследования на Беломорской биологической станции МГУ им. Н.А. Перцова	193
И.В. Суховская, Л.П. Смирнов, С.А. Бобров, А.А. Кочнева, Е.В. Борвинская, И.Н. Бахмет. Влияние различных концентраций ионов никеля на некоторые компоненты антиоксидантной системы мидий	196
В.А. Трошков, С.Б. Фролов, И.Ю. Македонская. Оценка продукционных возможностей пелагиали кандалакшского залива Белого моря	200
В.В.Федяков, А.Д. Наумов. Бентосные исследования Беломорской биологической станции ЗИН РАН	205
Н.Н. Филагов. Результаты комплексных системных исследований Белого моря и его водосбора: экспериментальные исследования и моделирование; состояние, проблемы, перспективы	212
Н.А. Филиппова, В.В. Козин, Н.В. Максимович. О сопряженности в распределении организмов макробентоса в условиях мягких грунтов осушной зоны Белого моря	216
Н.Н. Фокина, И.Н. Бахмет, Н.Н. Немова. Воздействие загрязняющих веществ на липидный спектр мидий <i>Mytilus edulis</i>	220
Г.В. Фукс. Краткие результаты отолиометрии полярной камбалы Белого моря	224
В.М. Хайтов, А.А. Зайчикова, М.В. Иванов, М.В. Католикова, Т.В. Короткова, Е.П. Кудрявцева, А.В. Полоскин, К.А. Уваров, П.П. Стрелков. История формирования совместных поселений <i>Mytilus edulis</i> Linnaeus и <i>M. trossulus</i> Gould в Кандалакшском заливе Белого моря	229
В.В. Хлебович. Всегда актуальные вопросы морских биологических станций	233
И.А. Чернов, А.В. Толстиков. Особенности переноса пассивной примеси в Белом море: численное моделирование	237
М.В. Чурова, О.В. Мещерякова, С.А. Мурзина, С.Н. Пеккоева, Н.Н. Немова особенности энергетического обмена у представителя беломорской ихтиофауны <i>Lumpenus fabricii</i> из разных заливов	241
А.Н. Шаров, С.В. Холодкевич, В.В. Халаман. Влияние беломорской губки <i>Halichondria panicea</i> на физиологическое состояние мидий <i>Mytilus edulis</i>	245
Е.Е. Шафигуллина, Я.И. Заботин. Ультраструктура сперматозоидов турбеллярии <i>Provortex karlingi</i> (Neorhabdocoela: Dalyellioida) Белого моря	249
В.П. Шевченко, Д.П. Стародымова. Исследование поступления вещества из атмосферы в природные архивы прибрежной зоны Белого моря в окрестностях Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова МГУ	252
Т.С. Шелехова, Н.Б. Лаврова динамика природной среды на карельском берегу Белого моря (по микропалеонтологическим данным)	256
О.С. Шилова, Т.Ю. Репкина. Диатомовые водоросли в донных осадках отделяющихся от моря водоемов побережья Кандалакшского залива Белого моря	260

О.В. Яценко, И.О. Яценко, О.А. Грум-Гжимайло. Особенности растительности Кисло-Сладкого озера – отделяющегося от моря озера на побережье Белого моря	263
A.I.Lavrov, I.A.Kosevich. Sponge cell reaggregation: inter- and intraspecific variations	267
В.В. Халаман, Н.С. Голубовская, А.Ю. Комендантов, С.С. Малавенда, Т.А. Михайлова. Взаимоотношения между водорослями и седентарными животными в беломорских сообществах обрастания: конкуренция или разделение экологических ниш?	270
A. Ereskovsky, A. Lavrov, F. Bolshakov. Reparative regeneration of White Sea sponge <i>Leucosolenia complicata</i> (Porifera, Calcarea): morphogenesis and cellular sources	274
Н.В. Алексеева, Н.Н. Шунатова. Анаморфный рост и тагмозис у пикногонид	277
Н.В. Климовский. Содержание и распределение нефтяных углеводов в водах Белого моря в весенне-летний период 2010–2015 гг.	280
Н.С. Бойко, В.Б. Вошиков. Характер размещения и состояние воспроизводства кольчатой нерпы <i>Pusa (Phoca) hispida</i> в Кандалакшском заливе Белого моря	283

УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ

Автор	№№ страниц
Адонин	62
Аладин	154
Алексеева	277
Аляутдинов	165
Андрианов	5
Андросов	181
Аристов	9, 74, 135
Артемьев	12
Барышев	16
Бахвалова	20
Бахмет	196, 220
Белевич	24, 82
Беликова	28
Биланенко	54
Биягов	74, 135
Бобров	196
Бойко	283
Борвинская	196
Буэй	32
Вайнола	119
Вощиков	283
Высоцкая	32
Гагарина	189
Генельт-Яновский	5
Герасимова	36, 50, 123, 127
Гогорев	40
Головин	43
Голубовская	270
Гольшев	185
Гордеева	47
Григорьева	50
Грум-Гржимайло	54, 263
Губелит	57
Даугавет	62
Дементьев	66
Демчук	70
Денисенко Н.	74
Денисенко С.	74
Диамант	50
Дирин	78
Дьячкова	181
Житина	82
Заботин	86, 249
Зайчикова	229
Зародов	89
Зеленков	92
Иванов	43, 70, 229
Иванова	20, 43, 70
Ильяш	24, 96, 150
Камардин	100
Католикова	229

Автор	№№ страниц
Кожара	103
Киреева	119
Климовский	280
Козин	216
Козминский	112
Колючкина	185
Комендантов	106, 270
Коротков	161
Короткова	229
Кочнева	196
Краснова	115
Кудрявцева	229
Кулев	161
Лаакконен	119
Лаврова	256
Лайус	43, 70, 119
Лебедев	5
Лисицына	123
Луговой	165, 169
Лукин	9
Македонская	200
Максимович	36, 50, 123, 127, 216
Марфенин	66, 103, 131
Малавенда	270
Медведева	146
Мещерякова	241
Мискевич	92
Михайлова	135, 270
Мурзина	241
Назарова	9
Наумов	74, 86, 135, 139, 143, 173, 205
Немировская	146
Немова	220, 241
Никишова	150
Отвалко	161
Пеккоева	241
Петухов	154
Плотников	154
Подгорная	62
Политова	82
Полоскин	229
Полякова	70
Прокофьев	158
Радченко	150
Раилкин	161
Реджепова	146
Репкина	165, 169, 260
Римская-Корсакова	185
Романенко	165, 169
Савченко	74, 89, 135, 173

Автор	№№ страниц
Сергиенко	181
Семушин	177
Симакова	185
Сказина	189
Смирнов	196
Смулов	106, 154
Стародымова	193, 252
Степанова	40
Стрелков	119, 189, 229
Сутормин	185
Суховская	196
Титова	146
Толстикова	237
Трошкова	200
Уваров	229
Федяков	205
Филатов	212
Филиппова	36, 127, 216
Флячинская	50
Фокина	220
Фомин	161
Фролов	177, 200
Фукс	161
Хайтов	229
Халаман	245, 270
Хлебович	233
Холодкевич	245
Чернов	237
Чикадзе	224
Чурова	241
Шабельников	62
Шапошникова	62
Шаров	245
Шафигуллина	249
Шевченко	193, 252
Шелехова	256
Шилова	260
Шиловцева	169
Шкляревич	32
Шунатова	28, 277
Энтин	165
Яценко И.	263
Яценко О.	263
Bolshakov	274
Ereskovsky	274
Kosevich	271
Kozminsky	110
Lavrov	271, 274
Rolán-Alvarez	110

Научное издание

**Изучение, рациональное использование и охрана
природных ресурсов Белого моря**

Технический редактор
А.Д. Наумов

Верстка и оригинал-макет
А.Д. Наумов

Подписано в печать 11.09.2017. Тираж 500 экз.
Формат 70×100/16. Объем 19 п. л. Гарнитура Georgia. Бумага офсетная.
Отпечатано в типографии ООО «Группа МИД». СПб, ул. Седова, 12.

