



**VII Международная конференция
«Морские исследования и образование»**

Москва, 19-22 ноября 2018 г.

**VII International conference
"Marine Research and Education"**

Moscow, 19-22 November 2018

MARESEDU-2018

ТРУДЫ КОНФЕРЕНЦИИ / CONFERENCE PROCEEDINGS

Том / Volume IV (IV)

УДК [551.46+574.5](063)

ББК 26.221я431+26.38я431+28.082.40я431

Т78

Труды VII Международной научно-практической конференции “Морские исследования и образование (MARESEDU-2018)” Том IV (IV): [сборник]. Тверь: ООО «ПолиПРЕСС», 2019, 350 с.: ISBN 978-5-6041943-5-5.

Сборник «Труды VII Международной научно-практической конференции “Морские исследования и образование (MARESEDU-2018)”» представляет собой книгу тезисов докладов участников конференции, состоящую из четырех томов. Сборник включает в себя главы, соответствующие основным секциям технической программы конференции: океанология, геолого-геофизические исследования на акваториях, морская геология и геофизика, рациональное природопользование, гидрология и др. Специальным событием в программе этого года стало проведение дополнительной юбилейной конференции, организованной в честь 80-летия ББС имени Н.А. Перцова, – «Морская биология, геология и океанология – междисциплинарные исследования на морских стационарах». В четвертом томе сборника представлены тезисы докладов по направлениям: таксономия и филогения, биология развития, биология морских животных, морская микробиология, альгология и микробиология, физиология.

Все тезисы представлены в редакции авторов.

В рамках конференции участники обсудили состояние и перспективы развития комплексных исследований Мирового океана, шельфовых морей и крупнейших озер, актуальные проблемы рационального природопользования и сохранения биоразнообразия в водных пространствах, проблемы освоения ресурсов континентального шельфа, достижения науки в области морской геологии, современные подходы к исследованиям обширных акваторий дистанционными методами, проблемы устойчивого развития экосистем моря и прибрежной зоны, организацию и проведение комплексных экспедиционных исследований, преподавание «морских дисциплин», вопросы организации полевых практик студентов.

Подготовлено к выпуску издательством ООО «ПолиПРЕСС» по заказу ООО «Центр морских исследований МГУ имени М.В. Ломоносова».

ООО «ПолиПРЕСС»

170041, Россия, г. Тверь, Комсомольский пр-т,
д. 7, пом. II polypress@yandex.ru

ООО «Центр морских исследований МГУ
имени М.В. Ломоносова».

РФ, 119234, г. Москва, ул. Ленинские Горы, д.
1, стр. 77
(495) 648-65-58/ 930-80-58

Все права на издание принадлежат ООО
«Центр морских исследований МГУ имени
М.В. Ломоносова».

© ООО «Центр морских исследований МГУ
имени М.В. Ломоносова», 2019
© ООО «ПолиПРЕСС»

Координатор конференции



ЦМИ
МГУ

Контактная информация:

119234, РФ, г. Москва,
ул. Ленинские Горы, д. 1, стр. 77
Научный парк МГУ, офис 402
тел./факс: +7 (495) 648-65-88
e-mail: info@marine-rc.ru
web: www.marine-rc.ru

Contact information:

119234, Russia, Moscow,
Leninskie Gori, 1, str. 77
LMSU Science Park, office 402
tel./fax: +7 (495) 648-65-88
e-mail: info@marine-rc.ru
web: www.marine-rc.ru

Организаторы:

Центр морских исследований МГУ имени М.В. Ломоносова

Учебно-научный Центр ЮНЕСКО-МГУ по морской геологии и геофизике

Беломорская биологическая станция имени Н.А. Перцова биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова

Биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова

Геологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова

Географический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН

Зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова



Организационный комитет

Добролюбов Сергей Анатольевич (сопредседатель)	Член-корреспондент, Декан Географического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, профессор
Кирпичников Михаил Петрович (сопредседатель)	Академик, декан Биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, профессор
Лобковский Леопольд Исаевич (сопредседатель)	Заместитель директора по Геологическому направлению Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН, член-корреспондент РАН
Пущаровский Дмитрий Юрьевич (сопредседатель)	Академик, декан Геологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, профессор

Программный комитет

Цетлин Александр Борисович (председатель)	Директор Беломорской биологической станции имени Н.А. Перцова, профессор
Ахманов Григорий Георгиевич (сопредседатель)	Руководитель кафедры ЮНЕСКО по морской геологии и геофизике, директор Учебно-научного Центра ЮНЕСКО-МГУ по морской геологии и геофизике при геологическом факультете, доцент
Токарев Михаил Юрьевич (сопредседатель)	Заместитель декана Геологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, ведущий научный сотрудник кафедры сейсмометрии и геоакустики Геологического факультета МГУ имени Ломоносова
Демидов Александр Николаевич (сопредседатель)	Старший научный сотрудник кафедры океанологии Географического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, доцент
Субетто Дмитрий Александрович (сопредседатель)	И.О. декана факультета географии, заведующий кафедрой физической географии и природопользования РГПУ имени А.И. Герцена, ведущий научный сотрудник Института водных проблем Севера Карельского научного центра РАН
Мокиевский Вадим Олегович	Заведующий лабораторией экологии прибрежных донных сообществ Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН
Рыбалко Александр Евменьевич	Ведущий научный сотрудник ФГБУ ВНИИ Океангеология, профессор
Спиридонов Василий Альбертович	Ведущий научный сотрудник Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН
Демиденко Николай Александрович	Старший научный сотрудник Государственного океанографического института
Сычёв Виталий Иванович	Эксперт МОК ЮНЕСКО и МНОК РФ, профессор
Шабалин Николай Вячеславович	Исполнительный директор Центра морских исследований МГУ имени М.В. Ломоносова
Фазлуллин Сергей Маратович	Президент Конфедерации подводной деятельности России

Том IV (IV) / Volume IV (IV)

ОГЛАВЛЕНИЕ / CONTENTS

ПРОГРАММА КОНФЕРЕНЦИИ / CONFERENCE PROGRAMME

ТЕЗИСЫ / ABSTRACTS

Биология морских животных / Biology of marine animals

Изменчивость течений синоптического масштаба и миграционное поведение белухи (<i>Delphinapterus leucas</i>) в южной части моря Лаптевых. <i>Александрова А.Г., И.А. Шилов, Д.М. Глазов</i>	33
Synoptic scale volatility of flow in reference to <i>Delphinapterus leucas</i> occurrence and distribution behaviour in the Southern Laptev Sea. <i>Alexandrova A., I. Shilov, D. Glazov</i> ..	38
Наблюдения белух (<i>Delphinapterus leucus</i>) в Кандалакшском заливе. <i>Андрюанов В.В., А.А. Лебедев., Т.Ю. Лисицына</i>	43
Личинки морского паука <i>Nymphon brevirostre</i> Hodge, 1863: образ жизни и поведение. <i>Богомолова Е.В.</i>	44
Различные пути формирования гидрантов у текатных и атекатных гидроидных полипов. <i>Большаков Ф.В., И.А. Косевич</i>	45
Тайны беломорских ракообразных. <i>Колбасов Г.А., А.С. Петрунина, А.А. Прудковский</i>	47
История изучения, современный статус и практическое значение Siboglinidae как возможных индикаторов подводных месторождений углеводородов. <i>Малахов В.В., М.М. Ганцевич, Н.П. Карасева, Н.Н. Римская-Корсакова</i>	48
History of study, current status and practical significance of Siboglinidae as possible indicators of underwater hydrocarbon deposits. <i>Malakhov V.V., M.M. Gantsevich, N.P. Karaseva, N.N. Rimskaya-Korsakova</i>	52
Гидроидные «автоматы» – пример самоорганизации модульного организма. <i>Марфенин Н.Н.</i>	55
Развитие мускулатуры и вооружения буккального комплекса органов голожаберного моллюска <i>Eubbranchus rupium</i> (Møller, 1842). <i>Михлина А.Л., И.А. Екимова, А.Б. Цетлин, Е.В. Ворцепнева</i>	60
Визуализация локомоции седиментарных беспозвоночных Кандалакшского залива Белого моря. <i>Надуваева Е.В., Е.В. Ворцепнева</i>	61
Спикульный аппарат Onchidoridae (Mollusca, Nudibranchia, Doridacea). <i>Никитенко Е.Д., Е.В. Ворцепнева</i>	62
Кинетида <i>Ministeria virens</i> и ее значение для реконструкции предка Metazoa. <i>Поздняков И.Р.</i>	63
Роль ракообразных рода <i>Daphnia</i> в сообществах зоопланктона на скальных ванн островов Керетского архипелага Белого моря. <i>Полякова Н.В., А.И. Старков, И.А. Стогов</i> ..	64
Новые данные о строении беломорской форониды <i>Phoronis ovalis</i> . <i>Темерева Е.Н.</i>	67

Локализация гомологов белка p48 из морулярных клеток крови <i>Styela rustica</i> (сем. Styelidae) в тканях асцидий Белого и Японского морей. Тылец М.И., М.А. Даугавет, Т.Г. Шапошникова	68
Трубки морских червей (Annelida). Цетлин А.Б., Т.Д. Щербакова	72

Биология развития / Developmental biology and regeneration

Wnt сигнальный каскад в эволюции пространственной организации колоний текатных гидроидов. Багаева Т.С., Д.М. Кунаева, И.А. Косевич, Ю.А. Краус, С.В. Кремнёв.	73
Репертуар лигандов сигнального пути TGF-beta у губки <i>Halisarca dujardini</i> . Борисенко И.Е., В.В. Козин, Е.А. Филиппова, Д.Ю. Крупенко	74
Регуляция становления орально-аборальной оси в ходе развития <i>Dynamena pumila</i> (L., 1758). Ветрова А.А., Т.С. Багаева, Ю.А. Краус, С.В. Кремнёв	78
Развитие <i>Testudinalia tesulata</i> (Mollusca, Gastropoda) в Белом море. Ворцenneва Е.В.	79
Сравнительное исследование регенерации у губок (Porifera). Ересковский А.В., И.Е. Борисенко, Ф.В. Большаков, А.И. Лавров, Д.Б. Токина	80
Как строится тело личинки полихет? История ларвального развития и метаморфоза <i>Alitta virens</i> (Annelida: Nereididae). Козин В.В., А.Ю. Шалаева, Н.А. Филиппова, Р.П. Костюченко	81
Регенерация беломорской губки <i>Halichondria sitiens</i> . Койнова А.С., А.Э. Вишняков, А.В. Ересковский	86
Регенерация известковых губок (Calcarea, Porifera) Белого моря. Лавров А.И., Ф.В. Большаков, Д.Б. Токина, А.В. Ересковский.	87
Новые данные о формировании, росте и сегментации регенерационной почки нереидных полихет (Annelida: Errantia). Мелентий А.Г., А.Ю. Шалаева, Е.Л. Новикова, М.А. Кулакова, Р.П. Костюченко, В.В. Козин	88
Плацентарное вынашивание у циклостомных мшанок. Неклюдова У.А., Д. Грубер, Н. Циран, А.Н. Островский.	89
Функциональная активность серотонинергической системы в раннем эмбриональном развитии беспозвоночных животных. Никишин Д.А.	90
Личиночное развитие <i>Ophelia limacina</i> (Sedentaria; Annelida). Римская-Корсакова Н., Ю. Храмова, В. Емельяненко, А. Прудковский	91
Нейрогенез динофиллид от первых нейронов до дефинитивной нервной системы. Фофанова Е.Г., Т.Д. Майорова, Е.Е. Воронежская	92
Кинетика клеточных популяций при регенерации и в ходе ларвального развития у беломорской полихеты <i>Alitta virens</i> : методические аспекты и первые результаты. Шалаева А.Ю., И.Е. Борисенко, Р.П. Костюченко, В.В. Козин	93

Способность известковых губок (Calcarea, Porifera) к развитию из диссоциированных клеток. <i>Фролова В.С., А.И. Лавров</i>	98

Исследования биоты и экосистем реликтовых прибрежных озёр / Studies of biota and ecosystems of relict coastal lakes

Исследования мелкомасштабного распределения микроорганизмов в хемоклине прибрежных стратифицированных водоемов, отделяющихся от Белого моря. <i>Воронов Д.А., Е.Д. Краснова</i>	103
Бактериохлорофиллы, бактерии и инфузории в небольших озерах, отделяющихся от Белого моря. <i>Горбунов М.Ю., М.В. Уманская, С.В. Быкова</i>	108
Bacteriochlorophylls, bacteria and ciliates in small lakes separating from the White Sea. <i>Gorbunov M.Yu., M.V. Umanskaya, S.V. Bykova</i>	112
Особенности вертикальной стратификации и распределения РОВ в оз. Большие Хрусломены (Белое море, о. Олений, губа Ковда). <i>Горшкова О.М., Д.А. Воронов, А.А. Жильцова, Е. Д. Краснова, С.В. Пацаева, И.А. Чернова</i>	118
Некоторые особенности прибрежных озёр Белого моря в их вертикальной стратификации летом 2017 г. <i>Горшкова О.М., Д.А. Воронов, А.А. Жильцова, Е.Д. Краснова, И.А. Чернова, С.В. Пацаева</i>	120
Экспериментальные исследования реакции доминирующих видов макрозообентоса Белого и Чёрного морей на гипоксию водной среды (ББС МГУ, Геленджик, Севастополь). <i>Гулин М.Б., Е.А. Иванова</i>	125
Распределение бактериохлорофилла зелёных серных бактерий по глубине в озёрах Трёхцветном, Большие Хрусломены, лагуне на Зеленом мысе в сентябре 2018 года. <i>Емельянцева П.С., А.А. Жильцова, Д.А. Харитонов, М.П. Фрейдкин, Е.Д. Краснова, Д.А. Воронов, С.В. Пацаева</i>	129
Сезонные изменения спектральных и физико-химических характеристик воды меромиктических озёр Кандалакшского залива Белого моря. <i>Жильцова А.А., П.С. Емельянцева, Е.Д. Краснова, Д.А. Воронов, А.В. Харчева, С.В. Пацаева</i> ...	135
Метагеномный анализ эукариотической микробиоты меромиктических водоёмов побережья Кандалакшского залива Белого моря. <i>Исаев С.В., Д.А. Воронов, Т.В. Неретина, М.Д. Логачева, Е.Д. Краснова</i>	139
Новые данные об озере Могильном (о. Кильдин, Баренцево море): результаты экспедиций 2018 года. <i>Краснова Е.Д., А.Н. Василенко, Д.А. Воронов, В.А. Ефимов, Н.М. Кокрятская, А.В. Косенков, С.В. Пацаева, М.Л. Федюк, Н.Л. Фролова, П.П. Стрелков</i>	144
Феномен питания ветвистоусых рачков <i>Bosmina longirostris</i> аноксигенными фототрофными бактериями из хемоклина в меромиктическом озере Трёхцветном (Ругозерская губа, Кандалакшский залив, Белое море). <i>Краснова Е.Д., А.А. Жильцова, С.В. Пацаева</i>	150

Коричнево-окрашенные зеленые серные бактерии меромиктического озера Трехцветное (Кандалакшский залив Белого моря).	
Лунина О.Н., А.С. Саввичев, Е.Д. Краснова, Н.М. Кокрятская, Д.А. Воронов, М.А. Летарова, В.М. Горленко.	154
Наблюдения за популяцией уховника обыкновенного (<i>Ophioglossum vulgatum</i> L.) вокруг оз. Кисло-Сладкого (окрестности ББС МГУ, 2014-2018 гг.).	
Мардашова М.В., А.В. Косенков, В. Локтева, Д. Афентьева, И. Агафонов, Д. Смоленцева, А. Иванова, Г.А. Проэнса, Е. Яковлева, А. Килина, А. Азаров, Ю. Куценко, М. Анисимов, Д. Равинский, Л. Спирихина, А. Смирнов, Л.Л. Меньшенина, Д.А. Воронов, Е.Д. Краснова	159
Донная фауна сублиторали кута Кислой губы (Белое море, Кандалакшский залив).	
Мардашова М.В., В. Локтева, Д. Афентьева, И. Агафонов, Д. Смоленцева, А. Иванова, Г.А. Проэнса, Е. Яковлева, А. Килина, А. Азаров, Ю. Куценко, М. Анисимов, Д. Равинский, Л. Спирихина, А. Смирнов, Л.Л. Меньшенина, Д.А. Воронов, Е.Д. Краснова	163
Комплексные исследования водных объектов побережья Белого моря в период летних практик и зимних экспедиций НСО.	
Фролова Н.Л., Е.Д. Краснова, Л.Е. Ефимова.	168
Диатомовые водоросли в поверхностных осадках озера Трехцветного.	
Шилова О.С.	173

Междисциплинарные исследования / Interdisciplinary research

ГИС «Геология и геоморфология островов Белого моря».	
Косевич Н.И., А.Р. Аляутдинов, М.А. Новикова.	176
GIS "White Sea islands: Geology and Geomorphology".	
Kosevich N.I., A.R. Alyautdinov, M.A. Novikova.	179
Эволюция рельефа фиардово-шхерных побережий по данным крупномасштабного геоморфологического картографирования дна и берегов в окрестностях ББС имени Н.А. Перцова (Кандалакшский залив Белого моря).	
Репкина Т.Ю., А.Р. Аляутдинов, Д.В. Корзинин, Н.Н. Луговой, Ф.А. Романенко, А.Л. Энтин.	181
Evolution of the fiard-skerries shores in the vicinity of the Nikolai Pertsov White Sea Biological Station (Kandalaksha Bay of the White Sea) according to large-scale geomorphological mapping.	
Repkina T.Yu., A.R. Alyautdinov, D.V. Korzinin, N.N. Lugovoy, F.A. Romanenko, A.L. Entin.	185

Морская микология, альгология и микробиология / Marine mycology, microbiology and algology

Светящиеся бактерии Белого моря.	
Алескерова Л.Э., К.А. Аленина, Е.Н. Ефременко, А.Д. Исмаилов.	187
Luminous bacteria from the White Sea.	
Aleskerova L., K. Alenina, E. Efremenko, A. Ismailov.	190
Сезонная динамика первичной продукции пикофитопланктона в Кандалакшском заливе Белого моря.	
Белевич Т.А., Л.В. Ильяш.	193

The seasonal dynamic of picophytoplankton primary production in the Kandalaksha Bay, the White Sea.	
<i>Belevich T.A., L.V. Ilyash</i>	197
Оценка биологической безопасности штаммов бактерий – потенциальных пробиотиков дальневосточного трепанга <i>Apostichopus japonicus</i> .	
<i>Богатыренко Е.А., А.В. Ким, Т.И. Дункай, И.О. Юнусова, Л.С. Бузолева</i>	200
Что мы знаем о грибах арктических морей.	
<i>Бубнова Е.Н., О.А. Грум-Гржимайло</i>	203
Грибы литоральных грунтов острова Шокальского в Карском море.	
<i>Бубнова Е.Н., О.А. Грум-Гржимайло, И.А. Максимова, Д.А. Никитин</i>	203
Биотехнологический потенциал штамма <i>Thiocapsa roseopersicina</i> BBS.	
<i>Гавирова Л.А., А.И. Шестаков</i>	204
Новые данные о динофитовых водорослях моря Лаптевых.	
<i>Георгиев А.А., М.Л. Георгиева</i>	205
Щелочеустойчивые мицелиальные грибы побережья Шпицбергена.	
<i>Георгиева М.Л., С.А. Бондаренко, Е.Н. Бубнова, Е.Н. Биланенко</i>	209
Грибы водоёмов разного возраста в окрестностях ББС.	
<i>Грум-Гржимайло О.А., А.А. Грум-Гржимайло, А. Дебетс, Е.Н. Биланенко</i>	213
Разработка методики долговременного содержания губок <i>Halisarca dujardinii</i> в контролируемых микробных условиях.	
<i>Козлова С.Ю., А.И. Лавров, Л.А. Гавирова, А.И. Шестаков</i>	214
Анализ цианобактериального компонента альго-бактериальных сообществ супралиторальных ванн Кандалакшского залива Белого моря с помощью метагеномных методов и методов микроскопии.	
<i>Кублановская А.А., К.А. Чеканов, Е.С. Лобакова</i>	218
Трофические связи между бактериями, гетеротрофными простейшими и бактериофагами в эпипелагиале Японского моря.	
<i>Пономарева А.Л., М.С. Бакунина, А.И. Еськова, А.В. Ким, Р.Б. Шакиров, А.И. Обжиров</i>	222
Изучение способности микроорганизмов к росту и утилизации углеводов в морских условиях при отрицательных температурах.	
<i>Русанова М.И., Л.А. Гавирова, А.И. Шестаков</i>	226
Изучение функционального состояния фотосинтетического аппарата фитопланктона в отделяющихся водоемах на Беломорском побережье с помощью флуоресцентных методов.	
<i>Тодоренко Д.А., Е.Д. Краснова, Д.Н. Маторин</i>	227
Разнообразие симбиотических люминисцентных бактерий Белого моря.	
<i>Чеканов К.А., А.А. Кублановская, А.Д. Исмаилов, Е.С. Лобакова</i>	230
Элементный состав лишайников в окрестностях ББС имени Н.А. Перцова МГУ (северо-западное побережье Кандалакшского залива Белого моря).	
<i>Шевченко В.П., Д.П. Стародымова, О.В. Максимова, Н.В. Кучерук</i>	234

Пленарное заседание/ Plenary session

Итоги 60-летнего изучения планктонных экосистем Белого моря на Беломорской биологической станции МГУ и направления будущих исследований.

Кособокова К.Н. 235

Таксономия и филогения/ Taxonomy and Phylogeny

Изменчивость участка баркодингового локуса цитохромоксидазы I у каляноидных копепод северных морей.

Джелали П.А., А.В. Гагарина, М.А. Сказина, Н.В. Полякова, П.П. Стрелков. 241

Щетинки беломорских полихет семейства Nephtyidae (Annelida: Polychaeta).

Днестровская Н.Ю. 243

Криптическое разнообразие рода *Leucosolenia* (Porifera: Calcarea) в Белом и Баренцевом морях.

Екимова И.А., Азеведо Ф., А. Лавров, А. Койнова, А. Ересковский 247

Изучение генетической структуры атлантических и тихоокеанских популяций некоторых видов голожаберных моллюсков (Gastropoda: Nudibranchia).

Екимова И.А., Чичвархин А.Ю., А.Л. Михлина, Т.И. Антохина, Д.М. Щепетов 247

Криптические виды *Scoloplos gr.armiger* (Orbiniidae, Annelida) в Белом море.

Жадан А.Э., Т.В. Неретина 248

Особенности популяционной структуры некоторых видов беспозвоночных Белого моря.

Неретина Т.В., Г.Д. Колбасова, А.Б. Цетлин 249

Меропланктон белого моря: использование молекулярно-генетических методов для видовой идентификации.

Прудковский А.А., Т.В. Неретина 252

Уточнение систематического положения морского окуня рода *Sebastes* Белого моря молекулярно-генетическими методами.

Рольский А.Ю., В.С. Артамонова, А.А. Махров. 253

Немертины Белого моря.

Чернева И.А., И.А. Екимова, Д.М. Щепетов, Т.В. Неретина, В.В. Малахов 258

Изучение строения генитальных структур каляноидных копепод.

Юрикова Д.А. 259

Физиология морских животных / Physiology of marine animals

Сравнительный анализ двигательной иннервации осевой мускулатуры позвоночных.

Балезина О.П. 263

Последовательность деполяризации и реполяризации миокарда желудочка атлантической трески (*Gadus morhua*).

Вайкинорайте М.А., В.А. Витязев, Я.Э. Азаров 263

Роль типов онтогенеза, становления эндотермии и акустической стимуляции в развитии слуха и поведения у птиц.

Голубева Т.Б., Е.В. Корнеева 267

Фармакологическая чувствительность трансмембранных потенциалов клеток спонтанно сокращающегося сердца асцидии <i>Styela rustica</i> .	
Гонотков М.А., И.А. Косевич, В.А. Головкин	272
Согласие физиологического и «митохондриального» пола мидий <i>Mytilus edulis</i> и <i>M. trossulus</i> в условиях интрогрессии и гибридизации (северная Европа).	
Сказина М.А., А.В. Гагарина, П.П. Стрелков	273
Адаптации эктотермных животных высоких широт.	
Филатова Т.С., Д.В. Абрамочкин	277

Экология/ Ecology

Распределение и структура популяции двух симпатрических видов <i>Pseudocalanus</i> в Белом море.	
Воробьева О.В., Д.А. Юрикова, Е.А. Ершова	281
Влияние факторов среды на рост и функционирование распределительной системы гидроида <i>Dynatema pumila</i> (Linnaeus, 1758).	
Дементьев В.С., Н.Н. Марфенин	282
Влияние некоторых факторов морской среды на формирование поликультуральных биопленок сапротрофными бактериями и <i>Listeria monocytogenes</i> .	
Еськова А.И., Л.С. Бузалева, А.Л. Пономарева	285
Люцифераза полихеты <i>Odontosyllis undecimdonga</i> .	
Котлобай А., Д. Шульц, Е. Шахова, И. Ямпольский, Ю. Оба	286
Состояние популяции <i>Zostera marina</i> L. в районе Рыгозерской губы Белого моря.	
Любезнова Н.В.	290
Первая регистрация цветения <i>Thalassiosira angulata</i> (Bacillariophyceae) в Белом море.	
Радченко И.Г., В.П. Шевченко, М.Д. Кравчишина, А.Л. Чульцова, Л.В. Ильин	294
Эпибиоз красных водорослей <i>Phycodrys rubens</i> и его связь с размером растений в проливе Великая Салма (Кандалакшский залив, Белое море).	
Чава А.И., А.В. Артемьева, Е.Л. Яковис	297

Функциональная структура ареалов морских организмов и биотопическая основа сообществ / Functional structure of marine species distribution ranges, and bitopes of marine communities

Роль географических и экологических факторов в формировании региональных фаун микро- и мейобентоса Мирового Океана.	
Азовский А.И., Ю.А. Мазей, Д.В. Тихоненков, Л.А. Гарлицкая, Е.С. Чертопруд	302
Распределение двустворчатых моллюсков Баренцева моря при различных условиях окружающей среды.	
Блинова Д.Ю., И.Е. Манушин	306
Вертикальная зональность донной фауны в сибирской Арктике.	
Веденин А.А., С.В. Галкин, А.Н. Миронов, А.В. Гебрук	310

Исследование трофической структуры донного сообщества литорали губы Кислой с помощью анализа стабильных изотопов азота и углерода. <i>Залота А.К., В.А. Спиридонов, В.О. Мокиевский, Ф.В. Сапожников, А.Б. Цетлин</i>	314
Некоторые аспекты влияния донных тралений на бентосные сообщества (на примере мегабентоса Баренцева моря). <i>Захаров Д.В., Н.А. Стрелкова, И.Е. Манушин, Т.Б. Носова</i>	318
Видовой состав и количественное распределение донных ракообразных надотряда <i>Pegacarida</i> в северной части Баренцева моря. <i>Зими́на О.Л.</i>	323
Пространственная структура макрозообентоса северо-восточного побережья Черного моря: функциональный анализ. <i>Колючкина Г.А., В.Н. Кокарев, В.Л. Семин, И.В. Любимов, А.Б. Басин</i>	328
Сезонная динамика полового созревания и размножения двух каланоидных копепод <i>Calanus finmarchicus</i> и <i>C. glacialis</i> в высокоарктическом фьорде. <i>Кособокова К.Н., М. Daase, J. Søreide</i>	334
Динамика биотопов. Причины и методологические следствия. <i>Переладов М.В.</i>	336
Вертикальное распределение макробентоса в толще грунта на шельфе моря Лаптевых. <i>Сёмин В.Л., О.Л. Зими́на, D. Piepenburg, K. Von Juterzenka.</i>	337
Популяции, сообщества и биоты в изменяющейся морской среде: динамика концепций К.В. Беклемишева и Н.М. Ворониной. <i>Спиридонов В.А.</i>	343
Морские биотопы и потенциальные биологические ресурсы Арктики. <i>Спиридонов В.А., А.К. Залота</i>	347

ПРИЛОЖЕНИЕ / ANNEX

ПРОГРАММА КОНФЕРЕНЦИИ

19 ноября 2018	Международная юбилейная конференция «Морская биология, геология и океанология – междисциплинарные исследования на морских стационарах»		
	Зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова		
		Главный зал	Малый зал
	09.00-09.30	Регистрация	
	09.30-09.40	Приветственное слово	
	09.40-11.40	Пленарное заседание	
	11.40-12.00	Кофе-брейк	
	12.00-13.15	Таксономия и филогения	
	13.15-14.25	Обед	
	14.25-16.00	Биология развития	Комплексные исследования
16.00-16.30	Кофе-брейк		
16.30-17.45	Биология развития	Комплексные исследования	
20 ноября 2018	Международная юбилейная конференция «Морская биология, геология и океанология – междисциплинарные исследования на морских стационарах»		
	Биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова		
		Аудитория М1	Аудитория 557
	09.00-09.30	Регистрация	
	09.30-11.00	Постерная сессия	
	11.00-13.05	Биология морских животных	Морская микология, альгология и микробиология
	13.05-13.30	Кофе-брейк	
	13.30-15.30	Физиология	
	15.30-17.00	Постерная сессия и кофе-брейк	
20 ноября 2018	VII Международная научно-практическая конференция «Морские исследования и образование – MARESEDU-2018»		
	Геологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова		
		Аудитория 415	
	08.45-09.00	Приветственное слово	
	09.00-10.35	Геолого-геофизические исследования на акваториях	
	10.35-10.50	Перерыв	
	10.50-12.25	Геолого-геофизические исследования на акваториях	
	12.25-12.40	Перерыв	
	12.40-14.15	Геолого-геофизические исследования на акваториях	
	14.15-15.00	Обед	
	15.00-16.30	Геолого-геофизические исследования на акваториях	
	16.30-18.30	Постерная сессия в холле 6 этажа	

ПРОГРАММА КОНФЕРЕНЦИИ

20 ноября 2018	VII Международная научно-практическая конференция «Морские исследования и образование – MARESEDU-2018»			
	Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН			
		Большой зал	Малый зал	Аудитория 233А
	09.00-10.00	Регистрация		
	09.20-10.00	Приветственное слово		
	10.00-11.40	Рациональное природопользование	Гидрология	Подводное культурное наследие
	11.40-12.00	<i>Кофе-брейк</i>		
	12.00-13.40	Рациональное природопользование	Гидрология	Подводное культурное наследие
	13.40-15.00	<i>Обед</i>		
	15.00-16.40	Рациональное природопользование	Гидрология	
	16.40-17.00	<i>Кофе-брейк</i>		
	17.00-18.00	Постерная сессия в холле		
21 ноября 2018	08.30-09.00	Регистрация		
	09.00-10.40	Морская геология и геофизика	Функциональная структура ареалов морских организмов и биотопическая основа сообществ	Российско-британский семинар
	10.40-11.00	<i>Кофе-брейк</i>		
	11.00-12.40	Морская геология и геофизика	Функциональная структура ареалов морских организмов и биотопическая основа сообществ	Российско-британский семинар
	12.40-14.00	<i>Обед</i>		
	14.00-15.40	Морская геология и геофизика	Исследования биоты и экосистем реликтовых прибрежных озёр	Российско-британский семинар
	15.40-16.00	<i>Кофе-брейк</i>		
	16.00-18.00	Постерная сессия в холле	Ассоциация Плавающих Университетов	
22 ноября 2018	08.30-09.00	Регистрация		
	09.00-10.40	Океанология	Морская биология	Круглый стол Разработка программно-аппаратных комплексов для разведки и мониторинга разработки месторождений углеводородов
	10.40-11.00	<i>Кофе-брейк</i>		
	11.00-12.40	Океанология	Морская биология	Круглый стол Разработка системы трёхмерного высокоразрешающего геофизического картирования
	12.40-14.00	<i>Обед</i>		
	14.00-15.40	Океанология	Морская биология	Круглый стол Судостроения и техника для освоения шельфа
	15.40-16.00	<i>Кофе-брейк</i>		
	16.00-18.30	Подведение итогов MARESEDU-2018		

ПРОГРАММА КОНФЕРЕНЦИИ

19 ноября

Главный зал

Зоологический музей

09.00-09.30	Регистрация
09.30-09.40	Приветственное слово Цетлина А.Б. и Калякина М.В.

Пленарное заседание

1	09.40-10.00	Frost M. ¹ , Hummel H. ² , Pim van Avesaath ² , Christos Arvanitidis ³ Marine Biological Association 1, NIOZ 2, IMBBC 3	MARS Network - The European Network of Marine Research Institutes and Stations: an account of its current status and the future strategy
2	10.00-10.20	Кособокова К.Н. ИО РАН им. П.П. Ширшова	Итоги 60-летнего изучения планктонных экосистем Белого моря на Беломорской биологической станции МГУ и направления будущих исследований
3	10.20-10.40	Fenice M. Dipartimento di Ecologia e Biologia, and Laboratorio di Microbiologia Marina Applicata	Structure and diversity of the bacterial community in an insular estuarine area of Kandalaksha Bay is driven by tidal currents
4	10.40-11.00	Eriksen E. ¹ , Gro van der Meeren ¹ , Prozorkevich D. ² Institute of Marine Research 1, Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography 2	From ecosystem monitoring to integrated assessment of the ecosystem
5	11.00-11.20	Isachenko A. Rosneft Arctic Research Center	Review of the results of underwater landscapes and benthic communities mapping at the White Sea Biological Station
	11.20-11.40	Кофе-брейк	

Таксономия и филогения

Модераторы: Жадан А.Э., Ворцепнева Е.В.

1	11.40-12.00	Torsten H. Struck Natural History Museum, University of Oslo	What are cryptic species? – A process-driven perspective
2	12.00-12.15	Arvanitidis C. ¹ et. al Institute of Marine Biology, Biotechnology and Aquaculture IMBBC, Greece 1	Research Infrastructures and their collaborative potential in addressing challenging scientific questions at global scale
3	12.15-12.30	Неретина Т.В., Колбасова Г.Д., Цетлин А.Б. МГУ им. М.В.Ломоносова	Особенности популяционной структуры некоторых видов беспозвоночных Белого моря
4	12.30-12.45	Прудковский А.А., Неретина Т.В. МГУ им. М.В.Ломоносова	Меропланктон Белого моря: использование молекулярно-генетических методов для видовой идентификации
5	12.45-13.00	Рольский А.Ю. ¹ , Артамонова В.С. ² , Махров А.А. ² ПИНРО 1, ИПЭЭ РАН 2	Уточнение систематического положения морского окуня рода <i>Sebastes</i> Белого моря молекулярно-генетическими методами
6	13.00-13.15	Жадан А.Э., Неретина Т.Н. ББС им. Н.А. Перцова, МГУ им. М.В. Ломоносова	Криптические виды <i>Scoloplos gr.armiger</i> (Orbiniidae, Annelida) в Белом море
	13.15-14.25	Обед	

Биология развития

Модераторы: Римская-Корсакова Н.Н., Никишин Д.А.

1	14.25-14.45	Hejnol A. University of Bergen	10 Years dispute about our most distant metazoan relatives - status quo and novel data from sponges and comb jellies
2	14.45-15.00	Никишин Д.А. ИБР РАН, МГУ им. М.В. Ломоносова	Функциональная активность серотонинергической системы в раннем эмбриональном развитии беспозвоночных животных
3	15.00-15.15	Багаева Т.С. ^{1,2} , Купаева Д.М. ¹ , Косевич И.А. ¹ , Краус Ю.А. ^{1,3} , Кремнёв С.В. ^{1,3} МГУ им. М.В.Ломоносова 1, Университет Вены 2, ИБР РАН 3	Wnt сигнальный каскад в эволюции пространственной организации колоний текатных гидроидов
4	15.15-15.30	Борисенко И.Е., Козин В.В., Филиппова Е.А., Крупенко Д.Ю. СПбГУ	Репертуар лигандов сигнального пути TGF-beta у губки <i>Halisarca dujardini</i>
5	15.30-15.45	Неклюдова У.А. ¹ , Грубер Д. ¹ , Циран Н. ¹ , Островский А.Н. ^{1,2} Государственный Университет Вены 1, СПбГУ 2	Плацентарное вынашивание у циклостомных мшанок
6	15.45-16.00	Фофанова Е.Г. ¹ , Майорова Т.Д. ² , Воронежская Е.Е. ¹ ИБР РАН 1, NINDS 2	Нейрогенез динофиллид от первых нейронов до дефинитивной нервной систем
	16.00-16.30	Кофе-брейк	

7	16.30-16.45	Козин В.В., Шалаева А.Ю., Филиппова Н.А., Костюченко Р.П. СПбГУ	Как строится тело личинки полихет? История ларвального развития и метаморфоза <i>Alitta virens</i> (Annelida: Nereididae)
8	16.45-17.00	Римская-Корсакова Н.Н., Храмова Ю., Емельяненко В., Прудковский А.А. МГУ им. М.В. Ломоносова	Личиночное развитие <i>Ophelia limacina</i> (Sedentaria; Annelida)
9	17.00-17.15	Ворцепнева Е.В. МГУ им. М.В. Ломоносова	Развитие <i>Testudinalia tesulata</i> (Mollusca, Gastropoda) в Белом море
10	17.15-17.30	Ересковский А.В. ^{1,2} , Борисенко И.Е. ² , Большаков Ф.В. ^{2,3} , Лавров А.И. ^{2,3} , Токина Д.Б. ¹ ИМБЕ 1, СПбГУ 2, ББС им. Н.А.Перцова 3	Сравнительное исследование регенерации у губок (Porifera)
11	17.30-17.45	Лавров А.И. ^{1,2,3} , Большаков Ф.В. ^{1,2} , Токина Д.Б. ⁴ , Ересковский А.В. ^{2, 4} ББС им. Н.А. Перцова 1, СПбГУ 2, ИБР РАН 3, ИМБЕ 4	Регенерация известковых губок (Calcarea, Porifera) Белого моря

	13.15-14.30	Обед	
Комплексные исследования			
Модераторы: Романенко Ф.А., Токарев М.Ю.			
1	14.30-14.45	Репина И.А. ИФА РАН	Исследование взаимодействия атмосферы и поверхности в прибрежной зоне Белого моря в зимний период
2	14.45-15.00	Стародымова Д.П., Шевченко В.П. ИО РАН	Поступление тяжелых металлов и элементного углерода из атмосферы в Белое море
3	15.00-15.15	Полудеткина Е.Н., Корост С.Р., Видищева О., Кислицына Е. МГУ им. М.В.Ломоносова	Результаты геохимических исследований органического вещества и природных газов в осадках Белого моря
4	15.15-15.30	Гайнанов В.Г. ¹ , Токарев М.Ю. ¹ , Бирюков Е.А. ² , Потемка А.К. ² МГУ им. М.В.Ломоносова 1, ООО «СПЛИТ» 2	Аппаратура и методика сейсмоакустических исследований в Белом море
5	15.30-15.45	Репкина Т.Ю., Аляутдинов А.Р., Корзинин Д.В. Луговой Н.Н., Романенко Ф.А., Энтин А.Л. МГУ им. М.В.Ломоносова	Эволюция рельефа фиардово-шхерных побережий по данным крупномасштабного геоморфологического картографирования дна и берегов в окрестностях ББС имени Н.А. Перцова (Канда-лакшский залив Белого моря)
6	15.45-16.00	Косевич Н.И., Аляутдинов А.Р, Новикова М.А МГУ им. М.В. Ломоносова	ГИС «Геология и геоморфология островов Белого моря»
	16.00-16.30	Кофе-брейк	
7	16.30-16.45	Корост С.Р., Корост Д.В. , Полудеткина Е.Н., Росляков А.Г. МГУ им. М.В.Ломоносова	Учебная практика по седиментологии. Состояние и планы развития.
8	16.45-17.00	Токарев М.Ю., Иванова В.В., Пирогова А.С., Терёхина Я.Е. МГУ им. М.В.Ломоносова	Учебная практика геофизиков на ББС 2013-2018 гг.
9	17.00-17.15	Агапитов Д.Д., Корост Д.В., Полудеткина Е.Н., Токарев М.Ю., Шабалин Н.В. МГУ им.М.В.Ломоносова	Курсы повышения квалификации специалистов нефтяных компаний по геологии, геофизике и экологии
10	17.15-17.30	Фролова Н.Л., Краснова Е.Д., Ефимова Л.Е. МГУ им. М.В.Ломоносова	Комплексные исследования водных объектов побережья Белого моря в период летних прктик и зимних экспедиций НСО
11	17.30-17.45	Аляутдинов А.Р. МГУ им. М.В.Ломоносова	Учебная практика картографов на ББС
12	17.45-18.00	Романенко Ф.А. МГУ им. М.В.Ломоносова	Учебная практика геоморфологов на ББС: история, достижения, развитие
	18.00-20.00	Дружеская встреча, посвященная 80-летию ББС имени Н.А. Перцова	

ПРОГРАММА КОНФЕРЕНЦИИ

20 ноября

Аудитория М1

Биологический ф-т МГУ

09.00-09.30	Регистрация
09.30-11.00	Постерная сессия

Биология морских животных

Модераторы: Косевич И.А.

1	11.00-11.20	Малахов В.В., Ганцевич М.М., Карасева Н.П., Римская-Корсакова Н.Н. МГУ им. М.В. Ломоносова	История изучения, современный статус и практическое значение Siboglinidae как возможных индикаторов подводных месторождений углеводородов
2	11.20-11.35	Alejandro Martínez INRA-CNR. Verbania, Italy	Cave colonization and morphological change: annelids as a case of study
3	11.35-11.50	Mohd-Salleh, Nadia Azeera ¹ ; Ahmad-Fadzil, Nur Dalia Natasya ¹ ; Idris Izwandy ^{1,2} Universiti Malaysia 1, Institute of Oceanography and Environment, Malaysia 2	Habitat characteristics of tropical Christmas tree worms, Spirobranchus corniculatus from Pulau Bidong, South China Sea
4	11.50-12.05	Колбасов Г.А., Петрунина А.С., Прудковский А.А. МГУ им. М.В. Ломоносова	Тайны беломорских ракообразных
5	12.05-12.20	Надуваева Е.В., Ворцепнева Е.В. МГУ им. М.В. Ломоносова	Визуализация локомоции седиментарных беспозвоночных Кандалакшского залива Белого моря
6	12.20-12.35	Андрианов В.В. ¹ , Лебедев А.А. ¹ , Лисицына Т.Ю. ² ФИЦКИА РАН 1, ИПЭЭ РАН 2	Наблюдения белух (Delphinapterus leucus) в Кандалакшском заливе
7	12.35-12.50	Тылец М.И. ¹ , Даугавет М.А. ² , Шапошникова Т.Г. ¹ СПбГУ 1, ИИЦ РАН 2	Локализация гомологов белка p48 из морулярных клеток крови Styela rustica (сем. Styelidae) в тканях асцидий Белого и Японского морей
8	12.50-13.05	Марфенин Н.Н. МГУ им. М.В. Ломоносова	Гидроидные «автоматы» - пример самоорганизации модульного организма
	13.05-13.30	Кофе-брейк	

Физиология

Модератор: Абрамочкин Д.В.

1	13.30-13.45	Балезина О.П. МГУ им. М.В. Ломоносова	Сравнительный анализ двигательной иннервации осевой мускулатуры позвоночных
2	13.45-14.00	Vornanen Matti University of Eastern Finland	Significance of electrical excitability in thermal tolerance of fish heart
3	14.00-14.15	Филатова Т.С. ^{1,2} , Абрамочкин Д.В. ^{1,2,3} МГУ им. М.В. Ломоносова 1, РНИМУ им. Н.И. Пирогова 2, ИФ Коми НЦ УрО РАН	Адаптации эктотермных животных высоких широт
4	14.15-14.30	Вайкшнорайте М.А., Витязев В.А., Азаров Я.Э. ИФ Коми НЦ УрО РАН	Последовательность деполяризации и реполяризации миокарда желудочка атлантической трески (Gadus morhua)
5	14.30-14.45	Гонотков М.А. ¹ , Косевич И.А. ² , Головкин В.А. ¹ ИФ Коми НЦ УрО РАН 1, МГУ им. М.В. Ломоносова 2	Фармакологическая чувствительность трансмембранных потенциалов клеток спонтанно сокращающегося сердца асцидии Styela rustica
6	14.45-15.00	Голубева Т.Б. ¹ , Корнеева Е.В. ² МГУ имени М.В. Ломоносова 1, ИВНДиНФ РАН 2	Роль типов онтогенеза, становления эндотермии и акустической стимуляции в развитии слуха и поведения у птиц
7	15.00-15.15	Сказина М.А. ¹ , Гагарина А.В. ² , Стрелков П.П. ¹ СПбГУ 1, ЗИН РАН 2	Согласие физиологического и "митохондриального" пола мидий Mytilus edulis и M. trossulus в условиях интрогрессии и гибридизации (северная Европа)
8	15.15-15.30	Абрамочкин Д.В. МГУ им. М.В. Ломоносова	Renaissance of physiological research at White Sea Biological Station of MSU in 2007-2018
	15.30-17.00	Постерная сессия и кофе-брейк	
		Торжественная часть	

	09.30-11.00	Постерная сессия	
Морская микология, альгология и микробиология			
Модераторы: Бубнова Е.Н., Шестаков А.И., Гаврилова Л.А.			
1	11.00-11.20	Бубнова Е.Н., Грум-Гржимайло О.А. МГУ им. М.В. Ломоносова	Что мы знаем о грибах арктических морей
2	11.20-11.35	Белевич Т.А., Ильяш Л.В. МГУ имени М.В. Ломоносова	Сезонная динамика первичной продукции фитопланктона в Кандалакшском заливе Белого моря
3	11.35-11.50	Кублановская А.А., Чеканов К.А., Лобакова Е.С. МГУ им. М.В. Ломоносова	Анализ цианобактериального компонента альго-бактериальных сообществ супралиторальных ванн Кандалакшского залива Белого моря с помощью метагеномных методов и методов микроскопии
4	11.50-12.05	Тодоренко Д.А., Краснова Е.Д., Маторин Д.Н. МГУ имени М.В. Ломоносова	Изучение функционального состояния фотосинтетического аппарата фитопланктона в отделяющихся водоемах на Беломорском побережье с помощью флуоресцентных методов
5	12.05-12.20	Алескерова Л.Э., Аленина К.А., Ефременко Е.Н., Исмаилов А.Д. МГУ им. М.В. Ломоносова	Светящиеся бактерии Белого моря
6	12.20-12.35	Чеканов К.А., Кублановская А.А., Исмаилов А.Д., Лобакова Е.С. МГУ им. М.В. Ломоносова	Разнообразие симбиотических люминисцентных бактерий Белого моря
7	12.35-12.50	Козлова С.Ю., Лавров А.И., Гавирова Л.А., Шестаков А.И. МГУ им. М.В. Ломоносова	Разработка методики длительного содержания губок <i>Halisarca dujardini</i> в контролируемых микробных условиях
8	12.50-13.05	Гавирова Л.А., Шестаков А.И. МГУ им. М.В. Ломоносова	Биотехнологический потенциал штамма <i>Thiocapsa roseopersicina</i> BBS
	13.05-13.30	Кофе-брейк	
	15.30-17.00	Постерная сессия и кофе-брейк	
		Торжественная часть	

ПРОГРАММА КОНФЕРЕНЦИИ

20 ноября

Аудитория 415

Геологический ф-т МГУ

Геолого-геофизические исследования на акваториях

Модераторы: Токарев М.Ю., Ахманов Г.Г.

	08.45-09.00	Приветственное слово	
1	09.00-09.15	Лыгин И.В., Булычев А.А., Соколова Т.Б. МГУ им. М.В.Ломоносова	Актуальные геологические задачи морской гравиразведки и магниторазведки.
2	09.15-09.35	Росляков А.Г. ¹ , Клещин С.М. ² МГУ им. М.В.Ломоносова ¹ , Subsea Survey Solutions ²	Использование автономного подводного аппарата для исследования глубоководной части Черного моря
3	09.35-09.55	Бобачев А.А. МГУ им. М.В.Ломоносова	Особенности электроразведки на акваториях
4	09.55-10.15	Коротков И.П. ¹ , Кузнецов В.М. ² , Керусов И.Н. ³ МГУ им. М.В.Ломоносова ¹ , РУДН ² , ООО "ЛУКОЙЛ-Инжиниринг" ³	Морская многоволновая сейсморазведка для решения нефтегазовых задач
5	10.15-10.35	Токарев М.Ю. ¹ , Колюбакин А.А. ² МГУ им. М.В.Ломоносова ¹ , Арктический центр Роснефти ²	Современные технологии морских сейсмических исследований в арктической зоне для решения задач инженерных изысканий
	10.35-10.50	Перерыв	
6	10.50-11.05	Akhmanov G.G. Lomonosov Moscow State University	The newly discovered "MSU" gas-hydrate bearing seep and other findings: 5 years of the Class@Baikal project
7	11.05-11.25	C. Gorini Sorbonne Université, CNRS-INSU, Institut des Sciences de la Terre Paris et al.	Mediterranean sea level and bathymetry of the deep basin during the Salt Giant deposition: inference from the seismic- and litho-facies
8	11.25-11.45	A. Montelli Scott Polar Research Institute, University of Cambridge et al.	Glacial landforms buried on the mid-Norwegian continental shelf and their implications for Fennoscandian Ice Sheet dynamics through the entire Quaternary
9	11.45-12.05	J. Poort Sorbonne Université, CNRS, IStEP, Paris, France et al.	Thermal, sedimentary and structural features at the ocean-continent transitions of the Algerian Basin, Western Mediterranean: first results of the WestMedFlux-2 cruise
10	12.05-12.25	Обжиров А.И., Пономарева А.Л., Шакиров Р.Б., Телегин Ю.А., Мальцева Е.В., Яцук А.В. Тихоокеанский океанологический институт имени В.И. Ильичева ДВО РАН, Владивосток	Газогеохимические исследования - изучение газовой составляющей (CH ₄ , C ₂ -C ₅ , CO ₂ , H ₂ , He, O ₂ , N ₂) в воде и осадках морей Арктики и использования их для поиска залежей нефти и газа, газогидратов, картирования зон разломов, определения сейсмической активности, оценки выделения в атмосферу парниковых газов (CH ₄ , CO ₂) и решения других геологических, геофизических и экологических задач.
	12.25-12.40	Перерыв	
11	12.40-12.55	Сорокин В.М. МГУ им. М.В.Ломоносова	Основные направления морских исследований на кафедре нефтегазовой седиментологии и морской геологии
12	12.55-13.15	Старовойтов А.В. и др. МГУ им. М.В.Ломоносова	Геологическое строение районов Кандакшского залива по сейсмоакустическим данным
13	13.15-13.35	Хлыстов О.М. и др. ЛИН СО РАН	Гидратоночность и тектоника средней котловины озера Байкал
14	13.35-13.55	Рыбалко А.Е. и др. Институт наук о Земле СПбГУ	Геодинамические и неотектонические процессы в Ладожском и Онежском озерах по данным сейсмоакустических исследований
15	13.55-14.15	Субетто Д.А. и др. Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН	Палеолимнология Ладожского и Онежского озер. Новые данные.
	14.15-15.00	Обед	
16	15.00-15.30	Добролюбов С.А. МГУ им. М.В.Ломоносова	Океан и изменения климата
17	15.30-16.30	Никишин А.М. ¹ , Петров Е.И. ² МГУ им. М.В.Ломоносова ¹ , Роснедра ²	Геологическое строение и история формирования Арктического океана и его шельфа
	16.30-18.30	Постерная сессия в холле 6 этажа	

	09.00-10.00	Регистрация	
	09.20-10.00	Приветственное слово Лобковского Л.И., Шабалина Н.В., Демиденко Н.А., Алабяна А.М., Фазлуллина С.М.	
Рациональное природопользование			
Модераторы Шабалин Н.В., Загретдинова Д.Р.			
1	10.00-10.20	Дунаев Н.Н. ИО РАН им. П.П. Ширшова	Выявление опасных природных факторов региона - залог устойчивого развития его прибрежно - морской экосистемы (на примере п-ова Икакос, Куба).
2	10.20-10.40	Барымова А.А., Кокорин А.И., Гизатулин Т.М. ЦМИ МГУ	Применение беспилотных летательных аппаратов микрокласса в комплексных исследованиях побережий.
3	10.40-11.00	Гудимов А.В. ¹ , Бурдыгин А.И. ² , Комарова Е.П. ³ ММБИ КНЦ РАН ¹ , ИЭФБ РАН им. И.М Сеченова ² , НИИ физики ЮФУ ³	Пилотная система онлайн биомониторинга и оперативной биоиндикации водной среды: технология и опыт двух лет испытаний в прибрежье Баренцева моря.
4	11.00-11.20	Дорохов Д.В, Дорохова Е.В. ИО РАН им. П.П. Ширшова	Ландшафтное картографирование субаквальных геосистем как основа для рационального природопользования и охраны окружающей среды.
5	11.20-11.40	Семеошенкова В.С. ¹ , Плинка Н.Л. ¹ , Ньютон А. ² . РГГМУ ¹ , Университет Алгарве, Португалия ²	Применение комбинированного DPSIR и SAF подхода для адаптивного управления прибрежной эрозией (на примере пляжей в Монте Эрмосо и Пеуэн Ко (Аргентина)).
	11.40-12.00	Кофе-брейк	
6	12.00-12.20	Сережкин И.Н., Ламова Я.А., Шестаков А.И. МГУ им. М.В. Ломоносова	Изучение активности морских аборигенных углеводородокисляющих микроорганизмов при низких и отрицательных температурах.
7	12.20-12.40	Ермолов А.А. ¹ , Илюшин Д.Г. ² , Кизяков А.И. ¹ МГУ им. М.В. Ломоносова ¹ , ЦМИ МГУ ²	"Методические подходы к созданию карт экологической чувствительности морских берегов."
8	12.40-13.00	Калинка О.П. ММБИ КНЦ РАН	Аспекты картографирования чувствительности побережий Кольского п-ва к нефтяному загрязнению.
9	13.00-13.20	Буфетова М.В. РГГРУ им. С. Орджоникидзе	Интенсивность седиментационного самоочищения вод Азовского моря от свинца и кадмия.
10	13.20-13.40	Кузнецов М.А., Луговой Н.Н., Беляев Ю.Р., Иванов А.Н. МГУ им. М.В. Ломоносова	Динамика и прогноз развития берегов острова Матуа (Центральные Курилы) как факторы хозяйственного освоения.
	13.40-15.00	Обед	
11	15.00-15.20	Барсуков М.И., Крылова И.Д. МПГУ	Современный рифовый аквариум в образовательном процессе
12	15.20-15.40	Исмаилов А.Д., Алескерова Л.Э., Аленина К.А., Захарчук Л.М., Лобакова Е.С., Татаринова Н.Ю. МГУ им. М.В.Ломоносова	Белое море – акватория для изучения морской биолюминесценции
13	15.40-16.00	Конюхов И.В. МГУ им. М.В. Ломоносова	Флуориметр с импульсной модуляцией интенсивности возбуждающего света для определения дефицита минерального питания природного фитопланктона по параметрам флуоресценции хлорофилла
14	16.00-16.20	Гринфельдт Ю.С. ¹ , Третьяченко Д.А. ¹ , Моисеев А.Р. ² , Попов И.И. ³ МГУ им. М.В. Ломоносова ¹ , WWF России ² , Единая Медиа Группа ³	Картографическая интеграция биотических и абиотических факторов для решения природоохранных задач в береговой зоне (на примере выделения и обоснования морских акваторий, наиболее уязвимых к воздействию судоходства и аварийных загрязнений в районе Берингова пролива и прилежащих вод).
15	16.20-16.40	Люшвин П.В. г. Москва	Причина колебаний численности каспийских и беломорских тюленей
	16.40-17.00	Кофе-брейк	
	17.00-18.00	Постерная сессия в холле	

ПРОГРАММА КОНФЕРЕНЦИИ

20 ноября

Малый зал

ИО РАН

	09.00-10.00	Регистрация	
Гидрология			
Модераторы: Демиденко Н.А., Алабян А.М.			
1	10.00-10.20	Агафонова С.А., Колий В.М. МГУ им. М.В. Ломоносова	Формирование ледяного покрова на реках Ленского бассейна.
2	10.20-10.40	Алабян А.М. МГУ им. М.В. Ломоносова	Приливные устья – уникальное учебное пособие для студентов-гидрометеорологов.
3	10.40-11.00	Мироненко А.А., Фролова Н.Л. МГУ им. М.В. Ломоносова	Сток рек арктической зоны Европейской части России и его многолетняя и сезонная изменчивость.
4	11.00-11.20	Сергей Романович Чалов	Вынос речных наносов в мировой океан: оценки, источники, состав
5	11.20-11.40	Иванов В.А., Ерина О.Н., Соколов Д.И., Ефимова Л.Е. МГУ им. М.В. Ломоносова	Исследования содержания биогенных элементов в Можайском водохранилище в летний период 2018 года.
	11.40-12.00	Кофе-брейк	
6	12.00-12.20	Крыленко И.Н. ^{1,2,3} , Голосной Д.А. ¹ , Жук В.А. ¹ МГУ им. М.В. Ломоносова ¹ , ИВГ РАН ² , СПИИ РАН ³	Оценка притока воды в Белое море с территории бассейнов рек Онеги и Северной Двины на основе модели формирования стока
7	12.20-12.40	Сазонов А.А. ^{1,2} , Крыленко И.Н. ¹ , Семенова Н.К. ¹ , Гельфан А.Н. ² , Амербаев А.Н. ² МГУ им. М.В. Ломоносова ¹ , ИВГ РАН ²	Моделирование характеристик затопления в узле слияния рек Сухона и Юг при прохождении расхода воды малой обеспеченности.
8	12.40-13.00	Илич В.П., Харламов М.А., Киреева М.Б., Сазонов А.А., Михайлюкова П.Г. МГУ им. М.В.Ломоносова	Прогнозирование сезонного стока рек бассейна Дона в условиях меняющегося климата: проблемы и решения
9	13.00-13.20	Панченко Е.Д. МГУ им. М.В. Ломоносова	Особенности движения приливных волн разной величины по руслам малых рек бассейна Белого моря (на примере рек Сёмжа и Кянда)
10	13.20-13.40	Медин А.М. МГУ им. М.В. Ломоносова	Гидродинамические особенности распространения приливных волн в устьях крупных рек бассейна Белого моря.
	13.40-15.00	Обед	
11	15.00-15.20	Киреева М.Б. ¹ , Рец Е.П. ² , Самсонов Т.Е. ¹ , Телегина Е.А. ¹ МГУ им. М.В. Ломоносова ¹ , ИВГ РАН ²	Изменения водного режима и сезонного стока рек Русского Севера в современных климатических условиях
12	15.20-15.40	Тюнин Н.А., Мысливец В.И. МГУ им. М.В. Ломоносова	История развития устьевой области реки Кубань за последние 20 тыс. лет
13	15.40-16.00	Демиденко Н.А. ¹ , Одоев Л.С. ² , Льюменс Л. ² , Льюменс М. ^{2,3} ГОИН ¹ , МГУ им. М.В. Ломоносова ² , Университет Твенте, Нидерланды ³	Динамика воды, солей, взвешенных наносов в верхней части макроприливных эстуариев Мезени и Кулоя.
14	16.00-16.20	Куликов М.Е. ^{1,2} , Медведев И.П. ^{1,2} ,Архипкин В.В. ¹ , Кондрин А.Т. ¹ МГУ им. Ломоносова ¹ , Институт океанологии РАН имени П. П. Ширшова ²	Оценка приливных колебаний уровня в Хатангском заливе моря Лаптевых
15	16.20-16.40	Аракельянц А.Д. ¹ , Лебедева С.В. ² МГУ им. М.В. Ломоносова ¹ , Государственный океанографический институт	Автоматизация обработки батиметрической съёмки приливного устья реки
	16.40-17.00	Кофе-брейк	
	17.00-18.00	Постерная сессия в холле	

	09.00-10.00	Регистрация	
Подводное культурное наследие			
Модераторы: Фазлуллин С.М.			
1	10.00-10.20	Фазлуллин С.М. Конфедерация подводной деятельности России	Изучение и сохранение объектов материальной культуры в подводных условиях как научная проблема
2	10.20-10.40	Дунчевская С.В. ¹ , Сычёв В.И. ² , Фазлуллин С.М. ³ , Абеленцев А.П. ⁴ , Тарасов А.С. ³ 1 - ООО НПП «Форт XXI»; 2 - РГГМУ, Санкт-Петербург; 3 - Конфедерация подводной деятельности России; 4 - ООО "Лаборатория Подводной Связи и Навигации"	Методы исследования объектов подводного культурного наследия
3	10.40-11.00	Степанов А.В. Институт археологии РАН	Опыт изучения объектов подводного культурного наследия на дне рек и озер
4	11.00-11.20	Анисимов И.О. НИУ ВШЭ	Юридические аспекты изучения и сохранения объектов подводного культурного наследия
5	11.20-11.40	Bekić, Luka International Centre for Underwater Archaeology in Zadar, Croatia	Educational Activities in the Field of Underwater Archaeology at ICUA Zadar, Croatia
	11.40-12.00	Кофе-брейк	
6	12.00-12.20	Фазлуллин С.М. ¹ , Горлов И.О. ² , Николаев И.Р. ³ 1 - Конфедерация подводной деятельности России; 2 - РГГУ; 3 - ФИИ РГГУ	Система подготовки специалистов по изучению подводного культурного наследия.
7	12.20-12.40	Горлов И.О. РГГУ	Литохимический подход к атрибуции фрагментированной керамики
8	12.40-13.00	Николаев И.Р. ФИИ РГГУ	Морское культурное наследие в университетах Великобритании: подходы к подготовке специалистов
9	13.00-13.20	Букатов А.А., Бондарев И.П., Дюженко Т.В. Государственный музей-заповедник «Херсонес Таврический», ИМБИ РАН им. А.О. Ковалевского	Природные процессы и изменение акватории порта Херсонеса Таврического в Карантинной бухте
10	13.20-13.40	Surić, Roko International Centre for Underwater Archaeology in Zadar	New Methods in Underwater Archaeological Site Documentation in Croatia
	13.40-15.00	Обед	
	15.00-16.00	Постерная сессия в холле	

ПРОГРАММА КОНФЕРЕНЦИИ

21 ноября

Большой зал

ИО РАН

	08.30-09.00	Регистрация	
Морская геология и геофизика			
Модераторы: Ахманов Г.Г., Сивков В.В.			
1	09.00-09.20	Круглякова Р.П., Шевцова Н.Т., Тереножкин А.М. АО «Южморгеология»	Геоакустические и геохимические признаки газонасыщенности и гидратоносности донных отложений континентального склона северо-востока Черного моря
2	09.20-09.40	Кудаев А.А. ¹ , Хлыстов О.М. ² , Ахманов Г.Г. ¹ МГУ им. М.В. Ломоносова ¹ , ЛИН СО РАН ²	Условия стабильности склоновых отложений в районе развития Красноярского оползня озера Байкал.
3	09.40-10.00	Миронюк С.Г. ¹ , Росляков А.Г. ² ЦАСД МГУ ¹ , МГУ им. М.В. Ломоносова ²	Типы, активность и закономерности распространения покмарок в арктических морях
4	10.00-10.20	Поротов А.В., Коротаев В.Н., Мысливец В.И. МГУ им. М.В.Ломоносова	Результаты изучения развития побережья Керченского пролива по материалам геолого-геофизических исследований.
5	10.20-10.40	Видищева О.Н. ¹ , Кислицина Е.В. ¹ , Ахманов Г.Г. ¹ , Хлыстов О.М. ² МГУ им. М.В.Ломоносова ¹ , ЛИН СО РАН ²	Нефтегазоматеринские отложения озера Байкал на основе данных анализа углеводородных газов и органического вещества донных осадков
	10.40-11.00	Кофе-брейк	
6	11.00-11.20	Рыбалко А.Е. ЦАСД МГУ, Институт наук о Земле СПбГУ и др.	Новые данные о четвертичных отложениях Онежского озера по результатам работ 2016-2018г.г.
7	11.20-11.40	Дорохов Д.В., Дорохова Е.В., Ткачева Е.С. ИО РАН им. П.П. Ширшова	Реликтовые пługмарки на дне Балтийского моря (морфологические особенности и история формирования)
8	11.40-12.00	Сивков В.В. ^{1,2} , Баширова Л.Д. ¹ , Дорохова Е.В. ¹ , Кулешова Л.А. ^{1,2} , Пономаренко Е.П. ^{1,2} , Капустина М.В. ¹ , Новичкова Е.А. ¹ ИО РАН им. П.П. Ширшова ¹ , БФУ им. И. Канта ²	Четвертичные контуристы Северной Атлантики: идентификация, формирование, климатическая цикличность
9	12.00-12.20	Кислицина Е.В. ¹ , Видищева О.Н. ¹ , Ахманов Г.Г. ¹ , Хлыстов О.М. ² МГУ им. М.В.Ломоносова ¹ , ЛИН РАН ²	Сравнительный анализ газонасыщенности осадков структур "Новосибирск", "Санкт-Петербург" и "МГУ", приуроченных к крупному разлому на дне центральной котловины Байкала
10	12.20-12.40	Миронюк С.Г. ¹ , Иванова А.А. ² , Хлебникова О.А. ³ ЦАСД МГУ ¹ , ООО «Морская проектно-изыскательская компания» ² , МГУ им. М.В. Ломоносова ³	Флюидогенные формы рельефа как индикаторы нефтегазоносности недр шельфа
	12.40-14.00	Обед	
11	14.00-14.20	Соловьева М.А. ¹ , Ахманов Г.Г. ² , Хлыстов О.М. ³ , Почевалова А.В. ⁴ , Василевская Я.А. ² , Ченский А.Г. ⁵ ЦАСД МГУ ¹ , МГУ им. М.В. Ломоносова ² , ЛИН СО РАН ³ , РГУ нефти и газа НИУ им. И.М. Губкина ⁴ , ИрНИТУ ⁵	Пятилетний опыт геолого-геофизических исследований глубоководной осадочной системы Хурай (оз. Байкал)
12	14.20-14.40	Иванова А.А. ¹ , Миронюк С.Г. ² ООО «МПИК», ЦАСД МГУ ²	Некоторые особенности волнового поля, связанные с вертикальной миграцией флюидов в плиоцен-четвертичных отложениях северо-восточной части Присахалинского шельфа по данным 3Д СВР
13	14.40-15.00	Буланова И.А. ^{1,2} , Соловьева М.А. ^{1,2} , Ахманов Г.Г. ¹ , Хлыстов О.М. ³ , Старовойтов А.В. ¹ МГУ им. М.В. Ломоносова ¹ , ЦАСД МГУ ² , ЛИН СО РАН ³	Результаты геолого-геофизических исследований полигона Еловский (озеро Байкал)
14	15.00-15.20	Крылов А.А. ^{1,2,3} , Хачикубо А. ⁴ , Минами Х. ⁴ , Хлыстов О.М. ³ ВНИИОкеангеология ¹ , СПбГУ ² , ЛИН СО РАН ³ , Технологический Институт г. Китами ⁴	Механизм формирования карбонатов с экстремально тяжелыми значениями δ13С (грязевой вулкан Кедр, озеро Байкал).
15	15.20-15.40	Рыбалко А.Е. ЦАСД МГУ, Институт наук о Земле СПбГУ и др.	Новые данные по строению четвертичного покрова залива Петра Великого (по материалам сейсмоакустического профилирования 2018 года)
	15.40-16.00	Кофе-брейк	
	16.00-18.00	Постерная сессия в холле	

08.30-09.00	Регистрация

Функциональная структура ареалов морских организмов и биотопическая основа сообществ

Модераторы: Спиридонов В.А., Кособокова К.Н

1	09.00-09.20	Спиридонов Василий Альбертович МГУ им. М.В.Ломоносова	Популяции, сообщества и биоты в изменяющейся морской среде: динамика концепций К.В. Беклемишева и Н.М. Ворониной
2	09.20-09.40	Пантюлин А.Н. МГУ им. М.В.Ломоносова	Белое море с причала ББС
3	09.40-10.00	Новиков М.А. ¹ , Блинова Д.Ю. ¹ , Харламова М.Н. ² ПИНРО им. Н.М. Книповича ¹ , МАГУ ²	Развитие представлений о фронтальных зонах в Баренцевом море с позиций концепции экотонных биоценозов (на новых примерах)
4	10.00-10.20	Переладов М.В. ВНИРО	Динамика биотопов. Причины и методологические следствия
5	10.20-10.40	Азовский А.И. ^{1,2} , Мазей Ю.А. ¹ , Тихоненков Д.В. ³ , Гарлицкая Л.А. ² , Чертопруд Е.С. ¹ МГУ им. М.В. Ломоносова ¹ , ИО РАН им.П.П. Ширшова ² , ИБВВ РАН им. И.Д. Папанина ³	Роль географических и экологических факторов в формировании региональных фаун микро- и мейобентоса Мирового Океана
	10.40-11.00	Кофе-брейк	
6	11.00-11.20	Веденин А.А., Галкин С.В., Мионов А.Н., Гебрук А.В. ИО РАН им. П.П. Ширшова	Вертикальная зональность донной фауны в сибирской Арктике.
7	11.20-11.40	Сёмин В.Л. ¹ , Зимина О.Л. ² , Piepenburg D. ³ , K. von Juterzenka ⁴ ЮНЦ РАН ¹ , ММБИ КНЦ РАН ² , Alfred Wegener Institut ³ , Leibniz-Zentrum für Marine Tropenforschung ⁴	Вертикальное распределение макробентоса в толще грунта на шельфе моря Лаптевых.
8	11.40-12.00	Колучкина Г.А. ¹ , Кокарев В.Н. ^{1,2} , Семин В.Л. ³ , Любимов И.В. ^{1,4} , Басин А.Б. ¹ ИО РАН им. П.П. Ширшова ¹ , Nord University ² , ЮНЦ РАН ³ , МСХА им. К.А.Тимирязева ⁴	Пространственная структура макрозообентоса северо-восточного побережья Черного моря: функциональный анализ.
9	12.00-12.20	Спиридонов В.А. ИО РАН им. П.П. Ширшова	Морские биотопы и потенциальные биологические ресурсы Арктики
10	12.20-12.40	Спиридонов В.А. ИО РАН им. П.П. Ширшова	Комментарии, воспоминания о К.В. Беклемишева и Н.М. Ворониной
	12.40-14.00	Обед	

Исследования биоты и экосистем реликтовых прибрежных озёр

Модераторы: Краснова Е.Д.

1	14.00-14.20	Горбунов М.Ю., Уманская М.В., Быкова С.В. Институт экологии Волжского бассейна РАН	Бактериохлорофиллы, бактерии и инфузории в небольших озёрах, отделяющихся от Белого моря
2	14.20-14.40	Лунина О.Н. ¹ , Саввичев А.С. ¹ , Краснова Е.Д. ² , Кокрятская Н.М. ³ , Воронов Д.А. ^{4,5} , Летарова М.А. ¹ , Горленко В.М. ¹ ИНМИ РАН им. С.Н. Виноградского ¹ , ББС им. Н.А. Перцова ² , ФИЦКИА РАН им. академика Н.П. Лаверова ³ , ИППИ РАН им. А.А.Харкевича ⁴ , НИИ ФБХ им. А.Н. Белозерского ⁵	Коричневоокрашенные зеленые серные бактерии меромиктического озера Трёхцветное (Кандалакшский залив Белого моря).
3	14.40-15.00	Шилова О.С. МГУ им. М.В.Ломоносова	Диатомовые водоросли в поверхностных осадках озера Трёхцветного.
4	15.00-15.20	Краснова Е.Д. ¹ , Василенко А.Н. ¹ , Воронов Д.А. ^{2,3} , Ефимов В.А. ¹ , Кокрятская Н.М. ⁴ , Косенков А.В. ¹ , Пацаева С.В. ⁵ , Федюк М.Л. ⁵ , Фролова Н.Л. ¹ , Стрелков П.П. ⁵ МГУ им. М.В. Ломоносова ¹ , ИППИ РАН ² , НИИ ФХБ им. А.Н.Белозерского ³ , ФИЦКИА РАН ⁴ , СПбГУ ⁵	Новые данные об озере Могильном (о. Кильдин, Баренцево море): результаты экспедиции 2018 года.
	15.40-16.00	Кофе-брейк	
	16.00-18.00	Ассоциация Плавающих Университетов	
		Модераторы: Милкус А.Б., Ахманов Г.Г.	
	16.00-18.00	Постерная сессия в холле	

ПРОГРАММА КОНФЕРЕНЦИИ

21 ноября

Аудитория 233А

ИО РАН

08.30-09.00	Регистрация	
Российско-британский семинар по междисциплинарным морским исследованиям Арктики и Северной Атлантики на морских стационарах		
Модератор: Кокорин А.И.		
09.00-09.20	Приветственное слово, обсуждение плана работы	
09.20-09.40	А.Б. Цетлин ¹ , А.И. Кокорин ² МГУ имени М.В. Ломоносова 1 , ЦМИ МГУ 2	ББС МГУ как мультидисциплинарный морской стационар
09.40-10.00	А. Миролубов ¹ , А. Бахвалова ² , О. Князева ² , А. Юдина ² , О. Мироненко, А. Исаченко ³ , А. Пирогова ⁴ , Е.Н. Полудеткина ⁵ ЗИН РАН 1 , СПбГУ 2 , Арктический научный центр 3 , ЦАСД МГУ 4 , МГУ им. Ломоносова 5	Презентации текущих и перспективных направлений работ российских участников на арктических стационарах
10.00-10.20		
10.20-10.40		
10.40-11.00	Кофе-брейк	
11.00-11.20	Saule Akhmetkaliyeva ¹ , Nina O'Hanlon ² , Aleksandr Montelli ³ , Laura Hobbs ⁴ , Paul Mann ⁵ Manchester Metropolitan University 1 , Environmental Research Institute, University of the Highlands and Islands 2 , Scott Polar Research Institute, University of Cambridge 3 , The Scottish Association for Marine Science, University of Strathclyde 4 , Northumbria University 5	Презентации текущих и перспективных направлений работ британских участников на арктических стационарах
11.20-11.40		
11.40-12.00		
12.00-12.20	Общее обсуждение и выявление потенциальных тем для проведения совместных мероприятий на Беломорской биологической станции МГУ	
12.20-12.40		
12.40-14.00	Обед	
14.00-14.20	Обсуждение предварительной программы мероприятия, возможных участников и путей их привлечения	
14.20-14.40		
14.40-15.00		
15.00-15.20		
15.20-15.40		
15.40-16.00	Кофе-брейк	

	08.30-09.00	Регистрация	
Океанология			
Модераторы: Демидов А.Н., Крашенинникова С.Б.			
1	09.00-09.20	Гусев Е.С. ^{1,2} , Долгих Г.И. ^{1,2} , Чупин В.А. ^{1,2} ДФУ ¹ , ТОИ ДВО РАН им. В.И. Ильичёва ²	Низкочастотное сейсмоакустическое влияние тайфунов на Дальневосточный регион России
2	09.20-09.40	Липинская Н.А., Салюк П.А. ТОИ ДВО РАН им. В.И.Ильичева	Возможности детектирования внутренних волн со спутниковых изображений цвета моря
3	09.40-10.00	Хен Г.В, Басюк Е.О., Сорокин Ю.Д. ТИНРО-Центр	Закономерности многолетних изменений океанологических условий в дальневосточных морях России и их отклики в рыбных сообществах.
4	10.00-10.20	Лукин С.А. РГГМУ	Некоторые результаты анализа спутниковых данных оптического диапазона о состоянии ледяного покрова для навигационного обеспечения пролива Дмитрия Лаптева.
5	10.20-10.40	Полетаева М.А., Стецюк И.В. Крыловский государственный научный центр	Исследования поля скорости гидрофизических процессов методом PIV
	10.40-11.00	Кофе-брейк	
6	11.00-11.20	Захарова Н.Б. ИВМ РАН им. Г.И. Марчука	Современные изменения температуры Балтийского моря по данным дистанционного зондирования
7	11.20-11.40	Лосева В.	Влияние Северо-атлантического колебания на климатические характеристики Балтийского региона
8	11.40-12.00	Демидов А.Н. ¹ , Колтовская Е.В. ^{1,2} , Куликов М.Е. ^{1,2} МГУ им. М.В. Ломоносова ¹ , ИО РАН им. П.П. Ширшова ²	Долгопериодные изменения термохалинных характеристик Балтийского моря
9	12.00-12.20	Серых И.В, Костяной А.Г. ИО РАН им. П.П. Ширшова	Изменения экстремальных климатических явлений восточной части Черного моря
10	12.20-12.40	Ижицкая Е.С. ИО РАН им. П.П. Ширшова	Распределение растворенного метана в прибрежных водах северо-восточной части Черного моря
	12.40-14.00	Обед	
11	14.00-14.20	Дианский Н.А. ^{1,2,3} , Багатинский В.А. ¹ МГУ им. М.В. Ломоносова ¹ , ИВМ РАН ² , ГОИН РАН им. Н.Н. Зубова ³	Воспроизведение циркуляции Северной Атлантики в различные фазы Атлантической мультидекадной осцилляции
12	14.20-14.40	Демидов А.Н. ¹ , Крашенинникова С.Б. ² , Иванов А.А. ¹ МГУ им. М.В. Ломоносова ¹ , ИМБИ РАН им. А.О. Ковалевского ²	Меридиональный перенос водных масс на разрезе ~ 26° с.ш. в Атлантике по данным прямых измерений и океанических реанализов
13	14.40-15.00	Крашенинникова С.Б. ¹ , Шокурова И.Г. ² ИМБИ РАН им. А.О. Ковалевского ¹ , МГИ РАН ²	Изменения поверхностной температуры и скорости течений в Северной Атлантике при смещениях «северной стены» Гольфстрима
14	15.00-15.20	Кашин С.В., Молчанов М.С., Чистяков И.А. ААНИИ	Океанографические работы в период 63-й сезонной РАЭ
15	15.20-15.40	Федотова А.А., Демидов А.Н. МГУ им. М.В. Ломоносова	Структура вод моря Содружества
	15.40-16.00	Кофе-брейк	
	16.00-18.30	Пленарное заседание. Достижения и актуальные вызовы в области морских исследований. Подведение итогов MARESEDU-2018 Цетлин А.Б., Токарев М.Ю., Шабалин Н.В., Демиденко Н.А., Фазлуллин С.М., Ахманов Г.Г., Рыбалко А.Е., Спиридонов В.А., Демидов А.Н., Мокиевский В.О., Субетто Д.А., Сычев В.И., Соков А.В.	

ПРОГРАММА КОНФЕРЕНЦИИ

22 ноября

Малый зал

ИО РАН

	08.30-09.00	Регистрация	
Морская биология			
Модераторы: Мокиевский В.О., Цетлин А.Б.			
1	09.00-09.20	Бахвалова А.Е., Иванова Т.С., Иванов М.В., Демчук А.С., Лайус Д.Л. СПбГУ	Пространственная гетерогенность питания массовых рыб прибрежья Кандалакшского залива Белого моря
2	09.20-09.40	Демчук А.С., Иванов М.В., Иванова Т.С., Полякова, Н.В., Лайус Д.Л. СПбГУ	Особенности питания трехиглой колюшки (<i>Gasterosteus aculeatus</i> L.) в течение нерестового периода в Кандалакшском заливе Белого моря
3	09.40-10.00	Климова Т.Н., Вдодович И.В., Подрезова П.С. ИМБИ РАН им. А.О. Ковалевского	Ихтиопланктон Черного моря у Крымского полуострова в летний и осенний сезоны 2016-2017 гг.
4	10.00-10.20	Семенова А.В., Строганов А.Н., Чжэн Инин МГУ им. М.В. Ломоносова	Беломорская сельдь – краевая группировка тихоокеанской сельди, адаптировавшаяся к специфическим условиям Белого моря
5	10.20-10.40	Строганов А.Н., Семенова А.В. МГУ им. М.В. Ломоносова	О механизмах формообразования у высокочисленных морских рыб boreально-арктического комплекса в условиях изменений климатического режима
	10.40-11.00	Кофе-брейк	
6	11.00-11.20	Махотин В.В., Громова Е.С. МГУ им. М.В. Ломоносова	Строение аппарата глоточных челюстей рубиново-пепельной рыбы-попугая (<i>Scarus rubroviolaceus</i>)
7	11.20-11.40	Маркиянова М.Ф., Ланге Е.К. ИО РАН им. П.П. Ширшова	Питание личинок <i>Chironomus balatonicus</i> Dévai et al. и <i>Chironomus plumosus</i> (L.) (Diptera: Chironomidae) в лагунах юго-восточной Балтики
8	11.40-12.00	Белевич Т.А., Ильяш Л.В. МГУ им. М.В. Ломоносова	Сезонная динамика первичной продукции пикофитопланктона в Кандалакшском заливе Белого моря
9	12.00-12.20	Герасимова А.В., Григорьева А.С., Филиппова Н.А., Максимович Н.В. СПбГУ	Многолетняя динамика структуры поселения <i>Arctica islandica</i> (Linnaeus, 1767) в Белом море: эффекты стабильности
10	12.20-12.40	Карасева Е.М. АтлантНИРО	Основные тенденции смены доминирующего вида в ихтиопланктоне открытой части Балтийского моря по многолетним наблюдениям
	12.40-14.00	Обед	
11	14.00-14.20	Максимович Н.В. ¹ , Филиппова Н.А. ¹ , Кийко О.А. ² , Никишина Д.В. ¹ , Шунатова Н.Н. ¹ , Демчук А.Н. ¹ , Герасимова А.В. ¹ СПбГУ 1, Экологическое консалтинговое агентство "Экопроект" 2	Современное состояние макробентоса в районе нефтегазовых месторождений Печорского моря.
12	14.20-14.40	Гудимов А.В. ¹ , Свитина В.С. ² ММБИ КНЦ РАН 1, Министерство рыбного и сельского хозяйства Мурманской области 2	Экоклим как инструмент исследования ранних экологических изменений в экосистеме
13	14.40-15.00	Галактионова М.Л. ¹ , Гераскин П.П. ^{1, 2} , Металлов Г.Ф. ³ Каспийский филиал ИО РАН им. П.П. Ширшова 1, АГТУ 2, ЮНЦ РАН 3	Многолетний мониторинг физиологического состояния бычков и моллюска дидакна как индикаторов здоровья экосистемы Северного Каспия
14	15.00-15.20	Ежова Е.Е., Кочешкова О.В., Чечко В.А. ИО РАН им. П.П. Ширшова	Изменение количественных характеристик бентоса Вислинского залива (Балтийское море) в период 1960-2012 гг. и их связь с биотурбацией донных осадков
	15.40-16.00	Кофе-брейк	

08.30-09.00	Регистрация

Круглый стол

«Разработка программно-аппаратных комплексов для поиска, разведки, геофизического и геохимического мониторинга разработки месторождений углеводородов, в т. ч. в труднодоступных регионах и сложных природно-климатических условиях»

Министерство науки и высшего образования РФ

Модераторы: Токарев М.Ю.

1	09.00-09.20	Токарев М.Ю., Гайнанов В.Г., Зверев А.С., Марченко А.Л., Потемка А.К., Алешин М.И. МГУ им. М.В.Ломоносова	Разработка программно-аппаратного сейсмоакустического комплекса для поиска, разведки и геофизического мониторинга разработки месторождений углеводородов
2	09.20-09.40	Потемка А.К. и др. МГУ им. М.В.Ломоносова	Результаты апробации комплекса для сейсмоакустических исследований на тестовом полигоне Белого моря
3	09.40-10.00	Алешин М.И. и др. МГУ им. М.В.Ломоносова	Опытно-методические работы с заглубленной и приповерхностной системой для сейсмических наблюдений на полигоне Онежского озера
4	10.00-10.20	Росляков А.Г. и др. МГУ им. М.В.Ломоносова	Результаты полевых испытаний программно-аппаратного комплекса в море Лаптевых
5	10.20-10.40	Полудеткина Е.Н. и др. МГУ им. М.В.Ломоносова	Результаты апробации набортного лабораторного комплекса на тестовых полигонах
	10.40-11.00	Кофе-брейк	

Круглый стол

«Разработка и пилотный проект внедрения системы трёхмерного высокоразрешающего геофизического картирования морского дна»

Маринет (Интеллектуальная система управления морским транспортом и технологии освоения мирового океана)

Модераторы: Плешков А.Ю.

1	11.00-11.20	Мерклин Л.Р. ¹ , Плешков А.Ю. ² ООО "ГидроМарин" ¹ , ООО "Морские Инновации" ²	Разработка и пилотный проект внедрения системы трёхмерного высокоразрешающего геофизического картирования морского дна
2	11.20-11.40	Бирюков Е.А., Сергеев А.А., Маев П.А. ООО "СПЛИТ"	Результаты полевых испытаний системы трехмерного высокоразрешающего картирования морского дна, в части инженерных буксируемых сейсмоко.
3	11.40-12.00	Тарасов С.П., Скняря А.В. ООО "Морские Инновации"	Результаты полевых испытаний гидроакустического трехмерного комплекса картирования морского дна
4	12.00-12.20	Тригубович Г.М. ¹ , Небрат А.Г. ¹ , Рогинский К.А. ² ЗАО «Аэрогеофизическая разведка» ¹ , ИО РАН им. П.П. Ширшова ²	Оценка результативности систем электрического и магнитного типа для решения инженерных задач на шельфе
5	12.20-12.40	Терехина Я.Е. и др. Центр анализа сейсмических данных МГУ им. М.В. Ломоносова	Интерпретация высокоразрешающих сейсмических данных для идентификации опасных геологических процессов в придонных отложениях и на морском дне
	12.40-14.00	Обед	

Круглый стол

«Развитие судостроения и техники для освоения шельфовых месторождений на 2013 - 2030 годы»

Министерство промышленности и торговли РФ

Модераторы: Антонов Я.И.

1	14.00-14.20	АО НПП «АМЭ»: Сообщение в рамках проведенных опытных работ по электроразведке по ОКР "Селекция-2"	
2	14.20-14.40	АО «АКИН»: Сообщение в рамках производственных работ с применением донных акустических ответчиков по ОКР "Местоположение"	
3	14.40-15.00	АО КОНЦЕРН «Океанприбор»: Сообщение в рамках производственных работ с сейсмической косой по ОКР "Геленаполненная коса"	
4	15.00-15.20	Сообщение о состоянии текущих проектов	
5	15.20-15.40	Дискуссия	
	15.40-16.00	Кофе-брейк	

20 ноября

Стендовая сессия

Биологический ф-т МГУ

Биология морских животных

1	Изменчивость течений синоптического масштаба и миграционное поведение белухи (<i>Delphinapterus leucas</i>) в южной части моря Лаптевых	Александрова А.Г. ¹ , Шилов И.А. ¹ , Глазов Д.М. ² , 1 СПбГУ, 2 ФГБУН ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН.
2	Роль ракообразных рода <i>Daphnia</i> в сообществах зоопланктона на скальных ванн островов Керетского архипелага Белого моря	Полякова Н.В., Старков А.И., Стогов И.А., Санкт-Петербургский Государственный Университет
3	Различные пути формирования гидрантов у текатных и атекатных гидроидных полипов.	Большаков Ф.В. ¹ , Косевич И.А. ² , 1 ББС им. Н.А.Перцова, 2 МГУ им. М.В. Ломоносова, каф. Зоологии беспозвоночных
4	Развитие мускулатуры и вооружения буккального комплекса органов голожаберного моллюска <i>Eubranchius rufum</i> (Møller, 1842)	Михлина А.Л. ^{1,2} , Екимова И.А. ^{1,3} , Цетлин А.Б. ^{1,2} , Ворцепнева Е.В. ¹ 1 МГУ им. М.В. Ломоносова, 2 ББС им.Н.А.Перцова, 3 Дальневосточный Федеральный университет
5	Спикульный аппарат голожаберных моллюсков на примере представителей семейства Onchidoridae (Mollusca, Nudibranchia, Doridacea)	Никитенко Е.Д. ¹ , Ворцепнева Е.В. ¹ 1 МГУ им. М.В. Ломоносова, каф. Зоологии беспозвоночных
6	Новые данные о строении беломорской форониды <i>Phoronis ovalis</i>	Темерева Е.Н., МГУ им. М.В. Ломоносова, каф. Зоологии беспозвоночных
7	Кинетида <i>Ministeria virens</i> и ее значение для реконструкции предка Metazoa	Поздняков И.Р., Карпов С.А. СПбГУ, Биологический факультет
8	Трубки морских червей (Annelida)	Цетлин А.Б., Щербак Т.Д., ББС им. Н.А.Перцова, МГУ

Морская микология, альгология и микробиология

1	Новые данные о динофитовых водорослях моря Лаптевых	Георгиев А.А. ¹ , Георгиева М.Л. ^{1,2} 1 МГУ им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет, 2 ФГБНУ «НИИНА», Москва"
2	Щелочеустойчивые мицелиальные грибы побережья острова Шпицберген	Георгиева М.Л. ^{1,2} , Бондаренко С.А. ^{1,3} , Бубнова Е.Н. ¹ , Биланенко Е.Н. ¹ 1 МГУ им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет, 2 ФГБНУ «НИИНА», Москва, 3 ФИЦ Биотехнологии РАН, Москва"
3	Изучение способности микроорганизмов к росту и утилизации углеводов в морских условиях при отрицательных температурах.	Русанова М.И., Гавирова Л.А., Шестаков А.И., МГУ им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет

Экология

1	Влияние факторов среды на рост и функционирование распределительной системы гидроида <i>Dunapena pumila</i> (Linnaeus, 1758)	Дементьев В.С. ¹ , Марфенин Н.Н. ¹ , 1 МГУ им. М.В. Ломоносова.
2	Состояние популяции <i>Zostera marina</i> L. в районе Рыгозерской губы Белого моря	Любезнова Н.В., МГУ имени М.В.Ломоносова, Биологический факультет.
3	Распределение и структура популяции двух симпатрических видов <i>Pseudocalanus</i> в Белом море	Воробьева О.В. ¹ , Юрикова Д.А. ¹ , Ершова Е.А. ² , 1 МГУ имени М.В.Ломоносова, Биологический факультет, 2 Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва.
4	Люцифераза полихеты <i>Odontosyllis undecimnotata</i> .	Котлобай А. ¹ , Шульц Д. ² , Шахова Е. ¹ , Ямпольский И. ^{1,3} , Юичи Оба ⁴ 1 Институт биоорганической химии им. М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова РАН, 2 Департамент биомолекулярной инженерии и биоинформатики университета Калифорнии, США, 3 Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова, 4 Департамент биологии окружающей среды университета Чубу, Япония
5	Эпибиоз красных водорослей <i>Phycodrys rubens</i> и его связь с размером растений в проливе Великая Салма (Кандалакшский з-в, Белое море)	Чава А.И. ¹ , Артемьева А.В. ² , Яковис Е.Л. ² 1 Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, 2 СПбГУ, Санкт-Петербург
6	Влияние некоторых факторов морской среды на формирование поликультуральных биопленок сапротрофными бактериями и <i>Listeria monocytogenes</i>	Еськова А.И., Бузалева Л.С., Пономарева А.Л., Дальневосточный федеральный университет, Владивосток.
7	Первая регистрация цветения <i>Thalassiosira angulata</i> (Bacillariophyceae) в Белом море	Радченко И.Г. ¹ , Шевченко В.П. ² , Кравчишина М.Д. ² , Чульцова А.Л. ³ , Ильяш Л.В. ¹ , 1 МГУ им. М.В. Ломоносова, 2 ФГБУН Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, 3 Северо-Западное отделение ФГБУН Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Архангельск
8	Элементный состав лишайников в окрестностях ББС имени Н.А. Перцова МГУ (северо-западное побережье Кандалакшского залива Белого моря)	Шевченко В.П., Стародымова Д.П., Максимова О.В., Кучерук Н.В., МГУ им. М.В. Ломоносова.

ПРОГРАММА КОНФЕРЕНЦИИ

Биология развития и жизненные циклы

1	Регуляция становления орально-аборальной оси в ходе развития <i>Dypnomena pumila</i> (Linneus, 1758)	Ветрова А.А. ¹ , Багаева Т.С. ^{1,2} , Краус Ю.А. ^{1,3} , Кремнёв С.В. ^{1,3} 1 МГУ им. М.В. Ломоносова, 2 Университет Вены, 3 Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
2	Способность известковых губок (Calcarea, Porifera) Белого моря к развитию из диссоциированных клеток	Фролова В.С. ¹ , Лавров А.И. ^{2, 3, 4} 1 Биологический факультет, МГУ им. М.В. Ломоносова, 2 ББС им. Н.А. Перцова, 3 Кафедра эмбриологии, Биологический факультет, СПбГУ, 4 Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
3	Кинетика клеточных популяций при регенерации и в ходе ларвального развития у беломорской полихеты <i>Alitta virens</i> : методические аспекты и первые результаты	Шалаева А.Ю., Борисенко И.Е., Костюченко Р.П., Козин В.В., СПбГУ
4	Регенерация беломорской губки <i>Halichondria siliens</i>	Койнова А.С. ¹ , Вишняков А.Э. ¹ , Ересковский А.В. ^{2,3} 1 Зоология беспозвоночных, Биологический факультет, Санкт-Петербургский Государственный Университет; 2 Институт Средиземноморского биоразнообразия и морской и континентальной экологии IMBE, Марсель; 3 Эмбриология, биологический факультет, Санкт-Петербургский Государственный Университет

Таксономия и филогения

1	Изменчивость участка баркодингового локуса цитохромсидазы I у каляноидных копепод северных морей	Джелали П.А. ¹ , Гагарина А.В. ^{1,2} , Сказина М.А. ¹ , Полякова Н.В. ¹ , Стрелков П.П. ¹ 1 СПбГУ, кафедра ихтиологии и гидробиологии, 2 Зоологический институт РАН
2	Щетинки беломорских полихет семейства <i>Nephtyidae</i> (Annelida: Polychaeta)	Днестровская Н.Ю., МГУ имени М.В. Ломоносова, Биологический факультет
3	Криптическое разнообразие рода <i>Leucosolenia</i> (Porifera: Calcarea) в Белом и Баренцевом морях	Екимова И.А. ¹ , Азеведо Ф. ² , Лавров А.И. ^{3,4,5} , Ересковский А.В. ^{4, 6} 1 МГУ им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет, 2 Departamento de Zoologia, Federal University of Rio de Janeiro, Brazil, 3 ББС им. Н.А. Перцова, 4 Кафедра эмбриологии, Биологический факультет, СПбГУ, 5 Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, 6 Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale IMBE, France
4	Изучение генетической структуры атлантических и тихоокеанских популяций некоторых видов голожаберных моллюсков (Gastropoda: Nudibranchia)	Екимова И.А. ¹ , Чичвархин А.Ю. ² , Михлина А.Л. ¹ , Антохина Т.И. ³ , Щепетов Д.М. ¹ 1 МГУ им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет, 2 Национальный научный центр морской биологии ДВО РАН, Владивосток, 3 Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
5	Немертины Белого моря	Чернева Мирослава
6	Изучение строения генитальных структур каляноидных копепод	Юрикова Д.А., МГУ им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет

ИО РАН **20 ноября**
Стендовая сессия

Гидрология

1	Вертикальная стратификация водоемов Кандалакшского залива на разных этапах отделения	Иванова И.Н., Колесов С.В., Бегун М.А., Комарова А.П., Прядун В.В. МГУ им. М.В. Ломоносова
2	Влияние интенсивности снегопадов и строения и структуры снежной толщи на водотоках на её теплопроводности и интенсивности намерзания льда и вероятности заторов на этих водотоках	Фролов Д.М. МГУ им. М.В. Ломоносова
3	Изучение состояния водных объектов г. Севастополя и его окрестностей в зимний период	Куликов В.А., Кузьмина Е.М., Лукьянова А.Н. МГУ им. М.В. Ломоносова
4	Проникновение осолоненных вод в дельту Северной Двины: натурные наблюдения и моделирование	Лебедева С.В. ¹ , Панченко Е.Д. ² , Аракельянц А.Д. ³ ГОИН им. Н.Н. Зубова ¹ , МГУ им. М.В. Ломоносова ² , ОАО "Институт Гипростроймост" ³
5	Содержание биогенных и органических веществ в озерах Керженского заповедника	Ефимов В.А., Вилимович Е.А., Ерина О.Н., Соколов Д.И., Ефимова Л.Е. МГУ им. М.В. Ломоносова

Подводное культурное наследие

1	Методические рекомендации по организации малобюджетной высокоширотной подводно-археологической экспедиции	Бардашов М.Н.
2	Подводные исследования с малотоннажных судов: на примере изучения объектов культурного наследия	Хохлов С.А., Ткаченко Ю.Г. Садеков Р.Н.

ПРОГРАММА КОНФЕРЕНЦИИ

3	New Methods in Underwater Archaeological Site Documentation in Croatia	Surić, Roko International Centre for Underwater Archaeology in Zadar
4	Роль и значение сенотов в культуре майя	Борисова Г.А.
5	Археолого-геофизические исследования на побережье Керченского пролива (по материалам изучения Тиритакского и Нимфейского городищ)	Пушкарев П.Ю.
6	Methods of underwater archaeological work	Carrillo Márquez Laura Raquel, Zuccolotto Villalobos Andrés National Institute of Anthropology and History, Mexico City

21 ноября

Стендовая сессия

ИО РАН

Функциональная структура биотопов морских сообществ

1	Распределение двусторчатых моллюсков Баренцева моря при различных условиях окружающей среды	Блинова Д.Ю., Манушин И.Е., Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича, г. Мурманск ПИНРО
2	Некоторые аспекты влияния донных тралений на бентосные сообщества (на примере мегабентоса Баренцева моря)	Захаров Д.В. ¹ , Стрелкова Н.А. ¹ , Манушин И.Е. ¹ , Носова Т.Б. ¹ , ¹ Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича, г. Мурманск
3	Видовой состав и количественное распределение донных ракообразных надотряда Peracarida в северной части Баренцева моря	Зимина О.Л., ФГБУН Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, г. Мурманск
4	Исследование трофической структуры донного сообщества литорали губы Кислой с помощью анализа стабильных изотопов азота и углерода	Залота А.К. ¹ , Спиридонов В.А. ¹ , Мокиевский В.О. ¹ , Сапожников Ф.В. ¹ , Цетлин А.Б. ² ¹ Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, ² МГУ им. М.В. Ломоносова
5	Сезонная динамика полового созревания и размножения двух каланоидных копепоид Calanus finmarchicus и C. glacialis в высокоарктическом фьорде	Кособокова К.Н. ¹ , Malin Daase ² , Janne Søreide ³ ¹ Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, ² Арктический Университет Норвегии, Тромсе, ³ Университетский центр Шпицбергена, Шпицберген

Исследования биоты и экосистем реликтовых прибрежных озер

1	Распределение бактериохлорофилла зелёных серных бактерий по глубине в озёрах Трёхцветном, Большие Хрусломены, лагуна на Зеленом мысе в сентябре 2018 года	Емельянцева П.С. ¹ , Жильцова А.А. ¹ , Харитонов Д.А. ¹ , Фрейдкин М.П. ¹ , Краснова Е.Д. ² , Воронов Д.А. ^{3,4} , Пацаева С.В. ¹ , ¹ МГУ им. М.В. Ломоносова, Физический факультет, ² МГУ им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет, ³ Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, ⁴ Институт физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского
2	Исследования мелкомасштабного распределения микроорганизмов в хемоклине прибрежных стратифицированных водоемов, отделяющихся от Белого моря.	Воронов Д.А. ^{1,2} , Краснова Е.Д. ³ , ¹ Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, ² НИИ физ-хим биологии им. А.Н. Белозерского МГУ им. М.В. Ломоносова, ³ Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова
3	Феномен питания ветвистоусых рачков <i>Bosmina longirostris</i> аноксигенными фототрофными бактериями из хемоклина в меромиктическом озере Трёхцветном (Ругозерская губа, Кандакшский залив, Белое море).	Краснова Е.Д. ¹ , Жильцова А.А. ² , Пацаева С.В. ² ¹ Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, ² Физический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова
4	Сезонные изменения спектральных и физико-химических характеристик воды меромиктических озер Кандакшского залива Белого моря	Жильцова А.А. ¹ , Емельянцева П.С. ¹ , Краснова Е.Д. ² , Воронов Д.А. ^{3,4} , Харчева А.В. ¹ , Пацаева С.В. ¹ ¹ МГУ им. М.В. Ломоносова, физический факультет, ² МГУ им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет, ³ Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, ⁴ Институт физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского
5	Метагеномный анализ эукариотической микробиоты меромиктических водоёмов побережья Кандакшского залива Белого моря	Исаев С.В. ^{1,2} , Воронов Д.А. ^{2,3} , Неретина Т.В. ^{1,4} , Логачева М.Д. ³ , Краснова Е.Д. ⁴ ¹ Факультет биоинформатики и биоинженерии МГУ им. М. В. Ломоносова, ² Институт проблем передачи информации им. А. А. Харкевича РАН, ³ НИИ физ-хим биологии им. А.Н. Белозерского МГУ им. М. В. Ломоносова, ⁴ Биологический факультет МГУ им. М. В. Ломоносова
6	Наблюдения за популяцией уховника обыкновенного (<i>Orphoglossum vulgatum</i> L.) вокруг оз. Кисло-Сладкого (окрестности ББС МГУ, 2014-2018 гг.)	Мардашова М.В. ¹ , Косенков А.В. ² , Локтева В. ³ , Афентьева Д. ³ , Агафонов И. ³ , Смоленцева Д. ³ , Иванова А. ³ , Проэнса Г.А. ³ , Яковлева Е. ³ , Килина А. ³ , Азарова. ³ , Куценко Ю. ³ , Анисимов М. ³ , Равинский Д. ³ , Спирихина Л. ³ , Смирнов А. ³ , Меньшенина Л.Л. ³ , Воронов Д.А. ^{4,5} , Краснова Е.Д. ⁶ ¹ ЦМИ МГУ им. М.В. Ломоносова; ² ООО "Солвек"; ³ Физический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова; ⁴ ИППИ РАН им. А.А. Харкевича; ⁵ НИИФХБ им. А.Н. Белозерского; ⁶ ББС МГУ

ПРОГРАММА КОНФЕРЕНЦИИ

7	Донная фауна сублиторали кута Кислой губы (Белое море, Кандалакшский залив)	"Мардашова М.В. ¹ , Локтева В. ² , Афентьева Д. ² , Агафонов И. ² , Смоленцева Д. ² , Иванова А. ² , Проэнса Г.А. ² , Яковлева Е. ² , Килина А. ² , Азаров А. ² , Кущенко Ю. ² , Анисимов М. ² , Равинский Д. ² , Спирихина Л. ² , Смирнов А. ² , Меньшенина Л.Л. ² , Воронов Д. А. ^{3,4} , Краснова Е.Д. ⁵ 1 ЦМИ МГУ им. М.В. Ломоносова; 2 Физический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова; 3 ИППИ РАН им. А.А. Харкевича; 4 НИИФХБ им. А.Н. Белозерского; 5 ББС МГУ"
9	Особенности вертикальной стратификации и распределения РОВ в оз. Большие Хрусломены (Белое море, о. Олений, губа Ковда)	"Горшкова О.М. ¹ , Воронов Д.А. ^{2,3} , Жильцова А.А. ⁴ , Краснова Е.Д. ⁵ , Пацаева С.В. ⁴ , Чернова И.А. ¹ 1 Географический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова, 2 Институт проблем передачи информации РАН, 3 НИИ физ.-хим. биологии им. Белозерского, 4 Физический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова

Морская геология и геофизика

1	Палеомагнетизм и магнетизм донных осадков Аральского моря	Борисов А.С., Нургалеев Д.К., Нуриева Е.М., Ясонов П.Г. КФУ
2	Опасные береговые процессы на северном побережье России	Лукьянова С.А., Соловьева Г.Д. МГУ им. М.В. Ломоносова
3	Об использовании мобильных технологий для изучения глубинной структуры и динамики перемещения геофлюидов в вулканических структурах	Соловьев В.Д. ¹ , Левашов С.П. ² , Якимчук Н.А. ² , Корчагин И.Н. ¹ , Божежа Д.Н. ² ИГ НАН им. С.И. Субботина 1, Институт прикладных проблем экологии, геофизики и геохимии 2 Киев
4	Морфология полуострова Турий как индикатор береговых процессов в голоцене	Яковлева А.П., Репкина Т.Ю. МГУ им. М.В. Ломоносова
5	Плюмиты внутреннего шельфа моря Амундсена, залив Пайн-Айленд	Афанасьева В.К. ^{1,2} , Клаус-Дитер Хилленбранд ³ , Герхард Кун ⁴ , Йоханн Клаггес ⁴ , Лейченков Г.Л. ^{1,2} ВНИИОкеангеология им. И.С. Грамберга 1, СПбГУ 2, Британская Антарктическая Служба 3, Институт полярный и морских исследований имени Альфреда Вегенера 4
6	Новые данные о строении четвертичных отложений Ладожского и Онежского озера	Беляев П.Ю. ¹ Рыбалко А.Е. ² (ВСЕГЕИ ¹ , СПбГУ ²)
7	Геологическое строение глубоководной осадочной системы Хурай	Егошина Е.Д. ¹ , Ахманов Г.Г. ¹ , Хлыстов О.М. ² МГУ им. М.В. Ломоносова 1, ЛИН РАН 2
8	"Изменения глобального рельефа как фактор развития географической оболочки "	Мысливец В.И. МГУ им. М.В. Ломоносова
9	Физико-химические условия глубоководных отложений озера Байкал (на примере структур грязевой вулкан Большой, МГУ, Горевой утёс и др.)	Сорокоумова Я.В. ¹ , Казак Е.С. ¹ , Ахманов Г.Г. ¹ , Хлыстов О.М. ² МГУ им. М.В. Ломоносова 1, ЛИН СО РАН 2
10	Влияние фокусированной субаквальной флюидоразгрузки на геолого-геохимические характеристики донных отложений: на примере сипа мыса Горевой Утёс (озеро Байкал)	Деленгов М.Т. ¹ , Фадеева Н.П. ¹ , Ахманов Г.Г. ¹ , Хлыстов О.М. ² МГУ им. М.В. Ломоносова 1, ЛИН СО РАН 2
11	"Характеристика органического вещества и газов донных осадков Онежского озера "	Видищева О.Н. ¹ , Рыбалко А.Е. ² , Кислицына Е.В. ¹ , Полудеткина Е.Н. ¹ МГУ им. М.В. Ломоносова 1, СПбГУ 2
12	Субаквальные грязевые вулканы Большой и Санкт-Петербург (озеро Байкал): состав грязевулканических отложений.	Кудаева А.А. ¹ , Косоруков В.Л. ¹ , Хлыстов О.М. ² , Ахманов Г.Г. ¹ МГУ им. М.В. Ломоносова 1, ЛИН СО РАН 2
13	Инженерно-геологические и морфологические особенности эрозионных врезов мангышлакского возраста шельфа Северного Каспия.	Глазырина Е.Е. Санкт-Петербургский горный университет
14	Геохимическая характеристика газовых сипов моря Лаптевых	Видищева О.Н., Кислицына Е.В., Росляков А.Г., Полудеткина Е.Н. МГУ им. М.В. Ломоносова
15	Новые данные о тектоническом строении района конуса выноса Хурай (озеро Байкал).	Василевская Я.А. ¹ , Соловьева М.А. ¹ , Ахманов Г.Г. ¹ , Хлыстов О.М. ² МГУ им. М.В. Ломоносова 1, ЛИН СО РАН 2
16	Обзор геологических опасностей юго-западной части Карского моря по данным высокоразрешающей сейсморазведки	Дамьянович Д.И. ¹ , Росляков А.Г. ^{2,3} , Токарев М.Ю. ³ , Иванова А.А. ^{1,3} (ООО «МПИК» ¹ , МГУ им. М.В. Ломоносова ² , ЦАСД МГУ ³)
17	Результаты сейсмоакустических исследований озер Ильменского государственного заповедника (Челябинская область)	Крылов П.С., Ситдилов Р.Н. (КФУ)
18	Сейсмостратиграфический анализ данных высокоразрешающей и сверхвысокоразрешающей сейсморазведки в районе Карского моря	Замотина З.С. ¹ , Старовойтов А.В. ¹ , Иванова А.А. ^{2,3} (МГУ им. М.В. Ломоносова ¹ , МПИК ² , ЦАСД МГУ ³)
19	Оценка частотно-зависимого затухания сейсмических волн с использованием различных спектрально-временных преобразований	Яковенко А.Д. ¹ , Пирогова А.С. ^{1,2} , Галаев В.Е. ² , Токарев М.Ю. ^{1,2} МГУ им. М.В. Ломоносова 1, ЦАСД МГУ 2
20	Сейсмостратиграфический анализ данных, полученных в проливе Великая Салма в рамках учебной Беломорской геолого-геофизической практики 2018 года	Шилова М.А. ¹ , Куликова Д.С. ^{1,2} , Щуплов П.А. ^{1,2} , Буланова И.А. ^{1,2} , Воробьева М.А. ^{1,2} 1 – МГУ им. М.В. Ломоносова, 2 – Центр анализа сейсмических данных МГУ им. М.В. Ломоносова

ПРОГРАММА КОНФЕРЕНЦИИ

21	Обработка сейсмоакустических данных, полученных в рамках учебной Беломорской геолого-геофизической практики 2018 года	Миринец А.К. ^{1,2} , Сучкова А.В. ^{1,2} , Хачатрян А.М. ² , Иванова В.В. ³ 1 – МГУ им М.В. Ломоносова, 2 – Центр анализа сейсмических данных МГУ им. М.В. Ломоносова, 3 – СПЛИТ
22	Интерпретация данных гидролокации бокового обзора, гидрографического промера и пробоотбора в районе заповедника Большой Утриш	Куликова Д.С. ¹ , Галаев В.Е. ² , Росляков А.Г. ¹ МГУ им М.В. Ломоносова 1, ЦАСД МГУ 2
23	Комплексирование магниторазведки и сейсмоакустики для поиска техногенных объектов на морском дне	Тяпкина А.И. ¹ , Галаев В.Е. ² , Шабалин Н.В. ³ МГУ им М.В. Ломоносова 1, ЦАСД МГУ 2, ЦМИ МГУ 3
24	Предварительные результаты испытаний аппаратно-программного комплекса для сейсмоакустических изысканий на акватории моря Лаптевых	Григорьев К.А. ¹ , Марятов А.К. ¹ , Озеров И.С. ¹ , Алешин М.И. ¹ , Токарев М.Ю. ^{1,2} , Росляков А.Г. ¹ МГУ им М.В. Ломоносова 1, ЦАСД 2
25	Комплексирование данных сейсморазведки и электроразведки для изучения верхней части разреза на акватории Онежского озера	Тимофеева М.В. ¹ , Алешин М.И. ^{1,2} , Токарев М.Ю. ¹ , Бобачев А.А. ¹ , Тригубович Г.М. ³ , Рыбалко А.Е. ⁴ 1 – МГУ им М.В. Ломоносова, 2 – ООО «СПЛИТ», 3 – ЗАО «Аэрогеофизическая разведка» 4 – СПбГУ
26	Особенности обработки трехмерных сейсмоакустических наблюдений в Кандалкшском заливе в рамках время Беломорской геолого-геофизической практики 2018 года	Лагунова Н.А. ^{1,3} , Хачатрян А.М. ² , Иванова В.В. ³ МГУ им М.В. Ломоносова 1, ЦАСД МГУ 2, СПЛИТ 3
27	Обзор геологических опасностей юго-западной части Карского моря по данным высокоразрешающей сейсморазведки	Дамьянович Д.И. ¹ , Росляков А.Г. ^{2,3} , Токарев М.Ю. ³ , Иванова А.А. ^{1,3} МПИК 1, МГУ им М.В. Ломоносова 2, ЦАСД МГУ 3
28	Методики переобработки данных глубинной сейсморазведки МОГТ для решения задач малоглубинных инженерных изысканий	Соколова Е. О. ¹ , Понимаскин А.И. ² , Хилько А.В. ³ 1 – МГУ им М.В. Ломоносова, 2 – Центр анализа сейсмических данных МГУ им. М.В. Ломоносова
29	Результаты сейсмоакустических изысканий в заливе Петра Великого	Белов М. В. ¹ , Маев П. А. ² , Рыбалко А.Е. ^{3,4} , Щербаков В.А. ⁴ , Токарев М.Ю. ^{1,3} 1 – МГУ им М.В. Ломоносова, 2 – СПЛИТ, 3 – Центр анализа сейсмических данных МГУ им. М.В. Ломоносова, 4 – СПбГУ

Морская биология

1	Бактериопланктон шельфовых морей Восточной Арктики	Беззубова Е.М., Романова Н.Д. ИО РАН им. П.П. Ширшова
2	Современное состояние пояса ильной мидии на северо-восточном побережье Черного моря	Колючкина Г.А. ¹ , Семин В.Л. ² , Симакова У.В. ¹ , Тимофеев В.А. ³ , Любимов И.В. ^{1,4} , Басин А.Б. ¹ ИО РАН им. П.П. Ширшова 1, ЮНЦ РАН 2, ИМББ им. А.О. Ковалевского 3, МСХА им. К.А.Тимирязева 4
3	Изменчивость соотношений между длиной и массой отолигов и тела у клюворылой <i>Antimora rostrata</i> и мелкочешуйной <i>A. microlepis</i> антимор (Moridae, Gadiformes)	"Коростелев Н.Б. ¹ , Лазарева Н.И. ² , Ведищева Е.В. ² , Орлов А.М. ^{1,2,3,4,5} Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН 1, ВНИРО 2, ДГУ 3, ТГУ 4, ПИБР ДНЦ РАН 5"
4	Методические аспекты концентрирования биомассы, экстракции и количественного определения фотосинтетических пигментов и ионов из микроводорослей мерио-миктических озер окрестностей ББС	Александрова Е.А. ¹ , Капацинская А.А. ¹ , Кладова А.А. ¹ , Малюкова А.М. ¹ , Прохоров А.А. ¹ , Савина Ю.А. ¹ , Тюрина Т.М. ¹ , Чергинцев Д.А. ¹ , Шушкевич Ю.И. ¹ , Быкова Е.А. ¹ , Лабунская Е.А. ¹ , Воронов Д.А. ^{1,2} , Краснова Е.Д. ^{1,3} МГУ им. М.В.Ломоносова 1, НИИ ФХБ им. А.Н.Белозерского 2, ББС МГУ 3
5	Морфологическая изменчивость русского подкаменщика <i>Cottus koshewnikowi</i> из островного и континентальных местообитаний в бассейне Балтийского моря	Жидков З.В. ООО «Фертоинг»
6	Паразитофауна рыб прибрежной зоны Крымского п-ва	Иванова А.В., Чепикова С.С. СПбГУ
7	Экспериментальные исследования реакции доминирующих видов макрозообентоса Белого и Чёрного морей на гипоксию водной среды (ББС МГУ, Геленджик, Севастополь)	Гулин М.Б., Иванова Е.А. ИМББ им. А.О. Ковалевского РАН
8	Сравнительный анализ питания краба-стригуна опилио <i>Chionoecetes opilio</i> в Баренцевом и Карском морях	Носова Татьяна Борисовна
9	Выявление закономерностей произрастания макрофитобентоса в зависимости от геоэкологических особенностей прибрежной полосы на примере массива Туапхат (Геленджикский район)	Андреева Александра Павловна
10	Методы онлайн биосенсорного мониторинга и оперативной биоиндикации: реакции на токсиканты по поведению и кардиоактивности мидий	Гудимов А.В. (ММБИ КНЦ РАН)
11	Функциональное состояние фитопланктона и оптические характеристики взвеси Онежского залива Белого моря (по результатам экспедиции в третьей декаде июня 2015 г.)	Погосян С.И., Конюхов И.В. МГУ им. М.В.Ломоносова
12	Тяжелые металлы в донных отложениях Кандалакшского залива в районе п.Приморский	Скавинская Н.Ю. ¹ , Станис Е.В. ² ЦМИ МГУ 1, РУДН 2
13	Динамика численности и естественная смертность беломорской трехиглой колюшки <i>Gasterosteus aculeatus</i> L. во время нерестового периода	Смирнова К.А., Головин П.В., Иванов М.В., Иванова Т.С., Лайус Д.Л. СПбГУ

ПРОГРАММА КОНФЕРЕНЦИИ

14	Линейный рост и морфометрия <i>Macoma calcaria</i> (Gmelin, 1791) (<i>Bivalvia: Tellinidae</i>) в Белом море.	Назарова С.А., Генельт-Яновский Е.А., Бондарева О.В. ЗИН РАН
15	Рост и распределение <i>Macoma calcaria</i> (Gmelin) в Карском море	Лисицына К.Н., Герасимова А.В. СПбГУ
16	Мониторинг морского мусора в прибрежной зоне восточной части Финского залива Балтийского моря	Ершова А.А., Еремина Т.Р., Макеева И.Н. РГМУ
17	Беломорские карлики: два или три?	Максимова О.В., Симакова У.В. ИО РАН
18	Результаты наблюдений морского фитопланктона морей Южного океана (2016-2018)	Сапожников Ф.В., Калинина О.Ю. ИО РАН
19	Динамика мангровой растительности дельты Меконга (Вьетнам) по данным спутниковой съемки	Тон Шон ¹ , Д.В. Добрынин ² , В.О. Мокиевский ³ ¹ Университет ДонгХап, Вьетнам, МФТИ ФАКИ; ² ЦМИ МГУ; ³ ИО РАН

Океанология

1	Долговременные глобальные тренды атмосферного давления на уровне моря по данным ре-анализа NCEP и результатам расчета климатических моделей проекта CMIP5	Башарин Д.В. ¹ , Крашенинникова С.Б. ² МГИ РАН ¹ , ИМБИ РАН им. А.О. Ковалевского ²
2	Органическое вещество прибрежных районов Белого моря	Беляев Николай Александрович
3	О вихревом характере течений, возникающих при погружении с поверхности моря конечного объема воды с отрицательной плавучестью	Волкова А.А. ¹ , Гриценко В.А. ² БФУ им. Иммануила Канта ¹ , ИО РАН им. П.П.Ширшова
4	Численное моделирование высоко энергетических придонных взвесенесущих течений штормовой природ	Килесо А.В. ¹ , Гриценко В.А. ² БФУ им. Иммануила Канта ¹ , ИО РАН им. П.П. Ширшова ²
5	Исследование изменчивости кислорода и фосфатов в восточной части Финского залива по натурным данным в летний период	Кирилова А.А., Терентьева К.С., Подрезова Н.А., Шевчук О.И. РГМУ
6	"Результаты частотно-резонансной обработки спутникового снимка локального участка бурения скважины «Мария-1» в Черном море."	Левашов С.П. ¹ , Якимчук Н.А. ¹ , Корчагин И.Н. ² , Божежа Д.Н. ¹ Институт прикладных проблем экологии, геофизики и геохимии ¹ , ИГ НАН им. С.И. Субботина ²
7	О совершенствовании подхода к методическим расчётам литодинамических параметров	Кузнецова М.Н., Плинк Н.Л. РГМУ
8	Моделирование распространения волнения на акватории порта	Мартын И.А. РГМУ
9	Течения в прибрежной зоне Балтийского моря в районе Самбийского полуострова	Павлова А.В. ¹ , Зуев О.А. ¹ , Гуменюк Т.С. ² , Демидов А.Н. ¹ МГУ им. М.В. Ломоносова ¹ , БФУ им. И. Канта ²
10	Особенности ледовых условий у западного побережья острова Котельный по спутниковым данным	Сычёв В.И., Ананьева А.А. РГМУ
11	Особенности водообмена в Горле Белого моря	Терентьева К.С., Подрезова Н.А. РГМУ
12	"Разработка метода оперативного прогноза неперiodических колебаний уровня моря у мыса Каменный (Обская губа Карского моря)"	Яговкина Е.А. ¹ , Хаймина О.В. ¹ , Кубышкин Н.В. ² , Гудошников Ю.П. ³ РГМУ ¹ , ООО «Арктик Шельф Консалтинг» ² , ААНИИ ³
13	Ледовые условия в Антарктике летом 2015-2017 гг. по спутниковым и визуальным данным	Сычев В.И., Татаренко Ю.А. РГМУ
14	Гидрохимические условия в юго-восточной части Балтийского моря	Чечуева Н.С. ¹ , Гордей А.С. ¹ , Артамонова К.В. ² , Демидов А.Н. ³ МФТИ ¹ , ВНИРО ² , МГУ им. М.В. Ломоносова ³
15	Термохалинная структура вод российского сектора юго-восточной части Балтийского моря в июле-августе 2018 год	Федотова А.А. ² , Дудков И.Ю. ^{1, 3} , Ткаченко С.Н. ¹ , Рыков Н.А. ³ , Демидов А.Н. ² БФУ им. И.Канта ¹ , МГУ им. М.В. Ломоносова ² , Атлантическое отделение ИО РАН им. П.П.Ширшова ³
16	Расчет течений и распространения загрязнения в районе полуострова Крым	Дианский Н.А. ^{1,2,3} , Фомин В.В. ³ , Коршенко Е.А. ³ , Панасенкова И.И. ³ МГУ им. М.В. Ломоносова ¹ , ИВМ РАН ² , ГОИН им. Н.Н. Зубова ³
17	Исследование субмезомасштабных вихревых структур в морях Русской Арктики по данным спутниковых наблюдений	Мартын Кристина Андреевна

Биология морских животных / Biology of marine animals

Изменчивость течений синоптического масштаба и миграционное поведение белухи (*Delphinapterus leucas*) в южной части моря Лаптевых

Александрова А.Г.¹, Шилов И.А.¹, Глазов Д.М.²

¹СПбГУ

²ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

Введение

Синоптическая изменчивость течений, в частности моря Лаптевых, недостаточно изучена. Предметом исследования полагаем синоптическую изменчивость течений в море Лаптевых в навигационный период подразумевая под режимом течений характерные для данного моря движения водных масс, описываемые совокупностью статистических оценок течений в пространственно-временном диапазоне синоптического масштаба – от нескольких дней до месяцев и от нескольких десятков до тысяч километров соответственно (Монин, 1972; Каменкович, 1987; Larpo & Gulev, 1990).

Более тридцати лет назад на собрании, посвященном поиску новых направлений для арктической биологической океанологии, было высказано предположение, что морские млекопитающие могут быть однажды использованы для исследований в качестве «образованной» океанографической платформы (Thomas J. Smith, 2001). Предметом изучения в представленной работе является синоптическая изменчивость течений в летний относительно свободный ото льда период, когда белухи заходят в море Лаптевых, а также описание адаптивного распределения белухи, как возможной будущей океанографической платформы для исследований в подобных труднодоступных регионах, характеризующихся низкой температурой, особым ледовым режимом, характерной сезонной изменчивостью.

В этой связи, в работе выполнен анализ вероятных факторов, обуславливающих перемещения и распределение белухи в зависимости от локальных условий среды, выяснить основные предпочтения, их причины.

Данные и методы

Источником информации о течениях являлись данные об изменениях их скорости и направлении, полученные за свободный ото льда период (июль-октябрь) с буйковых станций ADCP, установленных на дне в южной части моря Лаптевых в рамках российско-германского проекта «Система моря Лаптевых». Наблюдения ADCP были разделены на бины по 2 м для станции YANA и 1,5 м для станции LENA и около 1-2 м для Anabar и Khatanga.

Используя установленный на морском дне ADCP, направленный вверх, получили данные по скорости и направлению течений, при помощи программной надстройки - направление волн, что позволило получить временные ряды с высоким разрешением на разных глубинах, используя единый инструмент. Проведен анализ данных за свободный ото льда период (июль-октябрь) двух смежных лет. Северная станция ADCPYANA была установлена на склоне восточной подводной долины реки Лены на глубине 44 м, с координатами: 75°09.01'N, 130°49.94'E. Южная ADCP станция LENA была установлена к востоку от реки Лены, с координатами GPS 60: 73° 27,37' N, 131° 41,98' E на глубине 22 м. Позиция станции Хатанга с координатами GPS 60: 74°42,942' E, 125°16,9464' N – на глубине: 45 м. Станция Anabar была развернута в центральном море Лаптевых на глубине ~ 32 м во время российско-германской морской экспедиции TRANS-

DRIFTXII на НИС «Иван Петров» в сентябре 2007 г. Положение станции ($74^{\circ} 19,93' \text{ N}$, $128^{\circ} 0,03' \text{ E}$) находится в зоне полыньи WNS, глубина: 32,8 м (рис.1).

Широкополосный акустический доплеровский рабочий профайлер Workhouse 300 кГц регистрировал трехмерные токи, в среднем каждые 30 минут и интенсивность акустического эха. Чтобы исключить периодические компоненты токов, были применены высокочастотный цифровой фильтр и среднесуточные и 10-дневные средние показатели.

Ключевые характеристики обитания на локальном уровне получены в результате анализа различных публикаций по экологии белухи из различных ареалов обитания.

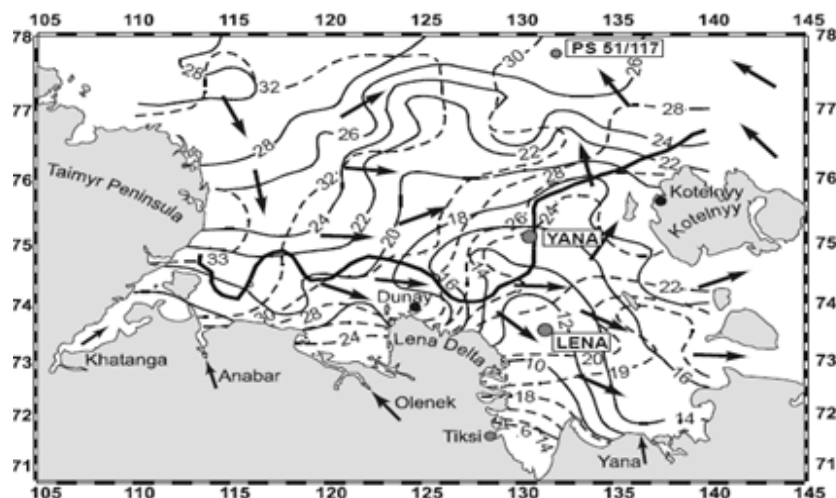


Рис.1. Положение ADCP и распределение средней поверхностной солености (1960-2000) для лета (черная линия) и зимы (пунктирная линия). Поверхностная циркуляция (показана стрелками, Павлов, сб., 1996). Кромка льда (жирная сплошная линия) представлена для периода март-май 1999 г. (Дмитриенко И.А., 2001).

Результаты

Анализ данных всех станций по течениям проведен в соответствии с процедурой векторно-алгебраического анализа для описания статистической структуры синоптических возмущений. Как представляется, данный метод предоставляет гораздо больше информации о векторном процессе, чем компонентный анализ. По этой причине следовали векторно-алгебраическому методу анализа случайных процессов в спектральном анализе течений на разных горизонтах и в изучении пространственно-временной структуры течений.

Период изучения (июль-октябрь) значим для изучения режима течения, поскольку экстремальные значения скоростей потока, наблюдаемые в данном временном масштабе, означают максимальную изменчивость течения и самые значительные характеристики режима циркуляции; в этой связи рассмотрен вопрос о роли течений в формировании условий пригодности региона для летних станций белухи.

Результаты анализа течений в основном связаны с влиянием реверсивных течений.

Существование реверсивных течений в российских арктических морях было предложено Антоновым (1961). Вероятно, реверсивные течения характерны для подводных реликтовых речных долин в море Лаптевых. Эти районы моря можно рассматривать как зоны наиболее интенсивного сообщения между Северным Ледовитым океаном и морем Лаптевых. Частота и интенсивность реверсивных течений в море Лаптевых возрастает в летнее время подо льдом (Aagaard & Roach, 1990).

Изучение условий пригодности в ареале для прихода белухи предполагает проведение анализа режима течений, динамики водных масс, которая также как такие факторы среды, как глубина и топография дна и берега, к примеру, играют роль в распространении китообразных в целом, хотя

имеет, вероятно, косвенный эффект. Влияние тех или иных факторов носит иерархическую структуру, выделяются наиболее значимые факторы. (Redfern et al., 2006).

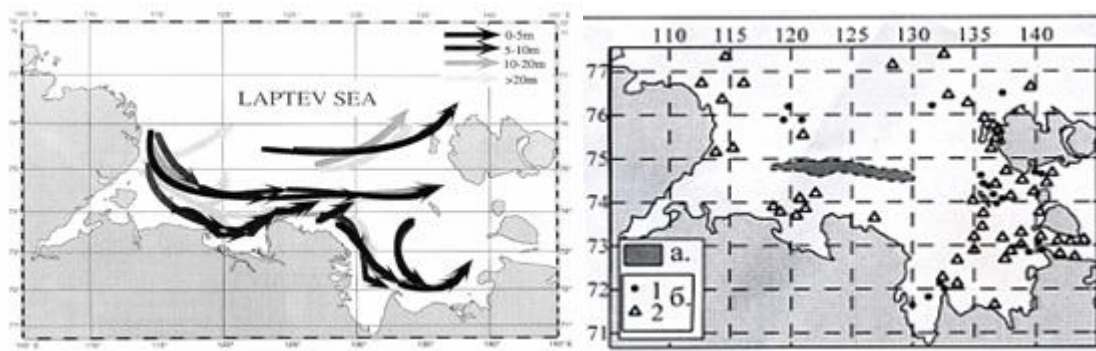


Рис.2. А) интерпретация направления течений в 4 интервалах глубины (Hass et al.). Движение водных масс моря Лаптевых во время экспедиции TRANSDRIFTII. В) площадь массового сбора фораминифер в донных отложениях и массовое и обычное количество морского двустворчатого моллюска *Portlandia arctica* (серый) на дне (Ipatov, 2003).

Данные факторы могут напрямую влиять на выбор мест обитаний, или являются знаковыми в отношении достаточности объектов питания для белухи. В регионе изучения пространственное распределение и перемещения белухи в основном определяются влиянием течения, глубины, топографии и других факторов среды, их ролью в определении продуктивности вод и распределения ключевых объектов питания.

Китообразные, и особенно белухи, проявляют многочисленные анатомические и физиологические адаптации к жизни в плотной трехмерной среде. Белухи, как известно, выполняют сезонные миграции, хотя пути миграций популяций, обитающих в разных морях, мало изучены. В море Лаптевых белухи встречается вдоль большей части вокруг островов Северной Земли до Новосибирских островов, наиболее распространены в юго-западной части моря в устье реки Лены. Белухи поднимаются по рекам в летние месяцы, например, это может быть характерно для таких рек, как Северная Двина, Обь, Енисей, Лена, Амур и другие (Матишов, Огнетов, 2006) (Рис.2).

Данные ARSI подтверждают, что белухи занимают море Лаптевых летом (Беликов и Болтунов, 2002). Анализ в основном основан на данных, собранных многолетней воздушной разведкой морского льда (ARSI), включая данные, полученные дрейфующими станциями «Северный полюс», а также данные опроса. Частичный анализ некоторых данных был сделан ранее (Беликов и др., 1982, 1984a, 1984b, 1989). Эти данные не позволяют нам предположить число и плотность вида, но дают ценный диапазон многолетних наблюдений, полезных для иллюстрации сезонного распределения и движения белух.

В открытом океане китообразные очень зависят от океанских течений, которые приносят пищу (более холодные течения) и обеспечивают транспортировку. Предполагается, что течение, глубина и рельеф морского дна влияет на общую продуктивность ареала и распределение ключевых видов, что, в свою очередь, способствует агрегации кормящихся китообразных (Hui, 1979; Johnston et al., 2005).

Области динамических фронтальных зон, характеризующиеся скоплением рыбы, обнаружены на юго-западе и западе от Котельного и Бельковского островов, к югу от пролива Заря, севернее и южнее дельты Лены, центральной части моря, центральной и восточной части залива реки Яны, на траверсе от мыса Буор-Хай. Последнее предположение было подтверждено наблюдениями Т-С во время экспедиций 1993-1994 гг. (85% совпадений). Это связано с тем, что мезомасштабные особенности такие, как фронтальные зоны и вихри, связаны с повышением продуктивности и важны для арктических млекопитающих, поскольку эти особенности и процессы часто поддерживают локальную продуктивность посредством импульсного

пополнения питательных веществ (апвеллинги, циркуляции в фронтальных зонах, перемещение при приливах и вихрях).

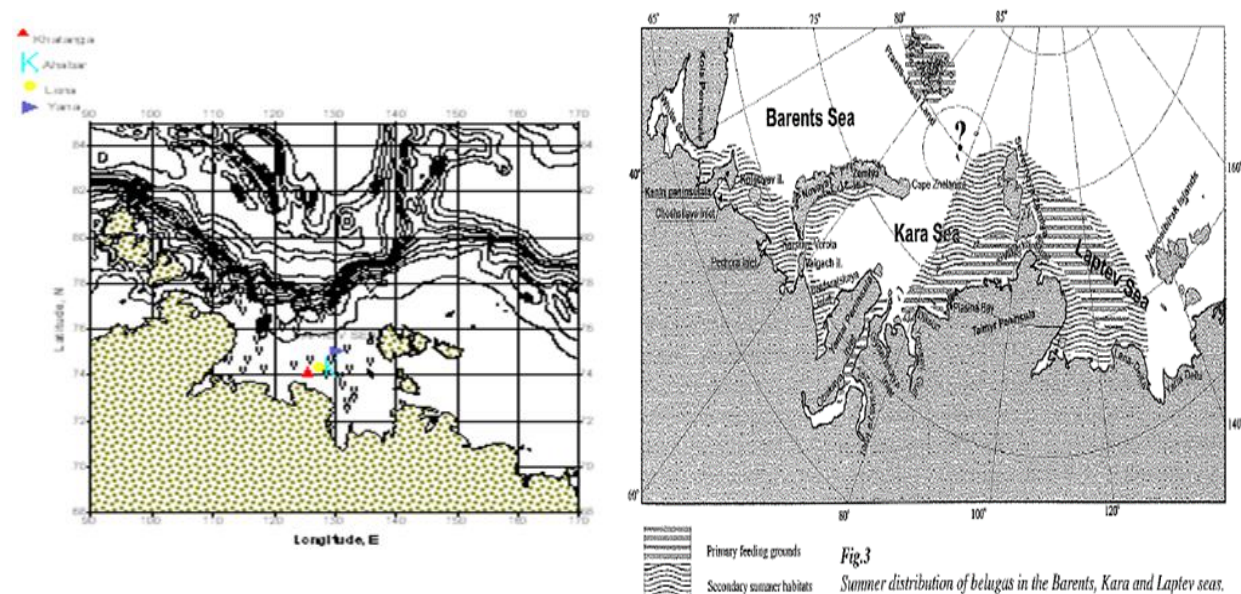


Рис. 3 – Летнее распределение белух в море Лаптевых (Болтунов Н., Беликов А., 2002).

Как известно, течения играют важную роль в формировании гидрологического режима моря. Течения определяют движение водных масс, тепла, солей и взвешенных осадков, а также дрейф льда. Приливные и ветровые течения определяют переменные характеристики этих веществ на коротких временных интервалах, тогда как постоянные течения определяют их общее движение в макромасштабном процессе.

В этой связи, значение адаптивных характеристик белухи возрастает, так как белуха может использовать, например, приливы и течения при следовании за рыбой, восходящей по рекам. Ключевым гидродинамическим приспособлением китообразных является контроль потока (течения).

Заключение

Распределение китообразных, в частности их появление в море Лаптевых, в значительной степени зависит от океанографических и иных условий, влияющих на распределение питательной базы, сезонное отступление кромки полярного льда.

Как показал анализ данных, течения, характеризующиеся максимальными скоростями, обычно направлены на северо-восток и юго-запад для Хатанги, Лены и на север-юг для течений ближе к центральной части моря Лаптевых (Яна, Анабар). Присутствие тонкой пиковой цикличности можно объяснить возникновением волнового процесса.

Белуха демонстрирует высокую степень активного и пассивного контроля движения потока (*Flow control*) и физически способна справляться с изменениями параметров течений в перемещениях по маршрутам, которые сильно зависят от маршрутов видов, являющихся добычей, и которые, в свою очередь, определяются течениями, фронтальными зонами (хлорофилл и питательные вещества), глубиной, а также условиями эстуариев и расстоянием до кромки льда, берега.

Изложенное предполагает обнаружение с высокой вероятностью белухи в юго-западных и юго-восточных прибрежных водах моря Лаптевых, а также вблизи западных берегов Котельного, Ляховских островов.

Рассмотрены характеристики внутрисезонной изменчивости течений. Результаты статистического анализа данных по течениям за свободный ото льда период (июль-октябрь) с буйко-

вых станций ADCP, установленных на дне, позволяют предположить, что синоптическая изменчивость вносит большой вклад в характер преобладающей циркуляции в летний период, она же определяет устойчивость течений по направлению.

Интегрированные научные проекты в сочетании с мониторингом «образованных» платформ, таких как белуха, значительно расширят наше понимание структуры морских экосистем Арктики и факторов, их контролирующих. Подобные проекты помогут нам также лучше понять характер воздействия «более теплой» Арктики на морских млекопитающих.

Список литературы

- Abramova E.N.* (2003) Species composition, ecology, population structure and seasonal dynamics of zooplankton from tundra water basins in the Lena Delta. In: Russian-German Cooperation SYSTEM LAPTEV SEA: The Expedition LENA 2002. Reports on Polar and Marine Research, 466, pp. 93-100.
- Bauch D., I. Dmitrenko, S. Kirillov, C. Wegner, J. Holemann, S. Pivovarov, L. Timokhov, H. Kassens.* Exchange and residence time of southern Laptev Sea waters – Continental Shelf Research 29 (2009) 1815-1820, journal homepage: www.elsevier.com/locate/csr.
- Barber D., Saczuk E., Richard P.,* Examination of Beluga-Habitat Relationships through the Use of Telemetry and a Geographic Information System. ARCTIC, Vol. 54, No. 3 (SEPTEMBER 2001) P. 305–316.
- Bearman PW, Owen J.C.* 1998. Reduction of bluff-body drag and suppression of vortex shedding by the introduction of wavy separation lines. J Fluid Struct 12:123-130.
- Boltunov, A.N. and S.E. Belikov.* 2002. Belugas (*Delphinapterus leucas*) of the Barents, Kara and Laptev seas. NAMMCO Sci. Publ. 4:149-168.
- Belikov S.E. and Boltunov, A.N.* 2002. Distribution of cetaceans in the Russian Arctic according to observations from aerial reconnaissance of sea ice. NAMMCO Sci. Publ. 4:69-86.
- Belikov S.E.* 1985. Grenlandsky kit: nadezhdy na vosstanovleniye vida (The bowhead whale: hopes for the recovery of the species). Priroda 11: И 6-117. (In Russian)
- Belikov S.E., Boltunov A.N., Belikova T.P and Gorbunov Yu.A.* 1995. Sostavleniye serii kart po morskim mlekopitayushim i belomu medvedyu Rossiyskoy Arktiki (Preparation of a set of maps on distribution of marine mammals and polar bears in the Russian Arctic]. In: Theses of reports of the International conference on study and protection of marine mammals. Moscow, 5-6. (In Russian)
- Smith T.G.,* Marine Mammals as Oceanographic Sampling Platforms. ARCTIC.VOL. 54, NO. 3 (SEPTEMBER 2001) P. 350– 355.
- Захарчук Е.А.* Синоптическая изменчивость уровня и течений в морях, омывающих северо-западное и арктическое побережья России, [монография] /; Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, Гос. океанографический ин-т Санкт-Петербургское отд-ние Гос. океаногр. ин-та. – Санкт-Петербург: Гидрометеиздат, 2008. – 358; ISBN 5-286-01541-2 2008, с. 40.
- IBCAO (International Bathymetric Chart of the Arctic Ocean).
<http://www.nedc.noaa.gov/m~lbathymetry/arctic/arctic>. Phrtomile. Lambert azimuthal equal-area projection.
- IBCAO (International Bathymetric Chart of the Arctic Ocean). Int.J Earth Sciences, 2000, 89: 563-568.
- Teledyne instruments:(www.rdinstruments.com)
<http://www.marinemammalscience.org/index.php?option=com>
www.nmfs.gov.

Synoptic scale volatility of flow in reference to *Delphinapterus leucas* occurrence and distribution behavior in the Southern Laptev Sea

Alexandrova A.¹, Shilov I.¹, Glazov D.²

¹St. Petersburg State University

²Institute of Ecology and Evolution named after A.N. Severtsev, Moscow

Introduction

The synoptic variability of flows in general and particularly in the Laptev Sea is not studied well enough by now. Considering the subject of the study to be the synoptic scale volatility of flows in the Laptev Sea we take into account characteristic for the Laptev Sea water mass movements, described by the statistical characteristics and understood by the synoptic scale heterogeneities in oceanographic fields, having characteristic temporal and spatial scales with a range of several days to months, and from tens to thousands of kilometers respectively (Monin, 1972; Kamenkovich et al, 1987; Lappo and Gulev, 1990).

More than thirty years ago at a meeting devoted to finding new directions for Arctic biological oceanography, it was suggested that marine mammals might someday be used as "educated" oceanographic sampling platforms (Thomas, Smith, 2001). They are "educated" because, through millions of years of evolution, they have developed the ability to find and consume such prey as the arctic cod, *Boreogadus saida*, keystone prey species (Paine, 1966) arctic species that to this day has largely eluded the efforts of scientists who have tried to study it (Welch et al., 1993).

The subject under research is to study a synoptic-scale volatility of flow in ice-free period, when beluga whales are seen to come to the Laptev Sea (Belikov, Boltunov, 2002) and characterize the adaptive distribution behavior of white whales as a future oceanographic platform for studies in the areas of this kind, characterized by extreme cold temperatures, ice and strong seasonal variability and in this way difficult for investigations.

In this regard, an analysis of the probable factors causing the movements and distribution of beluga whales depending on the local environmental conditions was carried out to find out the main preferences, their causes.

Material and methods

A comprehensive database was set up based on results of ADCP measurements taken by the expeditions in the frame of Russian-German project "Laptev Sea System" from nine mooring stations in the southern part of the Laptev Sea during free-ice period (July-October).

The current records of ice-free periods (July – October) from moorings deployed on the bottom are analyzed to reveal the vertical structure of water dynamics.

When the ADCP is mounted on the seabed to look upwards like in our case it measures current velocity and direction and – with a simple software add-on – the direction of waves and we can collect high-resolution time series of currents at many depths using a single instrument.

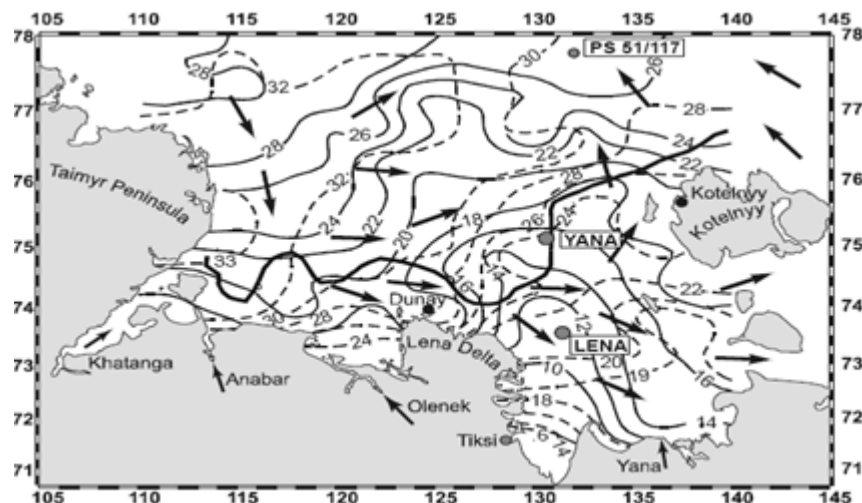
The northern ADCP station YANA was deployed on the slope of the eastern submarine valley of the Lena River at a depth of 44 m, position GPS 60: 75°09.01' N, 130°49.94' E.

The southern station LENA was deployed east of the Lena River, position GPS 60: 73° 27.37' N, 131°41.98' E at a depth 22m. Khatanga position GPS 60: 74° 42.942' E, 125° 16.9464' N; Decimal: N 74.71570°, E 125.28244°, depth: 45 m. Anabar was deployed in the central Laptev Sea at the depth ~32 m during the Russian-German marine expedition TRANSDRIFT XII on a research vessel *Ivan Petrov* in September 2007. This mooring was designed as an anchored taut line with subsurface flotation and acoustic release and consisted of two Acoustic Doppler Current Profilers (ADCP) from Teledyne-RDI.

The position of mooring (74°19.93' N, 128° 0.03' E) is within WNS polynya area, depth: 32.8 m.

A Broadband Acoustic Doppler Current Profiler Workhouse 300 kHz recorded the 3-D currents, on average every 30 minutes and acoustic echo intensity. In order to exclude periodical components of currents, a high-frequency digital filter and daily and 10-day running averages were applied.

Characteristics of the key habitat descriptors on a local scale are derived as a result of the analysis of various important publications of beluga from different areas of its habitat.



Pict. 1. The position of ADCP stations and long-term average (1960-2000) surface salinity distribution for summer (solid lines) and winter (dashed lines). Surface circulations (arrows) are shown according to (Pavlov et al., 1996). The fast ice edge (bold solid line) is presented for the March-May, 1999 (Dmitrienko, 2001).

Results

The vector-algebraic analysis of the time series of daily average of the Laptev Sea (southern part) currents was carried out in order to describe the statistical structure of synoptic perturbations. The method provides a great deal more information about a vector process than a componential analysis. That is why we will follow the vector-algebraic method of the analysis of random processes in spectral analysis of the currents on different horizons of the mooring stations and in the study of space-time structure of the flow.

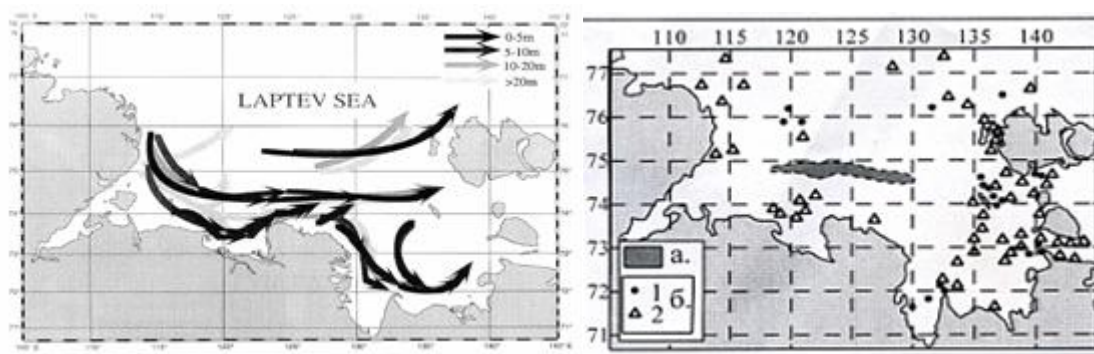
The summer period (July-October) is actual for the study of flow regime because the extreme values of the flow velocities observed in this time-scale mean the maximum volatility of flow and the most considerable characteristics of the circulation regime and that arises a question if there is an influence of water flow on conditions of suitability for beluga whale summer occurrence in the region.

Our results of flow analysis are mainly explained by the influence of reversal currents.

The existence of reversal currents in the Russian Arctic seas was proposed by Antonov (1961). These regions of the sea can be considered as the zones of the most intensive interaction between the Arctic Ocean and the Laptev Sea. The frequency and intensity of reversal (upwelling) currents in the Laptev Sea increases under the ice during summer (Aagaard and Roach, 1990).

Study of the conditions of suitability for habitat use requires the analysis of flow volatility regime, as water dynamics as well as bathymetry and topography clearly play a role in the distribution of cetaceans; however it seems that this influence is more indirect. Distribution patterns often exhibit a hierarchical structure for determining the influencing factors (Redfern et al., 2006).

These factors can directly affect the choice of habitats or are significant in terms of the adequacy of food for the beluga. It is presumed that environmental variables such as depth, circulation and bathymetry may have a strong influence on the spatial distribution of the beluga whale in the studied region.



Pic. 2. a) Interpretation of current directions in 4 depth intervals (Hass et al.) Movement of Laptev Sea Shelf Waters during the TRANSDRIFT II Expedition; b) The area of mass gathering of foraminifers in bottom sediments and mass and usual amount of sea bivalve *Portlandia arctica* (grey) on the bottom (Ipatov A., 2003).

The ranging patterns of open ocean cetaceans are influenced largely by oceanographic and physiographic features that influence the distribution of their prey.

Cetaceans, especially beluga whale (*Delphinapterus leucas*), display numerous anatomic and physiologic adaptations to life in a dense, three-dimensional medium. Beluga whales are known to perform seasonal migrations, although the migration paths of the animals inhabiting different seas have been poorly studied. It still remains unclear what environmental factors drive beluga whale distribution at both large and small scales in the Arctic and particularly, in the Laptev Sea. The population structure of this species is also very little known.

In the Laptev Sea it is found along most of the coast of the Severnaya Zemlya Islands to the New Siberian Islands. The beluga whale is most common in the southwestern part of the sea at the mouth of the Lena River. In New Siberian Islands beluga is found in the waters surrounding the islands of the East Siberian Sea. Whales enter most of the rivers in the summer months, for example, the Northern Dvina, Ob, Yenisei, Lena, Amur, and others. (Matishov, Ognetov, 2006) (pic. 2).

The ARSI data confirm that belugas occupy the Laptev Sea only in summer (Belikov and Boltunov 2002). The analysis is mainly based on the data collected by multi-year aerial reconnaissance of sea ice (ARSI). Data obtained by the drifting stations "North Pole", and questionnaire data are also included. Partial analysis of some of the data was done earlier (Belikov et al. 1982, 1984a, 1984b, 1989). These data do not allow us to speculate on the number and density of the species, but give a valuable range of multi-year observations, useful for illustrating the seasonal distribution and movements of belugas.

In the open ocean and animals are very dependent on ocean currents which bring food (colder currents) and provide passage. It is suggested that flow, depth and seabed structure are an influence on productivity and the distribution of vital prey species, which in turn encourage the aggregation of foraging cetaceans (Hui, 1979; Johnston et al., 2005).

The regions of dynamic frontal zones, characterized by aggregation of prey fish, are most probably found to the south-west and west of Kotelnyi and Belkovski islands, to the south of Zarya strait, northerly and southerly of Lena delta, the central part of the Sea, the central and eastern parts of Yana bay, traverse of Buhor-Hai. The latest suggestion has been proved by T-S observations during the expeditions of 1993-1994 (85% of coincidence). This is because mesoscale features, such as frontal zones and eddies, which are associated with enhanced productivity and are important to arctic apex predators as these features and processes often sustain local production through the pulsed resupply of nutrients (i.e., upwelling, frontal zone circulations, tidal mixing, and eddies).

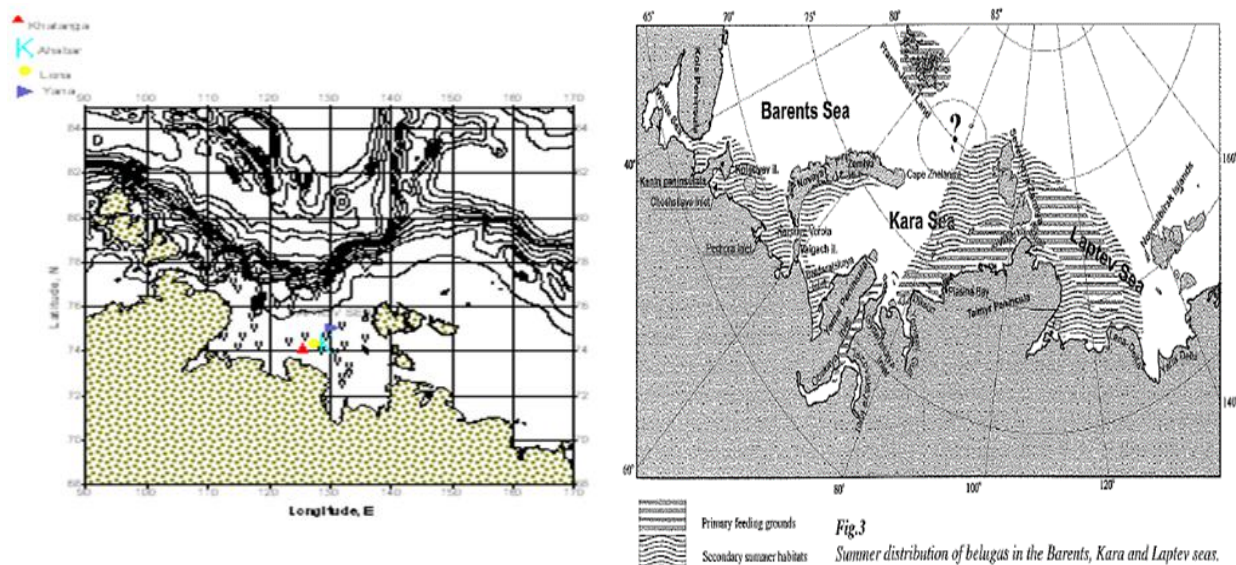


Рис. 3 – Летнее распределение белух в море Лаптевых (Болтунов Н., Беликов А., 2002).

Predictors explaining most of the occurrences signed to be proxies for primary production and dynamic fronts (chlorophyll and nutrients) and prey availability.

In case with the Laptev Sea predictors explaining most of the occurrences signed to be proxies for primary production and dynamic fronts. As assumed, these environmental variables such as depth, circulation and bathymetry and others may have a strong influence on the spatial distribution of the beluga whale in the Laptev Sea.

Currents play an important role in the formation of the hydrological regime of the sea. Currents determine the motion of water masses, heat, salts and suspended sediments, as well as ice drift. Tidal and wind-driven currents govern the variable characteristics of these substances over short time intervals, whereas constant currents determine their general motion in the macroscale process.

In this regard, the value of the adaptive characteristics of the white whale increases, since the white whale can use, for example, tides and currents when following fish ascending rivers. Key to these hydrodynamic improvements has been the *control of flow*.

Conclusions

Cetacean distribution, particularly beluga whale appearance in the Laptev Sea, mainly depend on oceanographic and other conditions, distance to sea ice edge because both relate to factors such as prey distribution, predation and others.

So, we can presume that flows characterized by maximum velocities are generally directed to the North-East – South-West for Khatanga, Lena and to North-South for those closer to the central part of the Laptev Sea (Yana, Anabar). The presence of thin peak cyclicity can be explained by wave process origin.

Beluga whale show a high degree of active and passive flow control and it physically can cope with flow variations in its migration routes, which highly depend on prey species routes, being in turn determined by flows and currents, dynamic fronts (chlorophyll and nutrients), depth, as well as the conditions of estuaries and the distance to the ice edge.

All stated above can suggest the species can be found with a high rate of probability in the south-western and south-eastern coastal waters of the Laptev Sea and can be noticed at the western shores of the Lyakhovsky, Kotelný islands. The characteristic features of inter-seasonal variations of flows are analyzed.

The results of statistical analysis of currents in an ice-free period (July-October) from ADCP buoy stations installed at the bottom suggest that synoptic variability of flow greatly contributes to the character of the prevailing circulation in summer; it also determines the direction stability of currents.

Integrated science projects, combined with input from the monitoring of "educated" sampling platforms such as whales, will greatly advance our understanding of the structure of Arctic marine ecosystems and the factors that control them. These continued efforts will help us to better understand the impact of a warmer Arctic on marine mammals. New genetic and chemical analysis methods are the most promising future research directions. These continued efforts will help us to better understand the impact of a warmer Arctic on marine mammals.

References

- Abramova, E.N.* (2003) Species composition, ecology, population structure and seasonal dynamics of zooplankton from tundra water basins in the Lena Delta. In: Russian-German Cooperation SYSTEM LAPTEV SEA: The Expedition LENA 2002. Reports on Polar and Marine Research, 466, pp. 93-100.
- Bauch D., Dmitrenko I., Kirillov S., Wegner C., Holemann J., Pivovarov S., Timokhov L., H. Kassens.* Exchange and residence time of southern Laptev Sea waters. – Continental Shelf Research 29 (2009) 1815-1820, journal homepage: www.elsevier.com/locate/csr.
- Barber D., Saczuk E., Richard P.*, Examination of Beluga-Habitat Relationships through the Use of Telemetry and a Geographic Information System. ARCTIC, Vol. 54, No. 3 (SEPTEMBER 2001) P. 305-316.
- Bearman P.W., Owen J.C.* 1998. Reduction of bluff-body drag and suppression of vortex shedding by the introduction of wavy separation lines. J Fluid Struct 12:123-130.
- Boltunov A.N. and S.E. Belikov.* 2002. Belugas (*Delphinapterus leucas*) of the Barents, Kara and Laptev seas. NAMMCO Sci. Publ. 4:149-168.
- Belikov S.E. and Boltunov A.N.* 2002. Distribution of cetaceans in the Russian Arctic according to observations from aerial reconnaissance of sea ice. NAMMCO Sci. Publ. 4:69-86.
- Belikov S.E.* 1985. Grenlandsky kit: nadezhdy na vosstanovleniye vida (The bowhead whale: hopes for the recovery of the species). Priroda 11: И 6-117. (In Russian)
- Belikov S.E., Boltunov A.N., Belikova T.P. and Gorbunov, Yu.A.* 1995. Sostavleniye serii kart po morskim mlekopitayushim i belomu medvedyu Rossiyskoy Arktiki [Preparation of a set of maps on distribution of marine mammals and polar bears in the Russian Arctic]. In: Theses of reports of the International conference on study and protection of marine mammals. Moscow, 5-6. (In Russian)
- Smith T.G.*, Marine Mammals as Oceanographic Sampling Platforms. Arctic. Vol. 54, No. 3 (September 2001) P. 350-355.
- Zacharchuk E.A.* Synoptic variability of sea level and currents in the seas circumambient of Northwest and Arctic coasts of Russia. Saint-Petersburg, 2008, P. 7-40.
- IBCAO (International Bathymetric Chart of the Arctic Ocean).
<http://www.nedc.noaa.gov/m/~lbathymetry/arctic/arctic>. Phrtomile. Lambert azimuthal equal-area projection.
- IBCAO (International Bathymetric Chart of the Arctic Ocean). Int. J. Earth Sciences, 2000, 89:563-568.
- Teledyne instruments:(www.rdinstruments.com)
<http://www.marinemammalscience.org/index.php?option=com>
www.nmfs.gov.

Наблюдения белух (*Delphinapterus leucus*) в Кандалакшском заливе

Андрианов В.В.¹, Лебедев А.А.¹, Лисицына Т.Ю.²

¹Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. акад. Н.П. Лаверова РАН, Архангельск

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

Абстракт

В течение 39-летнего периода мы изучали белух Белого моря. Белухи изучались, главным образом, в летнее время. Исследовались белухи Двинского, Мезенского, Онежского и Кандалакшского заливов. Выяснилось, что в Белом море белуха придерживается локальных мест обитания. Особенно это относится к самкам с детенышами. Тогда как самцы склонны к миграциям и переходам в смежные к участкам обитания самок с детенышами районы. В этих районах самцы охотятся на различные виды рыб.

Изучение белухи проводили в период летних сезонов в 1997, 2001-2006, 2011-2013 и 2016-2018 гг. с использованием маршрутных (судовых) и стационарных наблюдений по стандартной методике непрерывно в светлое время суток с использованием биноклей БПЦ5 8х30 М и YUKON 30х50, а также подзорной трубы (30х50). В 1986, 1987 гг. использовались авиа наблюдения.

Впервые мы наблюдали белух в Кандалакшском заливе летом 1979 г., когда Н.А. Перцов показал, что они проплывают в стороне острова Великий. Две белухи плыли в сторону вершины Кандалакшского залива, детенышей с ними не было. Излюбленное лакомство белух – беломорская сельдь. В Кандалакшском заливе водится несколько видов сельди. Белухи питаются также треской, навагой, камбалой, которых довольно много в Кандалакшском заливе. Белухи, наблюдаемые в Кандалакшском заливе, являются частью Соловецкого локального стада. Стадо составляет около 150 особей, из которых большая часть – самки с детенышами и меньшая часть – самцы. По-видимому, самцы и наблюдаются в Кандалакшском заливе. Показано, что основу стада белух семейные группы по 5–10 белух. Стадо белух состоит из разновозрастных группировок, которые состоят из семей. А основу социальной структуры локального стада составляет первичная семья, включающая самку и ее детенышей – годовалого детеныша и сеголетка. Каждая семья имеет свой участок деторождения, поэтому стадо и является локальным. Самцы, входящие в локальное стадо, выполняют репродуктивную и защитную функцию. Молодые самцы в возрасте 3–4 лет покидают стадо, а взрослые самцы приходят в стадо. Они взаимодействуют с молодыми самцами, которые обретают навыки стайного поведения: учатся охотиться за косяками рыб. В Кандалакшском заливе они охотятся группами по 5–6 животных, часть такой группы нам и довелось наблюдать.

Многолетними наблюдениями установлено, что белухи в Белом море, действительно, обитают локально. Из года в год поддерживается определенная численность белух в том или ином районе. Самки с детенышами больше привязаны к локальным участкам обитания, тогда как самцы совершают перемещения на смежные участки, где охотятся на различные виды рыб.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта ФАНО № № 0409-2015-0140 России, программы Президиума УрО РАН № 18-9-5-29, гранта РФФИ р_а № 17-45-290114.

Личинки морского паука *Nymphon brevirostre* Hodge, 1863: образ жизни и поведение

Богомолова Е.В.

МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

Жизненные циклы, развитие и репродуктивная биология большинства видов пикногонид изучены слабо. *Nymphon brevirostre* – обычный и даже массовый вид в верхней сублиторали Белого моря. Самцы, вынашивающие кладки, встречаются с сентября по апрель, личинки (первая постэмбриональная стадия) и постларвальные стадии 2-5 – с апреля по июль. Все постэмбриональные стадии *Nymphon brevirostre* обитают на колониях гидроидов *Obelia*. Молодь *Nymphon brevirostre* содержали в аквариуме, регулярно наблюдали и фотографировали, чтобы установить точное число линек и продолжительность каждой стадии. Личинка первого возраста у данного вида – это протонимфон (шестиногая личинка), в ходе дальнейшего анаморфного развития поочередно развиваются четыре пары ходильных ног.

Личинки первой стадии покидают кладки на ножках самцов и переходят к питанию на полипах *Obelia*. Личинки проникают в гидротек и с помощью хоботка всасывают ткани зооида, при этом только пальцы клешней хелифор и коготки личиночных ножек соприкасаются с полипом, вероятно, чтобы минимизировать контакт с нематоцитами. В одной гидротек могут находиться до трёх протонимфонов. Вплоть до 3-го возраста личинки питаются таким образом, и всё их тело целиком помещается в гидротек. По мере роста личинок задняя часть тела и развивающиеся ходильные ноги начинают выступать из гидротек, а к 5-му возрасту в ней помещается только головной отдел постличинки до основания первых ходильных ног.

В передвижении личинок по колониям *Obelia* задействован прядильный аппарат, расположенный в хелифорах. Секрет крупной двуклеточной прядильной железы выделяется в виде паутиной нити на кончике прядильного шипа. Личинки обматывают междоузлия побегов *Obelia* паутиными нитями, создавая сеть, по которой они и перемещаются, цепляясь клешнями и коготками личиночных ножек.

Линька обычно происходит, когда личинки находятся вне гидротек. Кутикула сбрасывается тремя фрагментами. Вначале сбрасывается экзувий с хелифор, оставаясь прикрепленным к перисарку паутиной нитью, личинка заново закрепляется на поверхности перисарка и совершает характерные периодические движения, чтобы сбросить оставшуюся часть экзувия с туловища и остальных конечностей.

Прядильный аппарат функционирует на протяжении 1-5 возрастов, после чего исчезает одновременно с редукцией провизорных локомоторных конечностей личинки, которые в дальнейшем замещаются пальцами и яйценосными ножками. Эти регрессивные явления происходят вместе с переходом к способу локомоции и питания, свойственному взрослым особям, и определяют начало ювенильной фазы развития.

Различные пути формирования гидрантов у текатных и атекатных гидроидных полипов

Большаков Ф.В.¹, Косевич И.А.²

¹МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Беломорская биологическая станция им. Н.А.Перцова

²МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

Колониальные гидроидные полипы представляют собой хорошие объекты для решения вопросов эволюционной морфологии. Тело колонии можно разделить на две основные части: базальную часть – стolon, который формирует ветвящуюся сеть на поверхности субстрата, и апикальную часть – побеги, отходящие от stolона, на которых расположены зооиды. Тело колониальных гидроидных полипов устроено по модульному принципу – на основе многократного повторения в их теле одинаковых структурных элементов (модулей). Число таких модулей в организме возрастает в течение всей его жизни, на основе циклического морфогенеза (Марфенин, 1993). Большинство Hydrozoa можно разделить на две основные группы – текатных и атекатных гидроидов. Основное отличие этих двух групп состоит в том, что у текатных гидроидных полипов всё тело колонии (столон и побеги) покрыто перисарком – твёрдым хитиновым внеклеточным матриксом. И только зооиды могут выступать за границу перисарка. У атекатных гидроидных полипов перисарком может быть покрыта только stolонная часть колонии и то не всегда. Зооиды всегда расположены открыто и не имеют защитных гидротек. Также обе группы имеют морфологические различия в организации колоний, строении и формировании гидрантов.

В настоящей работе мы анализировали процесс формирования гидрантов – от зачатка до окончания формирования щупалец и выхода гидранта из гидротекы на примере типичного текатного гидроида *Gonothyraea loveni* (Allman, 1859), типичного атекатного гидроида *Sarsia tubulosa* (M. Sars, 1835) и нетипичного текатного гидроидного полипа *Halecium halecinum* (L., 1758). Последний вид характеризуется редуцированной гидротекой. Эти морфологические особенности сближают этот вид с атекатными гидроидами. Кроме этого, развитие гидрантов имеет особенности, отличающие его от типичного для текатных гидроидов морфогенеза.

Формирование гидранта у текатных гидроидных полипов начинается с формирования верхушки роста, покрытой перисарком, на stolоне или побеге. По мере развития гидранта, одновременно с ним формируется гидротекка. Развитие типичного представителя Thecate на примере *Gonothyraea loveni* можно разделить на несколько стадий. В начале верхушка роста формирует зачаток, затем по мере развития в апикальной части зачатка начинается закладка щупалец. Щупальца закладываются вокруг гипостомы будущего гидранта. Закладка щупалец внешне похожа на почкование. Гастродерма, в небольших зонах, расположенных рядом друг с другом, по краям ротового диска начинает расти в апикальном направлении, формируя щупальце. Щупальца формируются до выхода гидранта из гидротекы. После завершения формирования щупалец гидрант прорывает гидротекку и на этом его развитие заканчивается.

Формирование гидранта у атекатных гидроидных полипов, имеет некоторое сходство с таковым у текатных полипов. Однако у атекат зооиды не имеют гидротекы. После формирования зачатка и достижения им определённых размеров на латеральной боковой стороне будущего полипа начинается закладка щупалец. Вначале, происходит постепенная концентрация клеток эпидермы в области, которая затем станет щупальцем. По достижении определённого числа клеток, начинается постепенное врастание гастродермы в эпидерму и окончательное формирование щупальца.

Halecium является представителем текатных гидроидных полипов. Однако, у него присутствует несколько морфологических отличий, которые отличают его от типичных представителей

группы Thecate. Гидрант в сформированном состоянии характеризуется сильно редуцированной гидротекой. Гидротека представляет собой небольшое блюдце, в которое полип не может втянуться, как у всех остальных текат. Причем гидротека не редуцируется в течение роста гидранта, а формируется редуцированной изначально. В результате гидрант, в сформировавшемся состоянии, внешне напоминает таковой у атекатных гидроидов. Однако, формирование самого гидранта очень сильно отличается от такого у обеих групп. Закладка щупалец происходит не только постепенным выселением гастродермы в направлении эпидермы, но ещё и параллельным врезанием самой эпидермы внутрь гидранта. При этом, несмотря на отсутствие гидротеки само формирование гидранта происходит под тонким слоем перисарка.

Полученные данные свидетельствуют, что формирование гидрантов текатных и атекатных гидроидных полипов имеют ряд сходных особенностей, независимых от наличия гидротеки. Но в случае с *Halecium* развитие гидрантов сильно отличается от представителей обеих групп и эти отличия больше, чем различия между самими группами.

Тайны беломорских ракообразных

Колбасов Г.А., Петрунина А.С., Прудковский А.А.

МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

Для целого ряда беломорских ракообразных остаются неизвестными интригующие подробности их жизненного цикла, наружной морфологии и анатомии. Прежде всего, это различные паразитические таксоны. Например, для ракообразных класса Tantulocarida – паразитов других бентосных ракообразных, не полностью расшифрован жизненный цикл, не изучена анатомия и не установлены родственные связи с другими Crustacea. Но наиболее загадочными остаются так называемые Y-личинки подкласса Facetotecta, встречающиеся в морском планктоне практически во всех морях, взрослые стадии которых до сих пор не найдены. Более ста лет назад Хансен (Hansen, 1899) проиллюстрировал пять различных типов науплиусов Y-личинок из районов Вест Индии, экваториальной Атлантики и бухты Киля. Впоследствии Y-науплиусы были отмечены для различных районов Атлантического, Тихого и даже Индийского океанов. Тело науплиуса Facetotecta состоит из передней части, покрытой дорсальным головным щитом и выступающей задней части. Кутикулярные гребни делят головной щит и заднюю часть на многочисленные дорсальные полигональные таблички. Много лет спустя была обнаружена пост-науплиальная личиночная стадия, названная Y-циприс (Bresciani, 1965). Тело Y-циприсовидной личинки состоит из цефалона, несущего 5-сегментные антеннулы с хватательным крюком, лабрум и видоизменённые головные придатки, торакса с 6 плавательными торакоподами и 2-4 сегментного абдомена, заканчивающегося большим тельсоном с фуркальными ветвями. Цефалон личинки несет на дорсальной стороне одностворчатый карапакс с развитыми кутикулярными гребнями.

Положение Y-личинок среди Crustacea долго оставалось неопределённым. Хансен (Hansen, 1899) рассматривал этих личинок как близкородственных к усоногим ракам Cirripedia, Брешиани (Bresciani, 1965) предполагал их близкое родство с мешкогрудыми раками Ascothoracida.

Вид *Hansenocaris itoi* был описан из Белого моря (Kolbasov, Høeg, 2003), считалось, что для этого вида полностью прослежено личиночное развитие, включающее 5 науплиальных и циприсовидную стадии (Kolbasov, Høeg, 2003). Личиночные стадии Facetotecta собирались нами в планктоне в апреле-июле 2018 на ББС МГУ. Было установлено, что Facetotecta, на самом деле, обладают, по крайней мере, 6 науплиальными стадиями. Кроме того, в лабораторных условиях воздействуя гормоном линьки (20-Hydroxyecdysone) на циприсовидную личинку, нам удалось индуцировать появление своеобразной червеобразной ювенильной стадии – ипсигона (*ypsigon*), которая была получена ранее лишь единожды (Glenner et al., 2008). Нами начаты исследования наружной морфологии и анатомии ларвальных стадий и ипсигона Facetotecta, а также молекулярно-генетический анализ этих ракообразных.

Благодарности

Проводимые исследования Facetotecta поддержаны грантом РФФИ 18-04-00624 А.

Список литературы

- Bresciani J. Nauplius “y” Hansen: Its distribution and relationship with a new cypris larva // Vidensk. Med. Dansk Naturh. For. – 1965. Vol. 128. – P. 245-258.
- Glenner H., Høeg J.T., Grygier M.J., Fujita Y. Induced metamorphosis in crustacean y-larvae: Towards a solution to a 100-year-old riddle // BMC Biology – 2008. – P. 6: 21.
- Hansen H.J. Die Cladoceren und Cirripeden der Plankton Expedition // Erg. Plankt. Exp. Humboldt Stif. – 1899. – T. 2(G, d), S.1 58. – pls. 1-4.
- Kolbasov G.A., Høeg J.T. Facetotectan larvae from the White Sea with the description of a new species (Crustacea: Thecostraca) // Sarsia – 2003. – 88. – P. 1-15.

История изучения, современный статус и практическое значение *Siboglinidae* как возможных индикаторов подводных месторождений углеводородов

Малахов В.В., Ганцевич М.М., Карасева Н.П., Римская-Корсакова Н.Н.

МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

Первый представитель сибоглинид был найден голландским исследовательским судном «Сибога» в морях Малайского архипелага и описан в 1914 г. под названием *Siboglinum weberi* французским зоологом Морисом Коллери, который обнаружил, что эти животные не имели ни рта, ни кишечника (Caullery, 1914). М. Коллери указывал на сходство найденных червей с полихетами Chaetopteridae и в то же время – с Hemichordata и Echinodermata. Вторым видом сибоглинид *Lamellisabella zachsi* был описан российским зоологом П.В. Ушаковым в 1933 г. к особому подсемейству в пределах одного из семейств полихет – Sabellidae (Uschakow, 1933). Однако, после изучения анатомии *L. zachsi* шведский зоолог К. Йоганссон пришел к выводу о том, что этот организм должен рассматриваться как представитель самостоятельного класса Pogonophora (Johansson, 1937). В 1944 г. К.В. Беклемишев установил новый тип животного царства Pogonophora (см. Беклемишев, 1944). В 1955 г. А.В. Иванов попытался стать автором нового типа, предложив для него название Brachiata (см. Иванов, 1955), но правила зоологического приоритета заставили его вернуться к названию Pogonophora (см. Иванов, 1960).

В 40–60-е годы XX века господствовало представление о родстве погонофор с полухордовыми и другими Deuterostomia (Caullery, 1944; Беклемишев, 1944, 1964; Dawydoff, 1948; Иванов, 1960 и др.), хотя некоторые зоологи отстаивали принадлежность погонофор к аннелидам (Ливанов, Порфирьева, 1962, 1965). Аннелидная природа погонофор долгое время не признавалась, и причина была проста: у всех исследованных червей был оторван задний конец тела. Из-за этого в составе тела погонофор различали три отдела: просому, метасому и мезосому, которые сопоставляли с хоботом, воротником и туловищем Hemichordata (см. Caullery, 1944, 1948; Беклемишев, 1944, 1964; Dawydoff, 1948; Иванов, 1960 и др.). Только в 1963 г. шведский зоолог М. Вебб обнаружил у живых погонофор опистосому, которая состоит из множественных сегментов, несущих щетинки (Webb, 1963, 1964).

В 1966 г. у побережья Калифорнии были обнаружены крупные бескишечные черви, которые были описаны шведским зоологом М. Веббом как *Lamellibrachia barhami* и отнесены к новому отряду Vestimentifera в составе типа Pogonophora (Webb, 1969). Позднее богатая фауна вестиментифер была открыта в гидротермальных оазисах в Тихом океане (Jones, 1980, 1985). М. Джонс возвел Vestimentifera в ранг типа наряду с типом Pogonophora (Jones, 1985). Вскоре была раскрыта тайна питания бескишечных червей. В клетках особого органа (трофосомы) у вестиментифер были найдены симбиотические хемоавтотрофные бактерии, окисляющие сероводород и обеспечивающие фиксацию двуокиси углерода в цикле Кальвина-Бенсона (Cavanaugh et al., 1981; Felbeck, 1981, 1985 и др.). Симбиотические хемоавтотрофные бактерии были также найдены в клетках медианного целомического мешка погонофор (Southward et al., 1981, 1986).

В 90-е годы XX века таксономический статус погонофор и вестиментифер стал драматически понижаться. Молекулярно-генетические исследования подтвердили принадлежность погонофор и вестиментифер к типу Annelida (см. Black et al., 1997; McHugh, 1997; Rousset et al., 2004; Halanuch, 2005 и др.). Таксономический ранг погонофор и вестиментифер от уровня самостоятельных типов понизился до уровня подсемейств внутри одного из семейств полихет: фельдмаршалов разжаловали в ефрейторы. Это абсолютно беспрецедентно для современной зоологии, в которой господствует тенденция повышения ранга таксонов.

По современным представлениям семейство Siboglinidae включает 4 подсемейства: Vestimentifera, Pogonophora (=Frenulata), Sclerolininae и Osedacinae (Hilario et al., 2011; Карасева и др., 2016). Подсемейство Vestimentifera включает крупных червей, достигающих размера 1,5 м при длине трубок до 2,5 м и более. В трофосоме вестиментифер обитают сульфид-окисляющие бактерии. Вестиментиферы обитают преимущественно на глубинах батии и абиссали в гидротермальных оазисах в Тихом океане, а также в районах холодных углеводородных просачиваний по всему Мировому океану. В состав подсемейства Pogonophora (=Frenulata) входят тонкие черви размером не более 25 см, но их длинные трубки достигают 1,5 м, хотя диаметр не превышает 2,5 мм. Они обитают на мягких грунтах по всему Мировому океану, преимущественно, на глубинах батии и абиссали, известно несколько сублиторальных видов. Большинство видов содержит сульфид-окисляющих симбионтов, только для одного вида (*Siboglinum poseidoni*) показано наличие метан-окисляющих бактерий. Подсемейство Sclerolininae включает тончайших волосовидных червей с диаметром трубки около 0,1-0,2 мм. Они обитают на кусках затонувшего дерева, веревках, встречаются на мягких грунтах. Представители подсемейства Sclerolininae содержат сульфид-окисляющих бактерий. В состав подсемейства Osedacinae входят черви, поселяющиеся на скелетах китов и других крупных позвоночных. Туловище представителей единственного рода *Osedax* несет корневидные выросты, проникающие вглубь костей. Черви рода *Osedax* имеют гетеротрофных симбиотических бактерий, окисляющих остающиеся в костях липиды.

Сибоглиниды, обитающие на мягких грунтах, как правило, связаны с районами углеводородных просачиваний, несмотря на то, что у подавляющего большинства видов имеются сульфид-окисляющие бактерии. Это объясняется микробным анаэробным окислением метана, сопряженным с сульфат-редукцией, в результате чего в местах углеводородных просачиваний генерируются высокие концентрации сероводорода в осадке (Joye et al., 2004; Omoregie et al., 2009). Сибоглиниды, обитающие в гидротермальных оазисах, поглощают все растворенные в воде газы через хорошо развитые щупальца. Сибоглиниды холодных углеводородных просачиваний обитают на мягких грунтах, их трубки глубоко погружены в осадок. Они поглощают сероводород не через щупальца, но непосредственно из толщи осадка сквозь рыхлые стенки трубки и покровы туловища (Julian et al., 1999; Freytag et al., 2001; Dattagupta et al., 2006). По этой причине сибоглиниды могут рассматриваться как возможные организмы-индикаторы высоких концентраций углеводородов в осадке, сопровождающих подводные месторождения нефти и газа.

Благодарности

Исследование поддержано грантом РФФИ, соглашение № 18-14-00141.

Список литературы

- Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Сов. наука. –1944. 492 с.
- Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука. – 1964. – Т. 1. Проморфология. 432 с. Т. 2. Органология. 446 с.
- Иванов А.В. О принадлежности класса Pogonophora к особому типу вторичноротых Brachiata A. Ivanov phyl. nov // Доклады АН СССР – 1955. – Т. 100. С. 595-596.
- Иванов А.В. Погонофоры // Фауна СССР. Новая сер. – 1960. – № 75. С. 1-271.
- Карасева Н.П., Римская-Корсакова Н.Н., Галкин С.В., Малахов В.В. Таксономия, географическое и батиметрическое распространение вестиментифер (Annelida, Siboglinidae) // Зоологический журнал. – 2016. – Т. 95. С. 624-659.
- Ливанов Н.А., Порфирьева Н.А. Об «аннелидной» гипотезе происхождения погонофор // Зоол. журн. – 1965. – Т. 44. № 2. С. 161-168.

- Ливанов Н.А., Порфирьева Н.А. Организация погонофор // Тр. О-ва естествоиспыт. Казанского университета. – 1962. – Т. 65. С. 102-120.
- Black M.B., Halanych K.M., Maas P.A.Y., Hoeh W.R., Hashimoto J. Molecular systematics of vestimentiferan tubeworms from hydrothermal vent and cold-water seeps // Mar. Biol. – 1997 – Vol. 130. P. 141–149.
- Caullery M. 1914. Sur les Siboglinidae, type nouveau d'invertebres recueilli par l' expedition du Siboga // C. r. Acad. Sci., Paris. – 1914. – T.158. P. 2014-2017.
- Caullery M. Siboglinum Caullery. Type nouveau d'invertebres d'affinites it preciser // Siboga Exped. Monogr. – 1944 – T. 25 bis. P.1-26.
- Cavanaugh C.M., Gardiner S.L., Jones M. L., Jannasch H.W., Waterbury J.B. Procaryotic cells in the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* Jones: Possible chemoautotrophic symbionts // Science. – 1981.–Vol. 213. P. 340-342.
- Dattagupta S., Miles L.L., Barnabei M.S., Fisher Ch.R. The hydrocarbon seep tubeworm *Lamellibrachia luymesii* primarily eliminates sulfate and hydrogen ions across its roots to conserve energy and ensure sulfide supply // J. Exp. Biol. – 2006. – Vol. 209. P. 3795-3805.
- Dawydoff K. Contribution a la connaissance de *Siboglinum* Caullery // Bull. Biol. France Belg. – 1948. – T.82. P. 141-163.
- Felbeck H. Chemoautotrophic potential of the hydrothermal vent tube worm, *Riftia pachyptila* Jones (Vestimentifera) // Science. – 1981.– Vol. 213. P. 336-338.
- Felbeck H. CO₂ fixation in the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* (Jones) // Physiol. Zool. – 1985. – Vol. 53. P. 272-281.
- Freytag J. K., Girguis P.R., Bergquist D.C., Andras J.P., Childress J. J., Fisher Ch. R. A paradox resolved: Sulfide acquisition by roots of seep tubeworms sustains net chemoautotrophy // PNAS. – 2001. – Vol. 98. P. 13408-13413.
- Halanych K. M. Molecular phylogeny of siboglinid annelids (a.k.a. pogonophorans): a review // Hydrobiologia. 2005. Vol. 535. P. 297-307.
- Hilario A., Capa M., Dahlgren T.G., Halanych K.M., Little C.T. S., Thornhill D.J., Verna C., Glover A.G. New Perspectives on the Ecology and Evolution of Siboglinid Tubeworms // PLoS ONE. – 2011. – Vol.6. P.1-13.
- Johansson K. E. Uber *Lamellisabella zachsi* und ihre systematische Stellung // Zool. Anz. –1937. – B.117. S. 23-26.
- Jones M. L. On the Vestimentifera, new phylum: Six new species and other taxa from hydrothermal vents and elsewhere // Bull. Biol. Soc. Wash. – 1985. – Vol. 6. P. 117-158.
- Jones M. L. *Riftia pachyptila*, new genus, new species, the vestimentiferan worm from the Galapagos rift geothermal vents (Pogonophora) // Proc. Biol. Soc. Wash. –1980.– Vol. 93. № 4. P.1295-1313.
- Joye S.B., Boetius A., Orcutt B.N., Montoya J.P., Schulz H.N., Erickson M.J., Lugo S. K. The anaerobic oxidation of methane and sulfate reduction in sediments from Gulf of Mexico cold seeps. Chemical Geology – 2004. – Vol. 205. P. 219-238.
- Julian D., Gaill F., Wood E., Arp A.J., Fisher C.R. Roots as a site of hydrogen sulphide uptake in the hydrocarbon seep vestimentiferan *Lamellibrachia* sp. // J. Exp. Biol. – 1999. – Vol. 202. P. 2245-2257.
- McHugh D. Molecular evidence that echiurans and pogonophorans are derived annelids // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1997. – Vol. 94. P. 8006-8009.
- Omorgie E.O., Niemann Y., Mastalerz V., de Lange G.J., Stadnitskaiya A., Mascle J., Foucher J.-P., Boetius A. Microbial methane oxidation and sulfate reduction at cold seeps of the deep Eastern Mediterranean Sea // Marine Geology – 2009. – Vol. 261. P. 114-127.

- Rousset V., Rouse G.W., Siddall M.E., Tillier A., Pleijel F. The phylogenetic position of Siboglinidae (Annelida) inferred from 18S rRNA, 28S rRNA and morphological data // Cladistics. – 2004.– Vol. 20. P. 518-533.
- Southward A.J., Southward E.C., Dando P.R., Barrett R.L., Ling R. Chemoautotrophic function of bacterial symbionts in small Pogonophora // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. – 1986.– Vol. 64. P. 415-437.
- Southward A.J., Southward E.C., Dando P.R., Rau G.H., Felbeck H. Bacterial symbionts and low $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in tissues of Pogonophora indicate unusual nutrition and metabolism // Nature – 1981. – Vol. 293. P. 616-620.
- Ushakow P. W. Eine Neue Form aus der Familie Sabellidae (Polychaeta) // Zool. Anz. – 1933. – B. 104. S. 205-208.
- Webb M. *Siboglinum fiordicum* sp. nov. (Pogonophora) from the Raunefjord, Western Norway // Sarsia –1963. – B. 13. P. 33-44.
- Webb M. The posterior extremity of *Siboglinum fiordicum* (Pogonophora) // Sarsia – 1964. – Vol. 15. P. 33-36.

History of study, current status and practical significance of Siboglinidae as possible indicators of underwater hydrocarbon deposits

Malakhov V.V., Gantsevich M.M., Karaseva N.P., Rimskaya-Korsakova N.N.

M.V. Lomonosov Moscow State University

The first representative of siboglinids was found by the Dutch research vessel "Syboga" in the seas of the Malay archipelago and described in 1914 under the name of *Siboglinum weberi* by French zoologist Maurice Kolleri, who found that these animals had neither mouth, nor gut (Caullery, 1914). M. Collery pointed to the similarities of found worms with Chaetopteridae polychaetes and at the same time – with Hemichordata and Echinodermata. A second kind of siboglinides *Lamellisabella zachsi* was described by the Russian zoologist V. P. Ushakov in 1933 and was assigned to a special subfamily within one of the families of polychaetes – Sabellidae (Uschakow, 1933). However, after studying *L. zachsi* anatomy the Swedish zoologist K. Johansson came to the conclusion that this organism should be considered as a representative of the independent class Pogonophora (Johansson, 1937). In 1944 K. V. Beklemishev established a new type of animal Kingdom Pogonophora (see Beklemishev, 1944). In 1955 Ivanov tried to become the author of a new type, suggesting the name Brachiata for it (see Ivanov, 1955), but the rules of priority in zoology forced him to return to the name Pogonophora (see Ivanov, 1960).

In the 40-60-ies of the twentieth century the idea of pogonophores relationship with the semi-chords and other Deuterostomia (Cauller, 1944; Beklemishev, 1944, 1964; Dawydoff, 1948; Ivanov, 1960, etc.) was dominated, although some zoologists defended the belonging of pogonophors to annelids (Livanov, Porphyrieva, 1962, 1965). The annelid nature of pogonophors has not been recognized for a long time, and the reason was simple: all studied worms had the back end of the body turn off. Because of these three divisions of body composition in pogonophors was distinguished: prosoma, metasoma and mesosoma, which was compared with trunk, collar and body in Hemichordata (see Caullery, 1944, 1948; Beklemishev, 1944, 1964; Dawydoff, 1948; Ivanov, 1960, et al.). Only in 1963 the Swedish zoologist M. Webb discovered opistosoma in living pogonophors, which consists of multiple segments bearing chaetes (Webb, 1963, 1964).

In 1966 large gutless worms were found near the coast of California, which were described by Swedish zoologist M. Webb as *Lamellibrachia barhami* and assigned to the new order Vestimentifera inside the type of Pogonophora (Webb, 1969). Later the rich vestimentiferans fauna was discovered in hydrothermal oases in the Pacific Ocean (Jones, 1980, 1985). M. Jones elevated Vestimentifera to the rank of type along with the type of Pogonophora (Jones, 1985). It was soon revealed the secret power gutless worms feeding. In the cells of the special authority (trophosome) of vestimentiferans chemoautotrophic symbiotic bacteria were found that oxidize hydrogen sulfide and ensure retention of carbon dioxide in the Calvin-Benson cycle (Cavanaugh et al., 1981; Felbeck, 1981, 1985, et al.). Symbiotic chemoautotrophic bacteria have also been found in the cells of the median celomic bag of pogonophors (Southward et al., 1981, 1986).

In 90-es of the twentieth century the taxonomic status of pogonophors and vestimentiferans began to decrease dramatically. Molecular genetic studies confirmed the identity of pogonophors and vestimentiferans to the Annelida type (see Black et al., 1997; McHugh, 1997; Rousset et al., 2004; Halanych, 2005, et al.). The taxonomic rank of pogonophors and vestimentiferans decreased from the level of independent types to the level of subfamilies within one of the polychaete families: field marshals were demoted to corporals. This is absolutely unprecedented for modern zoology, which is dominated by the tendency to increase the rank of taxa.

According to modern concepts, the Siboglinidae family includes 4 subfamilies: Vestimentifera, Pogonophora (=Frenulata), Sclerolinae and Osedacinae (Hilario et al., 2011; Karaseva et al., 2016). The subfamily Vestimentifera includes large worms, reaching the size of 1.5 m with a length of tubes up to 2.5 m or more. Vestimentiferan trophosome is inhabited by sulfide-oxidizing bacteria. Vestimentiferans

live mainly in the depths of batial and abyssal in hydrothermal oases in the Pacific Ocean, as well as in areas of cold hydrocarbon seeps throughout the world ocean. The composition of the subfamily Pogonophora (=Frenulata) consists of thin worms not larger than 25 cm, but their long tubes reach 1.5 m, but their diameter does not exceed 2.5 mm. They inhabit soft soils throughout the World ocean, mostly at depths of batial and abyssal, several subtidal species are known. Most species have sulfide-oxidizing symbionts, only one species (*Siboglinum poseidoni*) shows the presence of methane-oxidizing bacteria. Subfamily Sclerolininae includes the thinnest hair-like worms with a tube diameter of about 0.1-0.2 mm. They live on pieces of sunken wood, ropes, are also found on soft soils. Representatives of the subfamily Sclerolininae have sulfide-oxidizing bacteria. The subfamily Osedacinae includes worms that settle on whales skeletons and other large vertebrates. The body of representatives of a single genus *Osedax* carries tapered outgrowths that penetrate deep into bones. Worms of the genus *Osedax* have heterotrophic symbiotic bacteria that oxidize lipids remaining in bones.

Siboglinidae living on soft soils are usually associated with areas of hydrocarbon seeps in spite of the fact that the vast majority of species have sulfide-oxidizing bacteria. This is due to the microbial anaerobic oxidation of methane associated with sulfate reduction, resulting in high concentrations of hydrogen sulfide in the sediment at hydrocarbon seepage sites (Joye et al., 2004; Omoregie et al., 2009). Siboglinidae that live in hydrothermal oases absorb all dissolved gases through well-developed tentacles. Siboglinidae of cold hydrocarbon seeps live on soft soils, their tube are emerged deeply into the sediment. They absorb hydrogen sulfide not by tentacles but directly from the sediment depth through the loose walls of the tube and body coverings (Julian et al., 1999; Freytag et al., 2001; Dattagupta et al., 2006). For this reason Siboglinidae can be considered as possible organisms-indicators of high concentrations of hydrocarbons in the sediment accompanying underwater oil and gas fields.

The study was supported by RSF grant, agreement No. 18-14-00141.

References

- Beklemishev V.N. Basics of comparative anatomy of invertebrates. M.: Sov. science. –1944. 492 p. (In Russian)
- Beklemishev V. N. Basics of comparative anatomy of invertebrates. M.: Science. – 1964. – Vol. 1. Pro-morphology. 432 p. T. 2. Organology. 446 p. (In Russian)
- Ivanov A.V. About the ownership of the class Pogonophora to a special type of Deuterostomia
A. Ivanov phys. nov // Reports of the USSR Academy of Sciences. –1955. – Vol. 100. P. 595–596. (In Russian)
- Ivanov A.V. Pogonophora // Fauna SSSR. New series. 1960. – №75. C. 1-271. (In Russian)
- Karaseva N.P. Rimskaya-Korsakova N.N., Galkin S.V., Malakhov V.V. Taxonomy, geographic and bathymetric distribution of vestimentiferans (Annelida, Siboglinidae) // Zool. – 2016. – Vol. 95. C. 624-659. (In Russian)
- Livanov N.A. Porfiryeva N. About "annelide" hypothesis of the pogonophora origin // in Russian Journal of Zoology – 1965. – Vol. 44. No. 2. P. 161-168. (In Russian)
- Livanov N.A. Porfiryeva N. Organization of pogonophors // Proc. of Sci. Com. of Kazan University. – 1962. – Vol. 65. P. 102-120. (In Russian)
- Black M.B., Halanych K.M., Maas P.A.Y., Hoeh W.R., Hashimoto J. Molecular systematics of vestimentiferan tubeworms from hydrothermal vent and cold-water seeps // Mar. Biol. – 1997 – Vol. 130. P. 141–149.
- Caullery M. 1914. Sur les Siboglinidae, type nouveau d'invertébrés recueilli par l' expedition du Siboga // C. r. Acad. Sci., Paris. – 1914. – T.158. P. 2014-2017.
- Caullery M. Siboglinum Caullery. Type nouveau d'invertébrés d'affinités à préciser // Siboga Exped. Monogr. – 1944 – T. 25 bis. P. 1-26.
- Cavanaugh C.M., Gardiner S.L., Jones M. L., Jannasch H.W., Waterbury J.B. Prokaryotic cells in the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* Jones: Possible chemoautotrophic symbionts // Science. – 1981.–Vol. 213. P. 340-342.

- Dattagupta S., Miles L.L., Barnabei M.S., Fisher Ch.R. The hydrocarbon seep tubeworm *Lamellibrachia luymesii* primarily eliminates sulfate and hydrogen ions across its roots to conserve energy and ensure sulfide supply // J. Exp. Biol. – 2006. – Vol. 209. P. 3795-3805.
- Dawydoff K. Contribution a la connaissance de *Siboglinum* Caullery // Bill. Biol. France Belg. – 1948. – T. 82. P. 141-163.
- Felbeck H. Chemoautotrophic potential of the hydrothermal vent tube worm, *Riftia pachyptila* Jones (Vestimentifera) // Science. – 1981. – Vol. 213. P. 336-338.
- Felbeck H. CO₂ fixation in the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* (Jones) // Physiol. Zool. – 1985. – Vol. 53. P. 272-281.
- Freytag J. K., Girguis P.R., Bergquist D.C., Andras J.P., Childress J. J., Fisher Ch. R. A paradox resolved: Sulfide acquisition by roots of seep tubeworms sustains net chemoautotrophy // PNAS. – 2001. – Vol. 98. P. 13408–13413.
- Halanych K. M. Molecular phylogeny of siboglinid annelids (a.k.a. pogonophorans): a review // Hydrobiologia. 2005. Vol. 535. P. 297–307.
- Hilario A., Capa M., Dahlgren T.G., Halanych K.M., Little C.T. S., Thornhill D.J., Verna C., Glover A.G. New Perspectives on the Ecology and Evolution of Siboglinid Tubeworms // PLoS ONE. – 2011. – Vol. 6. P. 1-13.
- Johansson K.E. Uber *Lamellisabella zachsi* und ihre systematische Stellung // Zool. Anz. – 1937. – B.117. S. 23-26.
- Jones M.L. On the Vestimentifera, new phylum: Six new species and other taxa from hydrothermal vents and elsewhere // Bull. Biol. Soc. Wash. – 1985. – Vol. 6. P. 117-158.
- Jones M. L. *Riftia pachyptila*, new genus, new species, the vestimentiferan worm from the Galapagos rift geothermal vents (Pogonophora) // Proc. Biol. Soc. Wash. – 1980. – Vol. 93. № 4. P.1295-1313.
- Joye S.B., Boetius A., Orcutt B.N., Montoya J.P., Schulz H.N., Erickson M.J., Lugo S. K. The anaerobic oxidation of methane and sulfate reduction in sediments from Gulf of Mexico cold seeps. Chemical Geology – 2004. – Vol. 205. P. 219-238.
- Julian D., Gaill F., Wood E., Arp A.J., Fisher C.R. Roots as a site of hydrogen sulphide uptake in the hydrocarbon seep vestimentiferan *Lamellibrachia* sp. // J. Exp. Biol. – 1999. – Vol. 202. P. 2245-2257.
- McHugh D. Molecular evidence that echiurans and pogonophorans are derived annelids // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1997. – Vol. 94. P. 8006-8009.
- Omereglio E.O., Niemann Y., Mastalerz V., de Lange G.J., Stadnitskaiya A., Mascle J., Foucher J.-P., Boetius A. Microbial methane oxidation and sulfate reduction at cold seeps of the deep Eastern Mediterranean Sea // Marine Geology – 2009. – Vol. 261. P. 114-127.
- Rousset V., Rouse G.W., Siddall M.E., Tillier A., Pleijel F. The phylogenetic position of Siboglinidae (Annelida) inferred from 18S rRNA, 28S rRNA and morphological data // Cladistics. – 2004. – Vol. 20. P. 518-533.
- Southward A.J., Southward E.C., Dando P.R., Barrett R.L., Ling R. Chemoautotrophic function of bacterial symbionts in small Pogonophora // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. – 1986. – Vol. 64. P. 415-437.
- Southward A.J., Southward E.C., Dando P.R., Rau G.H., Felbeck H. Bacterial symbionts and low ¹³C/¹²C ratios in tissues of Pogonophora indicate unusual nutrition and metabolism // Nature – 1981. – Vol. 293. P. 616-620.
- Ushakov P.W. Eine Neue Form aus der Familie Sabellidae (Polychaeta) // Zool. Anz. – 1933. – B. 104. S. 205-208.
- Webb M. *Siboglinum fiordicum* sp. nov. (Pogonophora) from the Raunefjord, Western Norway // Sarsia – 1963. – B. 13. P. 33-44.
- Webb M. The posterior extremity of *Siboglinum fiordicum* (Pogonophora) // Sarsia – 1964. – Vol. 15. P. 33-36.

Гидроидные «автоматы» – пример самоорганизации модульного организма

Марфенин Н.Н.

МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

Резюме

Цель исследования состоит в описании механизмов самоорганизации у колониальных гидроидов, которые относятся к модульным организмам. Задача состоит в определении способности распределительной системы перемещать частицы пищи на большие расстояния (соотносительно размеров колониального организма), хотя гидроплазматические течения внутриполостной жидкости создаются множеством неупорядоченных пульсаторов, действующих как самостоятельные автоматы.

Основной метод исследования – микровидеорегистрация пульсаций тела колониального организма, его роста и перемещения частиц в гастроваскулярной полости. Дополнительный метод состоит в визуальном сканировании перемещения частиц в полости ценосарка. Анализ данных основан на совокупности количественных показателей и индексов, разработанных ранее (Marfenin, 2015), выводимых из трех первичных показателей, измеряемых каждые полминуты в течение двух и более часов: величине просвета столона, скорости перемещения частиц в полости столона, амплитуде ростовых пульсаций апекса столона. Второй метод: визуальное отслеживание перемещения частиц по столону. Третий метод: регулярное определение направления перемещения гидроплазмы в каждом модуле столона. Четвертый метод: расчет величин рабочих объемов пульсаторов (т.е. разницы между максимальным и минимальным объемами) и производных от них протяженностей течений из пульсаторов в зависимости от величины просвета столона.

Установлено расхождение данных непосредственного сканирования перемещения частиц и вычисленной протяженности течений на основе данных локальной цейтраферной видеосъемки. С помощью непосредственных наблюдений за перемещением частиц установлено, что сплошные течения гидроплазмы могут охватывать до десяти модулей столона, и распространяться безостановочно на протяжении всей длины небольшой колонии. Однако, согласно результатам расчета протяженности однонаправленных течений, они не превышают двух модулей в столоне. Это противоречие подтверждает гипотезу о том, что сплошное течение состоит из совокупности локальных течений и должно быть обусловлено гидравлическим согласованием независимых пульсаций, генерирующих течения внутри модульного организма. Распределительная система, таким образом, функционирует как совокупность автоматов, вступающих во взаимодействие друг с другом, и может быть использована как натурная биологическая модель самоорганизации децентрализованной системы.

Введение

Цель данной статьи состоит в обобщении ранее выявленных механизмов самоорганизации распределительной системы у колониальных гидроидов. Задача состоит в том, чтобы определить, насколько децентрализованная распределительная система эффективна, т.е. способна быстро перемещать частицы в пределах всего колониального организма, несмотря на разрозненность двигателей, и от каких параметров это зависит.

Наше исследование интеграции колониальных гидроидов началось более 40 лет назад и осуществлялось на ББС имени Н.А.Перцова. Часть результатов была изложена ранее (Марфенин, 1993), затем появились новые работы (Бурыкин, 2010, 2013, и др.). Наконец, в последнее десятилетие, благодаря применению новых методов, удалось изучить механизмы самоорганизации на более высоком уровне (Марфенин, 2016; Marfenin, Dementyev, 2017, Марфенин, Дементьев, 2017). Несмотря на специфику объекта исследования, столь необычного за пределами зоологии беспозвоночных, интерес к моделированию саморегуляции на колониальных гидроидах постепенно возрастает, а результаты используют в других науках (Олескин, 2018; Notov, 2017).

Исследование самоорганизации сложных систем – одно из приоритетных и непростых направлений современной науки. Под самоорганизацией понимается взаимодействие частей, составляющих одно целое, приводящее к поддержанию или усилению целостности, а также соответствия его характеристик условиям существования. Понятие самоорганизации относится и к функционированию различных устройств созданных людьми, означая способность этих устройств работать не только по заданным конструкторами строго определенным последовательностям действий, но и по иным последовательностям, возникающим в процессе свободного взаимодействия частей для решения поставленных задач. Обычно самоорганизацию изучают на математических моделях или на материальных носителях, вступающих во взаимодействие друг с другом. Самоорганизацию биологических систем также пытаются описывать, но успешных примеров все еще мало, т.к. определить равноценные части и проследить взаимодействие между ними оказывается сложно.

В колониальных гидроидах просто выделить равноценные части и возможно проследить взаимодействие между ними. Гидроиды относятся к типу модульных организмов и состоят из множества однотипных частей нескольких разновидностей, например у гидроидов из: гидрантов, побегов, верхушек роста столонов и побегов (Косевич, 2008). Модули в столонах – участки между соседними побегами. Взаимодействие между всеми составляющими, в основном, ограничено общей гастроваскулярной полостью, заполненной гидроплазмой, в которой содержатся частицы полупереваренной пищи. Транспортировка пищи из гидрантов в другие места колониального организма осуществляется посредством перемещения гидроплазмы, вызываемых пульсациями гидрантов и терминальных участков побегов и столонов (Карлсен, Марфенин, 1984; Марфенин, 1985; Бурыкин, 2010). Взаимодействие между ними может осуществляться только гидравлически за счет изменения внутреннего давления в гастроваскулярной полости, когда одни «пульсаторы» сокращаются, а другие в то же время расслабляются. Такой план строения, действительно, подобен конструкции из множества «автоматов», функционирование которых не задается из центра управления.

Материал и методы

В наших исследованиях, в основном, использованы колониальные гидроиды *Gonothyrea loveni* (Allman, 1859) и *Dynamena pumila* (L., 1758), принадлежащих к двум семействам подкласса Hydroidolina, отличающихся высокоорганизованным строением. Методы культивирования и видеорегистрации роста столонов и побегов, пульсаций ценосарка, перемещения частиц в гастроваскулярной полости описаны в предыдущих статьях (Марфенин, 2016, Марфенин, Дементьев, 2017, Marfenin, Dementiev, 2017).

Нами был разработан метод количественного анализа первичных данных, позволяющий из нескольких первичных показателей выводить почти два десятка вторичных, отражающих особенности роста и состояние распределительной системы. К первичным показателям относятся: 1) продольные ростовые пульсации; 2) поперечные пульсации ценосарка; 3) скорость и направление сдвига частиц в гастроваскулярной полости ценосарка за 1 сек. Вторичные показатели и индексы, выводимые из первичных, представлены в статьях (Марфенин, Дементьев, 2017, Marfenin, Dementyev, 2017).

Результаты

Пульсаторы. У гидроидов пульсируют все части тела, но с различной амплитудой. Наиболее заметны пульсации гидрантов, но кроме них активно пульсируют дистальные участки ценосарка растущих побегов и столонов. При ускоренном воспроизведении микровидеозаписи видно, что верхушки роста столонов и побегов пульсируют продольно, а поперек наиболее выражено пульсируют ближайшие к верхушкам роста участки ценосарка. Вдали от верхушек роста ценосарк пульсирует с наименьшей амплитудой, что выглядит как слабые подергивания при ускоренном воспроизведении цейтраферной микровидеозаписи (рис.1).

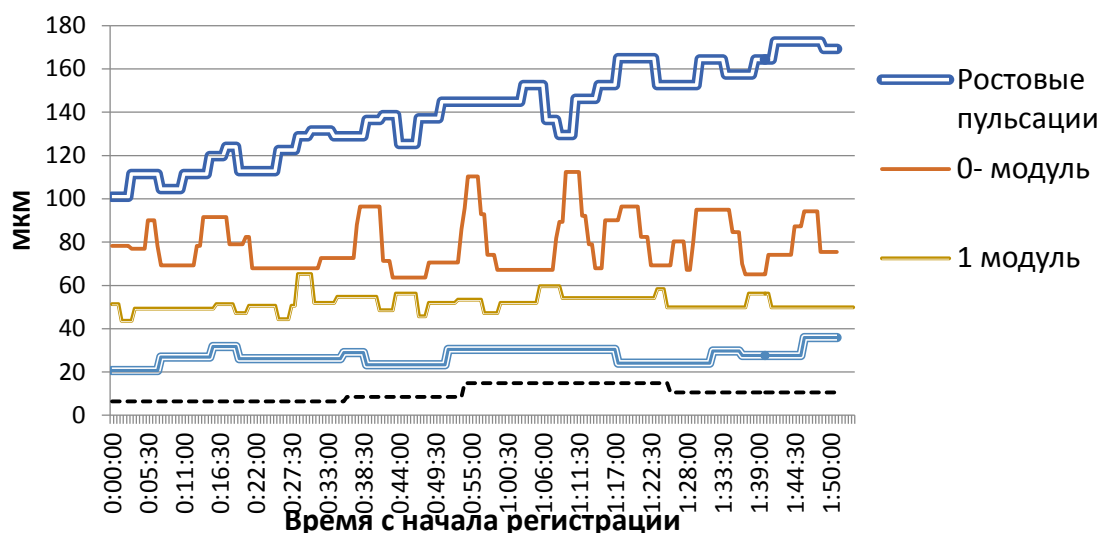


Рис. 1. Соотношение амплитуд пульсаций столона: ростовые и латеральные (по модулям). Колония № D.p. 2-4 (2017). Для разделения графиков друг от друга к исходным значениям добавлено: 0 модуль (+40), 1 модуль (+20), 3 модуль (+10), 4 модуль (-20) мкм.

Пульсации частей тела колониального организма вызывают и обусловлены перемещениями гидроплазмы. Сжатие активно, а расширение ценосарка пассивно. При сжатии участка ценосарка или некоторых гидрантов возникают гидроплазматические течения (ГПТ), направленные в другие места, где возможно расширение ценосарка или зооидов, находящихся в фазе расслабления. Насколько протяженны такие ГПТ? Могут ли они перенести частички пищи из одного конца колонии в другой? Для ответа на эти вопросы надо проследить движение частиц или рассчитать возможность переноса математически.

Отслеживая перемещения групп частиц в полупрозрачном столоне, было установлено, что протяженность траекторий их движения может быть значительной — до десятка модулей (Карлсен, Марфенин, 1984; Марфенин, Дементьев, 2017). Другим способом можно точно определить протяженность однонаправленного ГПТ. Для этого регулярно с интервалом в полминуты или минуту сканируют стolon колонии под микроскопом, отмечая в каждом модуле состояние гидроплазмы: покой или направление движения. В колониях с протяженностью столона до 50 мм (включающих 10 – 15 побегов) однонаправленное ГПТ может охватывать всю длину столона (Марфенин, Дементьев, 2017). Такие пронизывающие колонию ГПТ периодичны, но со значительными паузами вплоть до получаса, зависящими от условий содержания гидроида. Обнаружить их при непродолжительных наблюдениях не удастся. Необходимы наблюдения в течение одного, а лучше двух часов.

Третий, расчетный метод основан на определении т.н. «рабочего объема» (РО), т.е. разницу объемов пульсатора между фазами расширения и сжатия. РО были рассчитаны для гидрантов и терминальных участков побегов и столонов, включающих верхушку роста, а также нулевой и первый модули совместно. Зная величину РО и среднюю площадь сечения гастроваскулярной полости в ценосарке за пределами пульсатора, можно рассчитать протяженность однонаправленного ГПТ, исходящего или входящего в гидрант или терминальный пульсатор. Оказалось, что у *D. pumila* пульсации гидрантов и терминальных участков побегов и столонов продуцируют ГПТ протяженностью не более 6 мм, что эквивалентно двум модулям столона. Рассчитать протяженность ГПТ можно и четвертым способом: сумма определенных через каждую секунду однонаправленных скоростей перемещения частиц в ценосарке фактически означает протяженность ГПТ. И в этом случае однонаправленное локальное ГПТ может распространиться всего на 1-2 модуля.

Совмещая результаты непосредственных наблюдений за перемещением частиц в столоне колонии *D. pumila* и расчетные данные мы приходим к предположению о том, что магистральное

ГПТ должно состоять из серии локальных, т.к. каждое отдельное ГПТ небольшое, а наблюдаемое сплошное протяженное ГПТ состоит из последовательной цепочки локальных течений (Марфенин, Дементьев, 2017). Это подтверждает наше обобщение, сделанное ранее, но теперь уже с помощью точных измерений (рис.2).

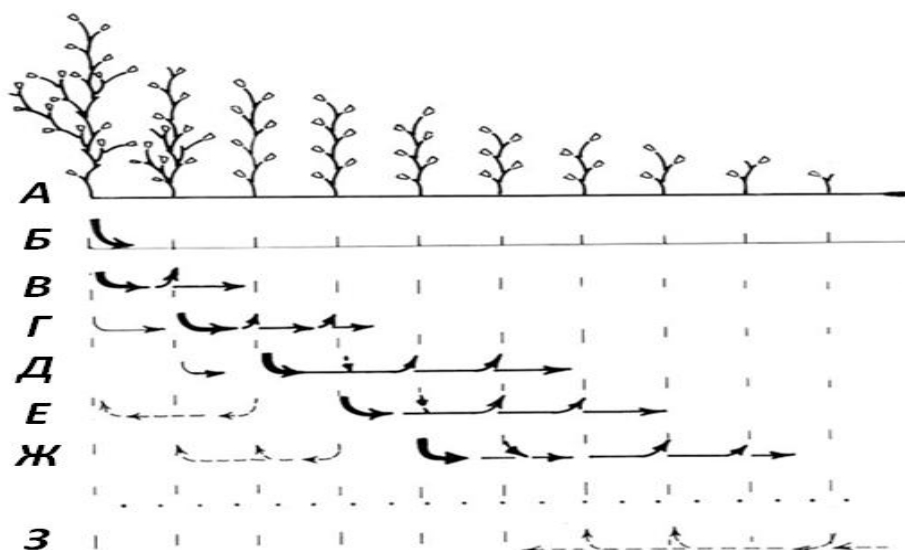


Рис. 2. Порядок перемещения гидроплазмы в однонаправленном протяженном течении в колонии *Obelia longissima*, состоящей из одного столона с побегами. Обозначения. А – схема колонии; Б-З – последовательные этапы перемещения гидроплазмы (по: Марфенин, 1993).

Обсуждение результатов

Способ самоорганизации при транспортировке пищевых частиц в гидроплазме по столону у колониальных гидроидов впервые был изучен 30 лет назад единственным имеющимся в то время в распоряжении исследователей способом – непосредственными наблюдениями за перемещениями частиц в гастроваскулярной полости (Карлсен, Марфенин, 1984, Марфенин, 1985). При всем богатстве получаемой таким способом информации этот метод остается недостаточно совершенным. В 1986 г. был разработан и апробирован метод описания ГПТ по динамике скорости перемещения частиц в стационарном местерегистрации (без сканирования вдоль столона) во время продолжительных видеонаблюдений или с использованием микрокино съемки. Сейчас на смену громоздкой микрокино съемки пришел намного более совершенный метод видеорегистрации. Стало возможно проверить теорию гидравлической саморегуляции. Суть ее в том, что взаимодействие между пульсаторами с большим «рабочим объемом» может осуществляться только гидравлически за счет изменения внутреннего давления в гастроваскулярной полости, когда одни пульсаторы сокращаются, а другие в то же время расслабляются (Марфенин, 1993). Согласно представленным выше данным, протяженность локальных ГПТ, обычно, не превышает двух модулей столона при том, что суммарное ГПТ, складывающееся из локальных, значительно протяженнее вплоть до десяти и более модулей. Поскольку суммарные ГПТ, называемые магистральными, возникают регулярно с определенным периодом (Марфенин, Дементьев, 2017), следовательно, составляющие их локальные ГПТ возникают в определенной последовательности – по цепочке. Такой порядок, как теперь становится ясно, определяется соотношением фаз сжатия, релаксации и расширения. Воздействие сжимающихся пульсаторов на расслабляющиеся в значительной мере неопределенно, что следует из двух обстоятельств. Во-первых, повышение давления в полости колониального организма одновременно затрагивает не один, а множество пульсаторов, находящихся на разных этапах цикла сжатия-расслабления и, следовательно, готовых к расширению неодинаково. По мере поступления гидроплазмы в одни пульсаторы, давление может ослабевать. Тогда в другие пульсаторы, все еще находящиеся на стадии завер-

шения релаксации, потоки гидроплазмы не пойдут. Во-вторых, сам ценосарк эластичен, т.е. «трубки», соединяющие пульсаторы между собой, способны к растяжению в разной степени, в зависимости от местоположения участка, что может снижать внутриполостное давление, причем неодинаково в разных местах системы, что хорошо видно при сравнении реакции взвешенных в гидроплазме частиц, находящихся в различных местах столона, на возникшее где либо ГПТ. Из маломощности локальных ГПТ следует, что, скорость, продолжительность и протяженность суммарных (магистральных) ГПТ могут быть использованы как интегральные показатели степени саморегуляции. Таким простым способом можно определять степень согласованности пульсаций множества гидрантов и терминальных участков столон и побегов.

Выводы

Представленные выше результаты не только подтверждают теорию самоорганизации у децентрализованных организмов на примере колониальных гидроидов, но и позволяют глубже разобраться в механизме этого явления. Для существования протяженных ГПТ достаточно небольших локальных ГПТ, генерируемых в определенном порядке – по цепочке. Этот порядок задается соотношением фаз расширения, сжатия и покоя циклического процесса. При продолжительной фазе покоя и быстро наступающей фазе сжатия, пропорциональной пассивному расширению предшествующему сжатию, возможно формирование цепочек локальных ГПТ, что обеспечивает перемещение гидроплазмы на значительные расстояния, существенно превышающие возможности любого из наличных пульсаторов.

Список литературы

- Бурькин Ю.Б. Основы функционирования распределительной системы колониальных гидроидов // Онтогенез. 2010. – Т. 41, № 4 – С. 300-311.
- Бурькин Ю.Б. Эстафетный способ перемещения гидроплазмы в колониях гидроидных полипов // Онтогенез. – 2013. – Т. 44, № 2. – С. 115-125.
- Карлсен А.Г., Марфенин Н.Н. Перемещение гидроплазмы в колонии у гидроидов на примере *Dypapapumila* (L.) и некоторых других видов гидроидов // Журн. общ.биол. – 1984. – Т.45, № 5. – С. 670-680.
- Косевич И.А. Что считать модулем колонии гидроидных // Вестн. Тверского гос. унив. Серия: Биология и экология. – 2008. – № 9. – С. 306-307.
- Марфенин Н.Н. Функционирование распределительной системы пульсаторно-перистальтического типа у колониальных гидроидов // Журн. общ. биол. – 1985. – Т. 46, № 2. – С. 153–164.
- Марфенин Н.Н. Феномен колониальности – М.: Изд-во МГУ, 1993. – 237 с.
- Марфенин Н.Н. Децентрализованный организм на примере колониальных гидроидов // Биосфера. – 2016. – Т.8, № 3. – С. 365-387.
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С. Парадокс протяженных течений гидроплазмы в колониальном гидроиде *Dypapapumila* (Linnaeus, 1758) // Журн. общ.биол. – 2017. – Т.78, № 4. – С. 3-20.
- Олескин А. В., Курдюмов В. С. Децентрализованные сетевые структуры в научном сообществе, системе образования, гражданском обществе и бизнесе: модель хирамы // Экономические стратегии. – 2018. – № 2. – С. 2-18.
- Marfenin N.N., Dementyev V.S. Functional morphology of hydrozoan stolons: stolonial growth, contractility, and hydropasmic movement in *Gonothyræa loveni* (Allman, 1859) // Marine Biology Research. – 2017. – Vol.13, Iss.5. – P. 521-537.
- Marfenin N.N. A new method for studying the transport system in colonial hydroids // Hydrobiologia, 2015. – Vol. 759, Iss.1. – P. 133-146.
- Notov A.A. Pseudocyclic integration and evolution of modular invertebrates // Invert. Zool. – 2017. – Vol.14, No.1. – P. 53-58.

Развитие мускулатуры и вооружения буккального комплекса органов голожаберного моллюска *Eubranchius rupium* (Møller, 1842)

Михлина А.Л.¹, Екимова И.А.^{1,2}, Цетлин А.Б.¹, Ворцепнева Е.В.¹

¹ МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

² Дальневосточный Федеральный университет, Владивосток

Eubranchius rupium – обычный вид голожаберных моллюсков, встречающийся в Белом море. Представители этого вида обладают сверлящим типом питания и питаются колониальными гидроидами рода *Obelia*. Для жизненного цикла *E. rupium* характерно развитие с планктонной личинкой – велигером, который оседает на колонии *Obelia* и претерпевает метаморфоз. Ювенильные особи могут быть подразделены на шесть категорий на основании их внешней морфологии. Мы назвали эти категории пост-ларвальными стадиями, при этом первая стадия появляется сразу после оседания и метаморфоза велигера, а шестая стадия представлена взрослыми половозрелыми особями. Все стадии обитают на колониях *Obelia* и могут быть встречены вместе на одной колонии. Ювенили первой стадии уже переходят к сверлящему типу питания, такому же, как и у взрослых особей. В данной работе мы исследуем морфологию буккального комплекса на разных стадиях пост-ларвального развития *E. rupium*.

Общая морфология буккального комплекса пост-ларвальных стадий была изучена методами конфокальной лазерной сканирующей микроскопии и сканирующей электронной микроскопии. Общая морфология буккального комплекса взрослых особей была изучена с помощью методов конфокальной лазерной сканирующей микроскопии, световой микроскопии и сканирующей электронной микроскопии. Также была построена трехмерная реконструкция буккального комплекса органов взрослой особи.

Согласно полученным данным, даже у ювенильной особи, находящей на первой стадии пост-ларвального развития, представлены те же буккальные мышцы, а так же радула и челюсти сходной морфологии, что и у взрослых особей. В ходе увеличения размеров тела особи происходит пропорциональное увеличение буккального комплекса органов. В отличие от голожаберных моллюсков рода *Dendronotus*, молодые особи *E. rupium* питаются теми же объектами, что и взрослые; поэтому радула у маленьких экземпляров такая же, как и у взрослых. Так как буккальное вооружение у молодых и взрослых особей одинаково, буккальная мускулатура должна также быть схожей у ювенильных и взрослых экземпляров.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-34-00251.

Визуализация локомоции седиментарных беспозвоночных Кандалакшского залива Белого моря

Надуваева Е.В., Ворцепнева Е.В.

МГУ им. М.В. Ломоносова

Введение

Прогресс техники за последние десятилетия позволил проводить наблюдения за животными в естественных условиях не только на суше, но и под водой. Благодаря любительской и профессиональной съёмке открыты тайны взаимоотношений внутри популяции, между различными видами животных, визуализированы процессы размножения, охоты, питания и многое другое. Чаще всего подводную съёмку используют в научно-популярных фильмах, однако визуализация некоторых процессов может стать ключевой в понимании биологии разных видов животных. Больше всего снимают крупных позвоночных и беспозвоночных животных, населяющих пелагиаль и обитающих на поверхности грунта, что связано с легкодоступностью местообитания, но понять, как живет животное в толще грунта в естественных условиях на данный момент невозможно. Однако, удобным методом визуализации является замена илистого грунта на желатин и последующее наблюдение за донными обитателями в лабораторных условиях. Для видеорегистрации быстродвигающихся животных можно использовать видео, а для более медлительных метод TimeLapse, которые позволяет делать фото с заданным промежутком времени.

В данной работе представлена визуализация процесса зарывания ряда седиментарных беспозвоночных – литоральных и бентосных представителей моллюсков, аннелид, а также полухордовых, голотурий, приапид и закапывающихся актиний. В результате данной работы была получена серия таймлапсов с запечатленным процессом движения исследуемых животных. В работе приведена классификация типов движения седиментарных беспозвоночных, типов грунтов, в которых они обитают, и постадийные схемы передвижения исследуемых животных в донных осадках.

Данные и методы

Сбор материала для данного исследования и дальнейшая работа осуществлялись на Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова Московского государственного университета в июне 2018 г. Для наблюдения за донными беспозвоночными животными в холодной комнате были установлены морские аквариумы, заполненные желатином. Предварительно была выявлена оптимальная концентрация желатина, моделирующая вязкость субстратов, в которых обитали животные. Для каждого животного, погруженного в аквариум, была сделана серия таймлапсов с различными межкадровыми интервалами, которые подбирались индивидуально для каждого животного. Затем полученные кадры были сшиты в единое видео.

Результаты

В результате данной работы были визуализированы процессы закапывания Annelida (Polychaeta): *Arenicola marina*, *Ophelia limacina*, *Nereis virens*, *Nephtys* sp.; Hemichordata: *Saccoglossus mereschkowskii*; Cnidaria: *Halcampadodecim cirrata*; Cephalorhyncha: *Priapulid caudatus*; Mollusca (Bivalvia): *Portlandia arctica*, *Macoma balthica*, *Yoldia hyperborea*; (Chaetodermatidae): *Chaetoderma nitidulum*. На основании полученных результатов было сделано заключение о типах движения животных в зависимости от типов грунтов, в которых они обитают. Так, волнообразное движение встречается у беспозвоночных животных, которые обитают в песчаных грунтах, а прямая перистальтика отмечена у видов, обитающих в илистых грунтах. Такие типы движения характерны для полихет и червеобразных животных, рассмотренных в данном исследовании – *S. mereschkowskii*, *P. caudatus*, *Ch. nitidulum* и *H. cirrata*. Для двустворчатых моллюсков характерным является передвижение, посредством двуякорной системы, которая также детально различается для двустворок, живущих в разных типах субстратов.

Спикульный аппарат Onchidoridae (Mollusca, Nudibranchia, Doridacea)

Никитенко Е.Д., Ворцепнева Е.В.

МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

Голожаберные моллюски (Nudibranchia) – отряд брюхоногих моллюсков, характерной чертой которых является отсутствие раковины. Для защиты разные голожаберные моллюски приспособились по-своему, например, виды из группы Aeolidioidea встраивают стрекательные клетки, украденные у различных стрекающих, которыми они питаются. По системе разросшейся пищеварительной железы стрекательные клетки попадают в специальные мешки (книдосаки) на верхушках папилл. Для представителей другой группы (Doridacea) характерны спикулы, которые расположены в покровах. Несмотря на то, что спикулы в покровах дорид описаны давно, строение спикульного аппарата изучено крайне фрагментарно. В данной работе представлены результаты по изучению спикульного аппарата трех видов представителей семейства Onchidoridae (*Acanthodoris pilosa* (Abildgaardin Müller, 1789), *Adalaria proxima* (Alder & Hancock, 1854), *Onchidoris muricata* (O.F. Müller, 1776)).

Сбор материала осуществлялся в летний период 2016-2018 гг. в Кандалакшском заливе Белого моря в окрестностях ББС им. Н.А. Перцова водолазами, а также вручную на литорали. В работе применялись классические методы световой и сканирующей электронной микроскопии.

Спикулы онхидорид располагаются не хаотично, а собраны в тракты (вертикальный в папиллах и горизонтальный по всей остальной поверхности моллюска). Нами впервые было отмечено особое строение переходной зоны между вертикальным и горизонтальным трактами (звездчатый тракт). В формировании трактов участвуют спикулы различной формы. Отмечено, что способ упаковки спикул влияет на плотность покровов, так, четырехосная форма спикул позволяет *O. muricata* формировать крайне плотные скопления в нотуме, за счёт особого расположения спикул – вторичные оси спикул лежат по принципу «ключ-замок». Для сем. Onchidorida характерны спикулы с монолитной, смешанной, а так же концентрической внутренней структурой, при этом, внутренняя структура спикул не влияет на ее форму.

При сравнении спикульных трактов изученных видов найдены существенные различия. Так, у *A. pilosa* отсутствует вертикальный тракт в виде спикул расположенных в папиллах розеткообразно, но в то же время отмечено наличие сферических спикул, которые не характерны для *A. proxima* и *O. muricata*. Строение горизонтальных трактов схоже, однако имеет ряд видовых особенностей. У *A. pilosa* крайне толстые покровы в центральной части, а спикулы вовсе отсутствуют, тогда как для *A. proxima* и *O. muricata* толщина спикульного слоя превосходит толщину покровов примерно в 3 раза. Таким образом можно сделать вывод о корреляции толщины покровов с упаковкой и формой спикул. Более рыхлая упаковка компенсируется большей толщиной.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 18-34-00251.

Литература

- Kress A. A scanning electron microscope study of notum structures in some dorid nudibranchs (Gastropoda: Opisthobranchia). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 61(1):177-191. (*Acanthodoris pilosa*, *Aegires punctilucens*, *Archidoris pseu* // 1981. С. 177-191.
- Penney B.K. Morphology and biological roles of spicule networks in *Cadlina luteomarginata* (Nudibranchia, Doridina) // Invertebr. Biol. 2006. Т. 125. № 3. С. 222-232. 12.
- Penney B.K. Phylogenetic comparison of spicule networks in cryptobranchiate dorid nudibranchs (Gastropoda, Euthyneura, Nudibranchia, Doridina) // Acta Zool. 2008. Т. 89. № 4. С. 311-329.

Кинетида *Ministeria virens* и ее значение для реконструкции предка Metazoa

Поздняков И.Р.

СПбГУ, биологический факультет

В данной работе нами исследована кинетида (жгутиковый аппарат) *Ministeria virens*, одноклеточного организма из группы Filasterea, сестринской к линии Metazoa + Choanoflagelata. Получены детальные снимки основных элементов кинетиды (переходной зоны, микротрубочковых и фибриллярных структур, ассоциированных с кинетосомой, взаиморасположения кинетосомы и цитриоли, а также кинетосомы и ядра). Полученная в результате исследования схема строения кинетиды *M. virens* сопоставлена с предполагаемой реконструкцией кинетиды хоаноцита общего предка типа Porifera, выполненной нами в результате проведенных ранее исследований, а также с известным из литературы строением кинетиды клеток хоанофлагеллят. На основе предложенных сравнений сделаны выводы о возможных эволюционных трансформациях кинетиды внутри линии Filasterea + Metazoa + Choanoflagellata. Полученные результаты могут быть использованы при реконструкции строения одноклеточного предка Metazoa и выбора эволюционного сценария возникновения многоклеточности.

Роль ракообразных рода *Daphnia* в сообществах зоопланктона наскальных ванн островов Керетского архипелага Белого моря

Полякова Н.В., Старков А.И., Стогов И.А.

СПбГУ, биологический факультет

Наскальные ванны – распространённые водоемы морских побережий – довольно многочисленны на островах Кандалакшского залива Белого моря. Для экосистем наскальных ванн характерны экстремальные условия существования, определяемые небольшими размерами водоемов и резкими колебаниями физико-химических характеристик. Экосистемы данных водоемов давно привлекали внимание как зарубежных, так и российских ученых (Johnsen, 1945; Ghilarov, 1967; Ganning, 1971; Вехов, 1974, 2001). С 1990 г. сотрудниками и студентами кафедры ихтиологии и гидробиологии СПбГУ исследовано более 150 подобных водоемов с широким диапазоном спектром минерализации, от пресноводных до гипергалинных.

Многолетние сезонные наблюдения проведены на наскальных ваннах островов Керетского архипелага Кандалакшского залива Белого моря в районе УНБ СПбГУ «Беломорская». Пробы зоопланктона отбирали фильтрацией 1-5 литров воды через сито из газа № 70. Обработку проб проводили по стандартным методикам. Параллельно с отбором зоопланктона оценивали морфометрические характеристики ванн и определяли основные физико-химические параметры среды.

Все исследованные водоемы характеризуются небольшими размерами, сильным разбросом физико-химических характеристик, в первую очередь температуры воды, и их резкими колебаниями в течение сезона, а часто и в течение суток. Длительные периоды отсутствия осадков могут сменяться сильными дождями, что приводит к резкому изменению концентрации основных катионов и анионов, pH и уровня минерализации. Экстремальность условий существования не может не сказываться на формировании и функционировании сообществ гидробионтов. При этом организмы зоопланктона в этих условиях чрезвычайно выносливы, за счёт возможности быстрого образования покоящихся стадий и прочих приспособительных реакций. В связи с этим зоопланктон в трофических цепях наскальных ванн играет важную, нередко основную роль.

В пресноводных ваннах из 33 таксонов зоопланктона более половины составляют ракообразные. Это 12 видов Cladocera, причём представители этой группы встречены во всех изученных водоемах на протяжении всего периода исследований, 6 – Copepoda, 14 – Rotifera, а также личинки комаров *Chaoborus* sp. В отдельных ваннах число видов составляет от 4 до 19, обычно – не более 10. В выделенном комплексе из 14 массовых видов 9 – ветвистоусые ракообразные (*Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *magna*, *Daphnia pulex*, *Daphnia longispina*, *Bosmina* (*Eubosmina*) *coregoni*, *Chydorus sphaericus*, *Polyphemus pediculus*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Scapholeberis mucronata*, *Acantholeberis curvirostris*).

По данным многолетних исследований показано, что величины обилия сообществ зоопланктона исследованных ванн характеризуются широким диапазоном варьирования. В среднем за сезон в пресноводных ваннах численность планктонных беспозвоночных составляла 10–900 экз./л, изменяясь от единиц до 10 тыс. экз./л (за счёт развития мелких ветвистоусых и колесовиков). Биомасса изменялась в среднем от 0,1 до 220 мг/л, достигая в отдельных водоемах 900 мг/л. Такая высокая биомасса отмечена в ваннах двух островов (Медянка и Киврей), где в массе развиваются дафнии. Здесь зарегистрированы максимальные концентрации биогенных элементов, что, скорее всего, связано с наличием большого количества гнездящихся птиц. При хорошей прогреваемости высокие показатели обилия дафний наблюдаются здесь в течение практически всего сезона. При этом линейный размеры *Daphnia* (C.) *magna* могут достигать 6 мм (в среднем $3,05 \pm 0,16$ мм), что близко к верхней границе для рачков данного вида.

В литературе отмечен высокий уровень приспособленности ветвистоусых рачков к изменяющимся условиям среды, в первую очередь за счёт быстрого образования покоящихся стадий.

Практически постоянно на протяжении сезона для дафний мы наблюдали присутствие самцов и эфиппидальных самок. При этом показано, что при различных неблагоприятных условиях дафнии продолжительное время поддерживают жизнедеятельность в водоёмах. В частности, на примере ванн зоны заплеска, показана высокая устойчивость дафний к существованию в повышенной солёности. В целом, пресноводный комплекс, в том числе рачки рода *Daphnia*, обычен при солёности до 3‰. Случаи нахождения дафний регистрировались нами и при 17‰, что, возможно, объясняется проведением пробоотбора непосредственно после штормовой погоды и тем, что зоопланктонные сообщества не успевали среагировать на изменения условий.

На о. Медянка проведены наблюдения на двух сильно распреснённых ваннах, где при отсутствии заплеска в массе развиваются *Daphnia (C.) magna* и *D. pulex*. Показано, что в начале сезона, когда солёность в ваннах близка к нулю, развивается типично пресноводный комплекс видов с преобладанием ветвистоусых рачков *Daphnia (C.) magna*, *D. pulex*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Chydorus* гр. *spaericus*, коловраток *Notholca acuminata*. Общая численность может значительно колебаться, составляя от 50 до 1000 экз./л. Дальнейшая судьба сообщества напрямую зависит от внешних условий. При попадании морской воды происходит угнетение пресноводной фауны и резкое уменьшение численности, которая редко превышает 100 экз./л, снижение средних индивидуальных размеров, особенно заметное на рачках рода *Daphnia*. Часто наблюдается полная элиминация сообщества, причём происходить это может в течение некоторого периода после попадания морской воды. Обычно это случается, если солёность повышается до 5‰ и, при отсутствии дождей, удерживается на этом уровне до двух и более недель. В этом случае наблюдается полная или частичная смена сообщества с преобладанием солоновато-водной фауны. Численность сообщества при этом обычно не превышает 100-300 экз./л. Если заплеска не происходит, пресноводные формы в условиях хорошей прогреваемости и постоянного притока биогенов с птичьих базаров достигают высоких величин обилия. Так численность *Chydorus* гр. *spaericus* в одной из исследованных ванн в июле 2013 г. превышала 1000 экз./л, а биомасса дафний в другом водоеме в июле 2014 г. достигала 400 мг/л. Необходимо отметить, что в одной из ванн в 2013 г. мы наблюдали активное присутствие дафний с при солёности около 8‰ в течение целого месяца наблюдений. В случае попадания морской воды и элиминации пресноводных форм, восстановление сообщества после обильных дождей и установления адекватной солёности (0-1‰) происходит в течение 10-20 дней.

Высокие скорости восстановления были показаны при экспериментальном загрязнении водоёмов дизельным топливом: через 20-30 дней после прекращения воздействия наблюдалось полное восстановление планктонных сообществ, в первую очередь ветвистоусых рачков. Таким образом, на основании сезонных многолетних наблюдений можно предположить, что становление сообщества зоопланктона происходит за счет наличия в грунте покоящихся стадий, а не случайным заносом организмов из близлежащих озер. Особенно это понятно при сравнении видовых списков зоопланктона наскальных ванн и озер побережья, отмечено всего 7 общих видов при общем количестве 72.

Интересно распределение рачков видов рода *Daphnia* в ваннах отдельных островов. В ваннах о. Черемшиха где отмечены минимальные значения pH (4-6) из-за постоянного притока кислых болотных вод, дафнии отсутствуют. Здесь в массе развиваются мелкие кладоцеры, в основном сем. Chydoridae. В ваннах южной части Черемшихи, где болотный сток отсутствует, и луды Седловатой со значениями pH близким к нейтральным преобладают рачки *D. longispina*. В ваннах островов Медянка и Киврей с нейтрально-щелочными значениями pH (7,5-9), преобладают *Daphnia (C.) magna* и *D. pulex*. При этом в 20% исследованных ванн большинства островов отмечено присутствие двух видов дафний одновременно, что описано в литературе как «планктонный парадокс». Чаще всего это *D.(C.) magna* + *D. pulex* и *D. longispina* + *D. pulex*, причем за весь период наблюдений не отмечено вытеснение одного вида другим. Объяснением этому может служить предположение А.М.Гилярова о том, что отбор, направленный на достижение одних и тех же целей сходными видами, может способствовать конвергенции экологических ниш. Им же описана подобная ситуация в беломорских наскальных ваннах (Ghilarov, 1967).

В 2017 г. на о. Медянка указано присутствие ещё одного вида дафний – *D. curvirostris*. Поскольку ранее нами данный вид не отмечен, материалы прошлых лет требуют тщательной ревизии. Из-за морфологического сходства с *D. pulex*, отдельные особи *D. curvirostris* ранее могли быть ошибочно отнесены к данному виду. Так же *D. curvirostris* отмечена исследователями в ваннах на других островах Кандалакшского залива (Глаголев, 2011). В 2017 г. численность *D. curvirostris* в исследованных ваннах составила в среднем $11,2 \pm 4,4$ экз./л (для сравнения *D. pulex* $19,1 \pm 6,1$ экз./л, *D. (C.) magna* $230,0 \pm 98,5$ экз./л, *D. longispina* $10,5 \pm 5,0$ экз./л).

Таким образом, показано, что основную роль в сообществах играют ветвистоусые ракообразные, на долю которых в большинстве водоемов приходится более 70% общей численности и биомассы, что можно объяснить их высокой приспособленностью к колебаниям абиотических факторов. По биомассе доминируют крупные ветвистоусые рачки *Daphnia (C.) magna* и *D. pulex*, по численности – представители родов *Bosmina* и *Chydorus*.

Благодарности

Авторы благодарят руководство УНБ СПбГУ «Беломорская» за возможность выполнения научной работы.

Список литературы

- Вехов В.Н. Особенности зоопланктона наскальных ванн островов белого моря. В кн.: Биология Белого моря. – Труды ББС МГУ, 1974. Т.4, с. 49-64.
- Вехов В.Н. Ракообразные наскальных ванн островов и побережья Кандалакшского залива Белого моря. // Биология внутренних вод, 2001, № 3, с. 20-28.
- Глаголев С., Быков Ю. Ветвистоусые ракообразные (Cladocera) наскальных луж островов Белого моря. Видовой состав и частоты встречаемости // Материалы Беломорской экспедиции Московской Гимназии на Юго-Западе. Вып. 11 [Электронный ресурс]. 2011. Режим доступа: <http://herba.msu.ru/shipunov/belomor/2011/zoolog/luzhi.htm>
- Ganning B. Studying of chemical, physical and biological conditions in Swedish rockpool ecosystems. – Ophelia. 1971. Vol. 9, N 1, p. 51-105.
- Ghilarov A.V. The zooplankton of arctic rockpools. Oikos, 1967. Vol. 18, № 1, p. 82-95.
- Johnsen P. Rock-pools of Bornholm and their fauna. – Videnskabelige Meddelelser, 1945. Bind. 109, p. 1-53.

Новые данные о строении беломорской форониды *Phoronis ovalis*

Темерева Е.Н.

МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

Phoronis ovalis – единственный вид форонид (Phoronida), описанный из Белого моря и арктического бассейна Мирового океана. Особи этого вида, обитающие в Онежском заливе Белого моря, не превышают длины 1 см. Лофофор несет 20-24 щупальца и резко отделен от тела вдающейся перетяжкой. Туловище подразделено на передний и задний туловищный отделы, ампула не выражена. Анус расположен на крупном, хорошо выраженном анальном бугре.

Основание лофофора окружено мышечным цилиндром, в состав которого входят наружные пучки радиальных мышц, отдельные узкие ленты продольной мускулатуры и внутренний сплошной слой кольцевых мышц. По периметру внутренней стороны лофофора, в основании щупалец проходит мощная кольцевая мышца, к которой крепятся мышцы щупалец. В основании каждого щупальца проходят два пучка радиальных мышц, которые сходятся на медиальной линии абфронтальной стороны щупальца. От кольцевой мышцы лофофора начинаются фронтальные мышцы щупалец. В каждом щупальце проходят два пучка мышц – фронтальный и абфронтальный.

Мускулатура переднего отдела туловища образована наружным слоем кольцевых мышц и лентами внутренней продольной мускулатуры. Всего вдоль туловища проходит 23-25 лент продольных мышц. Между ними от стенки тела к кишечнику, пересекая туловищный целом, проходят многочисленные радиальные мышцы. В заднем туловищном отделе мускулатура образована отдельными тонкими кольцевыми и продольными мышечными тяжами. Мускулатура терминального конца туловища представляет собой плотную сеть наружных продольных и внутренних кольцевых мышц. *P. ovalis* лишен радиальной мускулатуры стенки тела, которая ранее была описана у *Phoronopsis harmeri* и которая, вероятно, обеспечивает наклонные движения лофофора. Обеспечение сложных движений лофофора *P. ovalis*, по-видимому, берут на себя продольные мышечные ленты основания лофофора. Поочередное сокращение этих мышц приводит к наклонам лофофора в разные стороны. Не смотря на то, что у *P. ovalis* ампула морфологически не выражена, строение мышечной системы терминального конца туловища позволяет рассматривать этот отдел тела как ампулу. Обнаруженная здесь инверсия слоев мускулатуры была ранее описана у *P. harmeri* и, вероятно, характерна для всех форонид.

Локализация гомологов белка p48 из морулярных клеток крови *Styela rustica* (сем. Styelidae) в тканях асцидий Белого и Японского морей

Тылец М.И.¹, Даугавет М.А.², Шапошникова Т.Г.¹

¹СПбГУ

²Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург

Введение

Оболочники (Tunicata) находятся на эволюционном дереве у основания ветви хордовых. Традиционно оболочники были разделены на три класса: Ascidiacea («sea squirts»), Thaliacea (сальпы Salpida, боченочники Doliolida и огнетелки Pyrosomida (Berrill, 1936)) и Appendicularia («Larvaceae»), которые отличаются на основе морфологических признаков и особенностей жизненного цикла. Оболочникам присущи необычные для хордовых черты организации, такие как переход многих представителей этого подтипа к сидячему образу жизни; наличие хорды и нервной трубки только на личиночной стадии; покровы, образованные туникой из волокон целлюлозы и белков (Исаева, 2017). Представители этого подтипа населяют морские сообщества, являясь бентосными или свободноплавающими организмами.

Сравнение секвенированного генома аппендикулярии *Oikopleura dioica* и геномов других хордовых показало, что именно оболочники, а не головохордовые, как считалось ранее, являются группой, ближайшей к позвоночным животным (Delsuc et al., 2006). Асцидии, самый большой класс оболочников. Туника асцидий сформирована внеклеточным матриксом. В её образовании у взрослых асцидий участвуют клетки покровного эпителия и один из типов клеток крови – морулярные, которые составляют до 40-50% от общей популяции всех клеток крови (Чага, 1998; Smith, 1970; Cima et al., 2016). У асцидии *Styela rustica* морулярные клетки содержат два мажорных белка, одним из которых является белок с молекулярной массой 48 кДа, p48. Поскольку морулярные клетки участвуют в задубливании туники, мы предполагаем, что белок p48 вовлечён в этот процесс. Для проверки этой гипотезы в рамках данной работы определяли локализацию белка p48 или его гомологов у других видов в тканях асцидий.

Материалы и методы

Объектами изучения стали асцидии четырёх видов, обитающих в Белом море: *Styela rustica*, *Styela coriacea* (сем. Styelidae), *Molgula citrine* (сем. Molgulidae), *Boltenia echinata* (сем. Pyuridae), и одного вида Японского моря: *Halocynthia aurantium*. Животные были собраны в губе Чупа Канда-лакшского залива Белого моря вблизи Беломорской биологической станции «Картеш» ЗИН РАН летом 2017 г., а так же из Японского моря в водной акватории МБС ИБМ РАН «Восток» в ноябре 2017 г. До начала работы животных содержали в садках на глубине 5-7 м от поверхности воды.

Для забора крови или фиксации животных необходимое количество асцидий переносили в аквариумы с аэрируемой морской водой (10°C). Сбор крови осуществляли, предварительно очистив тунику от обрастателей, тщательно промыв фильтрованной морской водой и обсушив фильтровальной бумагой. Тунику надрезали лезвием бритвы до уровня мышц без повреждения внутренних органов. Вытекающую в разрез кровь собирали пипеткой и смешивали с охлаждённым антикоагулирующим раствором (AP: 0,3 М NaCl, 20 mM KCl, 15 mM ЭДТА, 10 mM HEPESpH 7,6) (Podgornaya, Shaposhnikova, 1998) в соотношении 1:1. Полученную суспензию клеток центрифугировали при 800g в течение 5 мин. Супернатант удаляли полностью с помощью шприца, клетки крови наносили на стекла и, после распластывания, фиксировали жидкостью Буэна. Животных фиксировали жидкостью Буэна, заливали в парафин и изготавливали срезы толщиной 5 мкм.

Для определения локализации белка p48 и его гомологов у других видов, в морской свинке была получена сыворотка поликлональных антител к белку p48 асцидии *Styela rustica* (GPpP48Sr).

Специфичность антител к белку р48 проверяли с помощью иммуноблотинга после разделения белков клеток крови в электрофорезе по Лэммли (Laemmli, 1970). Взаимодействие антител с белком интереса в составе морулярных клеткок оценивали методом непрямого иммуномечения (Кэтти, 1991) на клеточных фракциях, полученных с использованием плотностного градиента Перколл. Для определения локализации белка р48 или его гомологов на срезах тканей асцидий также использовали метод непрямого иммуномечения. Для визуализации связывания антител GPaP48Sr использовали вторичные антитела, конъюгированные с пероксидазой хрена (RaGP-HRP, Sigma). В отрицательном контроле вместо раствора первых антител, использовали буферный раствор TBS-tween (25 мМ Tris-HCl pH 7,5; 130 мМ NaCl; 0,05% Tween20), который применялся также для разведения антител и промежуточных отмывок. После обработки антителами препараты окрашивали гематоксилином и эозином.

Результаты

Антитела GPaP48Sr на иммуноблоте избирательно взаимодействуют с белком р48 из фракции морулярных клеток (рис. 1. II, 8). Во фракции, содержащей другие типы клеток, белков, связывающих антитела GPaP48Sr, не выявлено (Рис. 1, II, 6). На препаратах фракций клеток крови асцидии *S. rustica*, разделенных в плотностном градиенте Перколл, антитела связываются с морулярными клетками крови (рис. 2, Б), в то время как с клетками других типов специфического взаимодействия не наблюдается (рис. 2, Г). Таким образом, антитела поликлональной сыворотки GPaP48Sr способны специфически связывать белок р48 и содержащие его морулярные клетки у асцидии *S. rustica*.

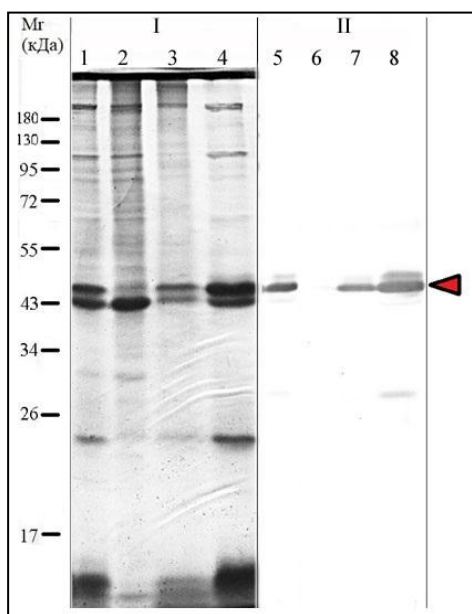


Рис. 1. Взаимодействие антител с белками клеток крови асцидии *Styela rustica*, разделенными на фракции в градиенте плотностей Перколл.

I – разделение белков в условиях SDS-электрофореза по Леммли; II – иммуноблот.

1 и 5 – клетки цельной крови, 2 и 6 – фракция, обогащенная гиалиноцитами и клетками других типов, 3 и 7 – фракция, содержащая морулярные клетки и клетки других типов, 4 и 8 – фракция, содержащая 95% зрелых морулярных клеток. Стрелкой отмечена полоса 48 кДа.

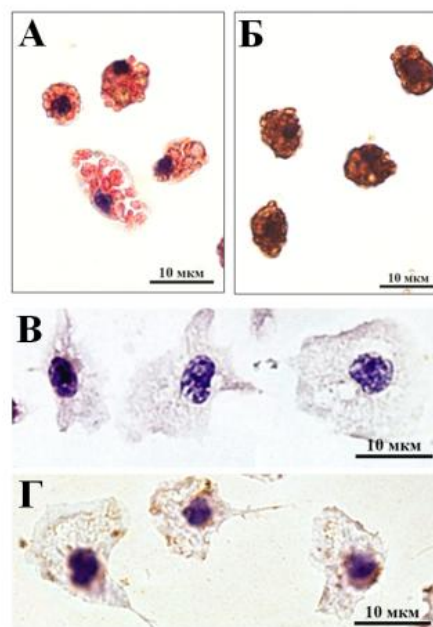


Рис. 2. Взаимодействие антител с клетками крови асцидии *Styela rustica*, разделенными на фракции в градиенте плотностей Перколл.

I А, Б – фракция морулярных клеток; В, Г – фракция, обогащённая гиалиноцитами. А, В – контроль (без первых антител); Б, Г – иммуномечение антителами.

На парафиновых срезах поликлональные антитела GPαP48Sr взаимодействуют с морулярными клетками крови асцидий *S. rustica*, *S. coriacea* (рис. 3, А, Г), *H. aurantium*, тестальными клетками асцидий *S. rustica*, *S. coriacea*, *B. echinata* (рис. 3, Б, Д), и компонентами туники (для вида *H. aurantium* – рис. 3, В, Е) у всех исследованных видов.

Заключение

Полученные результаты дают возможность сделать предположения о природе белка р48, и процессах, в которых он может участвовать. Учитывая, что белок р48 является мажорным белком морулярных клеток, основная деятельность которых связана с работой фенолоксидазной системы, можно предположить, что он относится к этой системе. В то же время, связывание антител туникой, так же свидетельствует в пользу гипотезы, что белок р48 является компонентом внеклеточного матрикса туники и принимает участие в её склеротизации (Чага, 1980; Podgornaya and Shaposhnikova, 1998). Иммуномечение как морулярных, так и тестальных клеток позволяет предположить наличие у тестальных клеток сходной функции – участия в формировании туники на личиночной стадии, когда морулярные клетки в ней еще отсутствуют.

Связывание антител с одинаковыми структурами у нескольких изученных представителей разных семейств отряда Stolidobranchia даёт возможность предполагать наличие гомолога белка р48 у асцидий *S. coriacea*, *M. citrina*, *B. echinata*, *H. aurantium* и схожесть механизмов его участия в процессах формирования туники.

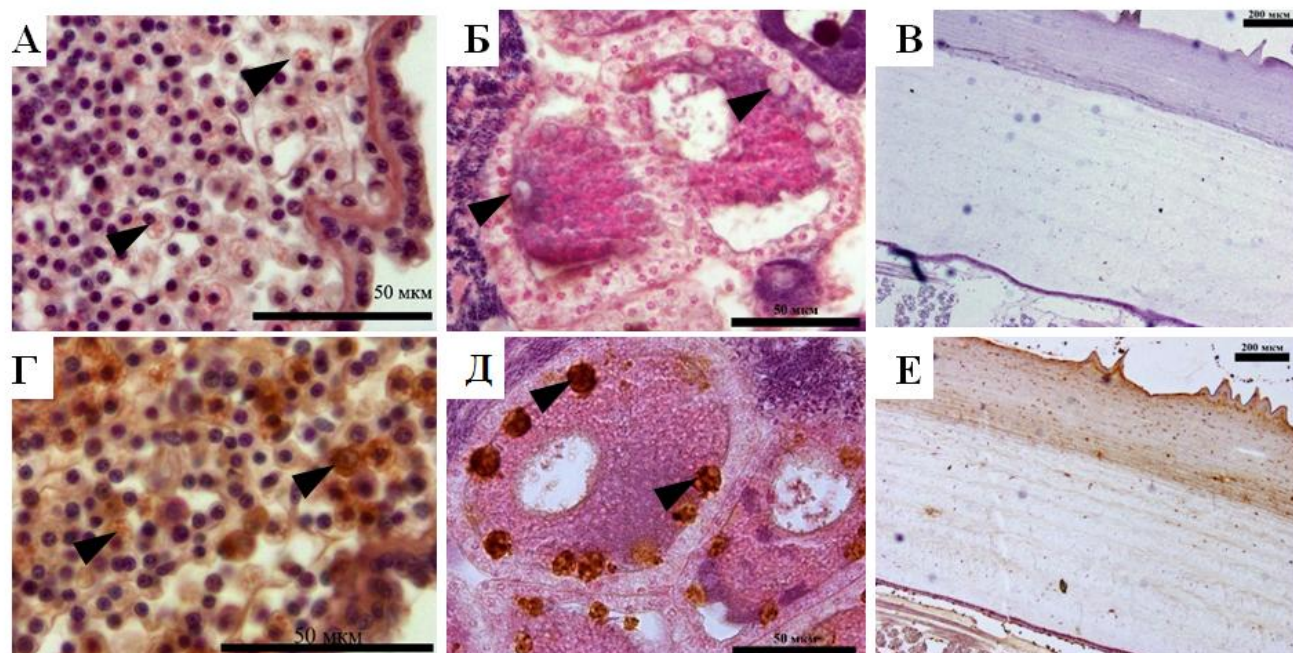


Рис.3. Непрямое иммуномечение антителами GPαP48Sr парафиновых срезов асцидий *Styela coriacea* (А, Г), *Boltenia echinata* (Б, Д) и *Halocynthia aurantium* (В, Е). А, Б, В – контроль, Г, Д, Е – иммуномечение антителами. А, Г – клетки крови, стрелками указаны морулярные клетки. Б, Д – ооциты, стрелками указаны тестальные клетки, В, Е – туника.

Благодарности

Авторы выражают огромную признательность сотрудникам ББС ЗИН РАН «Картеш» за предоставленную возможность сбора и предварительной обработки материала. Работа выполнена при поддержке фонда РФФИ (грант 15-04-06008а).

Список литературы

- Исаева В.В.* (2017). Оболочники – наши ближайшие беспозвоночные родственники. Биосфера, 9, 242-260.
- Чага О.Ю.* (1998). Клетки крови *Styela (Goniocarpa) rustica*. Цитология 40, 31-44.
- Чага О.Ю.* (1980). Орто-дифенолоксидазная система асцидий. Цитология XXII, 287-295.
- Cima F., Franchi N., and Ballarin L.* (2016). Chapter 2 – Origin and Functions of Tunicate Hemocytes. In *The Evolution of the Immune System*, D. Malagoli, ed. (Academic Press), pp. 29-49.
- Delsuc F., Brinkmann, H., Chourrout D., and Philippe H.* (2006). Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of vertebrates. *Nature* 439, 965-968.
- Laemmli U.K.* (1970). Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature*, 227, 680-685.
- Podgornaya O.I., and 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.* 23, 349-355.
- Smith, M.J.* (1970). The blood cells and tunic of the ascidian *halocynthia aurantium* (pallas). i. hematology, tunic morphology, and partition of cells between blood and tunic. *The Biological Bulletin* 138, 354-378.
- Towbin H., Staehelin T., and Gordon J.* (1979). Electrophoretic transfer of proteins from polyacrylamide gels to nitrocellulose sheets: procedure and some applications. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 76, 4350-4354.

Трубки морских червей (Annelida)

Цетлин А.Б., Щербакова Т.Д.

МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

Морские аннелиды составляют около половины биомассы бентоса, обитающего на дне мирового океана. При этом, большая часть червей является активными строителями. Они строят трубки, домики и системы ходов в толще осадка, которые образуют систему микробиотопов, существенно изменяют макро и микроструктуру верхнего слоя осадков, распределение кислорода, пористость и многие другие параметры, определяющие возможность колонизации толщи осадка, мелкими животными, грибами и специфической микрофлорой. Тонкое строение трубок морских червей было изучено у представителей более 13 семейств и более чем 25 видов аннелид. Помимо аннелид было изучено строение трубок ряда видов форонид и постройки некоторых морских амфипод. Полученные данные показали, что трубки полихет различаются по целому ряду ультраструктурных особенностей, так что по данным тонкого строения трубки можно определить принадлежность хозяина трубки к семейству, а в ряде случаев к роду или виду животных. Основными признаками являются взаимная ориентация слоев в внутреннем цилиндре трубки, а также характер упаковки и крепления частиц осадка во внешнем ее слое, если речь идет о агглютинированных объектах. Микроструктура построек амфипод существенно отличается от таковой аннелид.

Анализ ряда ископаемых материалов по трубкам (предположительно принадлежавшим морским аннелидам) показал, что характерная для трубок полихет микроструктура сохраняется редко, так как зерно породы замещающей материал трубки обычно крупнее, чем элементы микроструктуры. В то же время некоторые типы особенно характерных трубок могут быть идентифицированы в ископаемом состоянии.

Изучение строения трубок позволят во многих случаях ответить на вопросы о образе жизни животных, обитающих в толще грунта и недоступных для прямых наблюдений. Это касается вопросов о том, как животные увеличивают размер (длину и диаметр трубки) по мере роста, способны ли животные растворить стенки трубки. Как животные строят ветвистые трубки. Способность червей размягчать или растворять органический материал трубки позволяет поставить вопрос о том, насколько трубки могут защитить их хозяев от хищников.

Биология развития / Developmental biology and regeneration

Wnt сигнальный каскад в эволюции пространственной организации колоний текатных гидроидов

Багаева Т.С.^{1,2}, Купаева Д.М.¹, Косевич И.А.¹, Краус Ю.А.^{1,3}, Кремнёв С.В.^{1,3}

¹МГУ имени М.В.Ломоносова, биологический факультет

²Университет Вены, отдел молекулярной эволюции и развития

³Институт биологии развития РАН

Для исследования возникновения и эволюции механизмов становления планов строения животных большой интерес представляет группа Cnidaria. Представители этого типа характеризуются широким разнообразием пространственной организации тела.

Известно, что канонический Wnt-каскад играет центральную роль в спецификации главной оси тела стрекающих. Однако, вопрос о вовлеченности Wnt-каскада в регуляцию пространственной организации сложно организованных колониальных организмов до сих пор остается не исследованным. В нашей работе мы использовали колониальный текатный гидроидный полип *Dypatena pumila* (L., 1758), характеризующийся моноподиальным ветвлением побегов. При данном типе ветвления, в процессе морфогенеза зачаток каждого междоузлия побега разделяется на три части: два боковых гидранта и центральный – верхушки роста.

Нами показано, что длительная активация фармакологическими методами Wnt пути во время метаморфоза планулы *D. pumila* приводит к формированию столонической колонии, характерной, например, для *Clytia haemispherica*, в то время как для *D. pumila* свойственно развитие побегообразующей колонии с моноподиальным ветвлением побегов.

Таким образом, в нашей работе мы получили не просто экспериментальный, не существующий в природе фенотип, а вариант организации колонии, свойственный для текатных гидроидов. Полученный фенотип в норме характерен для других видов гидроидных. Мы предполагаем, что изменение активности Wnt канонического каскада являлось одним из ведущих факторов эволюции пространственной организации колонии гидроидных полипов.

Благодарности

Работа поддержана грантом РФФИ № 17-04-01988а.

Репертуар лигандов сигнального пути TGF-beta у губки *Halisarca dujardini*

Борисенко И.Е., Козин В.В., Филиппова Е.А., Крупенко Д.Ю.

СПбГУ

Введение

Сигнальный путь TGF-beta (трансформирующий ростовой фактор бета) входит в группу основных механизмов межклеточной коммуникации, управляющих процессами развития многоклеточных животных, наряду с каскадами Wnt, Hedgehog, Delta/Notch и тирозин-киназных рецепторов. Наиболее ярким примером участия его активности в развитии является процесс спецификации осей зародыша. Так, асимметричная экспрессия лигандов суперсемейства TGF-beta определяет дорсо-вентральную ось у Bilateria. Кроме того, лиганды разных семейств участвуют в регуляции многих эмбриональных морфогенезов путем регуляции пролиферации, дифференцировки, апоптоза, организации цитоскелета, адгезии и миграции клеток. Эти функции TGF-beta каскада определились на ранних этапах эволюции многоклеточных: у протистов не обнаружены основные компоненты сигнального пути, тогда как уже в развитии стрекающих TGF-beta определяет директивную ось зародыша (Nichols et al., 2006). В то же время данные по экспрессии генов-участников TGF-beta каскада свидетельствуют о его участии в эмбриональных процессах у губок, причем число лигандов может приближаться к таковому у Bilateria (Adamska et al., 2007; Srivastava et al., 2010). В настоящей работе был выполнен поиск в транскриптом и попытка классификации лигандов суперсемейства TGF-beta у губки *Halisarca dujardini* (Demospongiae) с помощью различных филогенетических методов. Выявлено 8 лигандов, первичная структура и доменная организация которых соответствует таковым у Eumetazoa. Три из восьми идентифицированных молекул могут быть отнесены к семейству молекул TGF-beta *sensu stricto*, тогда как оставшиеся пять не классифицируются как члены какого-либо из характерных для многоклеточных семейств TGF-beta. Сходная картина описана для иных сигнальных молекул у губок, и свидетельствует о независимом возникновении и экспансии отдельных участников сигнальных путей внутри типа Porifera.

Данные и методы

Транскриптом губки *H. dujardini* был секвенирован нами ранее (Borisenko et al., 2016). Поиск ортологов лигандов TGF-beta производился в транскриптом с помощью программного обеспечения BioEdit 7.1.10 по алгоритму localBLAST (tblastn). Для поиска использовали ортологи Cnidaria и Bilateria из верифицированной базы Swiss-Prot. Консервативные домены идентифицировали в найденных последовательностях с помощью InterPro (EMBL-EBI) и CDS (NCBI), и выравнивали с помощью MAFFT в AliView 1.24 вместе с известными ортологами. Для филогенетического анализа использовали только последовательности С-концевых TGF-beta пептидов. Филогенетический анализ проводили для классификации полученных последовательностей относительно известных у Bilateria семейств. Maximum-likelihood деревья строили с помощью IQ-TREE 1.6.7 при автоматическом выборе модели (Trifinopoulos et al., 2016). Постериорную вероятность вычисляли в MrBayes 3.2.6 (смешанная модель, 4x1 млн генераций).

Результаты

Все лиганды суперсемейства TGF-beta синтезируются в виде неактивного предшественника, состоящего из пропептида, составляющего большую часть молекулы, и С-концевого TGF-beta пептида, выполняющего собственную сигнальную функцию (Hata, Chen, 2016). На границе С-концевого пептида находится консервативная последовательность RxxR, распознаваемая протеазами типа фурин. Отщепление пропептида ведет к высвобождению функционально активного

TGF-beta пептида, способного к димеризации за счет консервативно расположенных остатков цистеина, и связыванию с рецептором. По гомологии последовательностей TGF-beta пептида внутри суперсемейства выделяют семейства собственно TGF-beta, BMP, Vg1, activin/inhibin, nodal, GDF и другие.

В транскриптоме губки *H. dujardini* нами были идентифицированы 8 полноразмерных последовательностей лигандов TGF-beta. Только 3 из них по результатам филогенетического анализа могут быть отнесены к семейству TGF-beta (HdTGfB_A, B и C), остальные лиганды не включаются в состав каких-либо семейств лигандов Bilateria, поэтому они были поименованы нами как HdTGfB_A – HdTGfB_H. Лиганды HdTGfB_D – HdTGfB_H формируют компактную группу со слабо поддержанным ветвлением в основании дерева, что говорит об их одновременном возникновении и экспансии у губок (рис. 1). Доступные последовательности TGF-beta губок, например *Amphimedon queenslandica* (Srivastava et al., 2010), не были включены в анализ, т.к. влияние длины их ветвей на общую топологию дерева столь велико, что лиганды билатерий не группируются в достоверно установленные семейства.

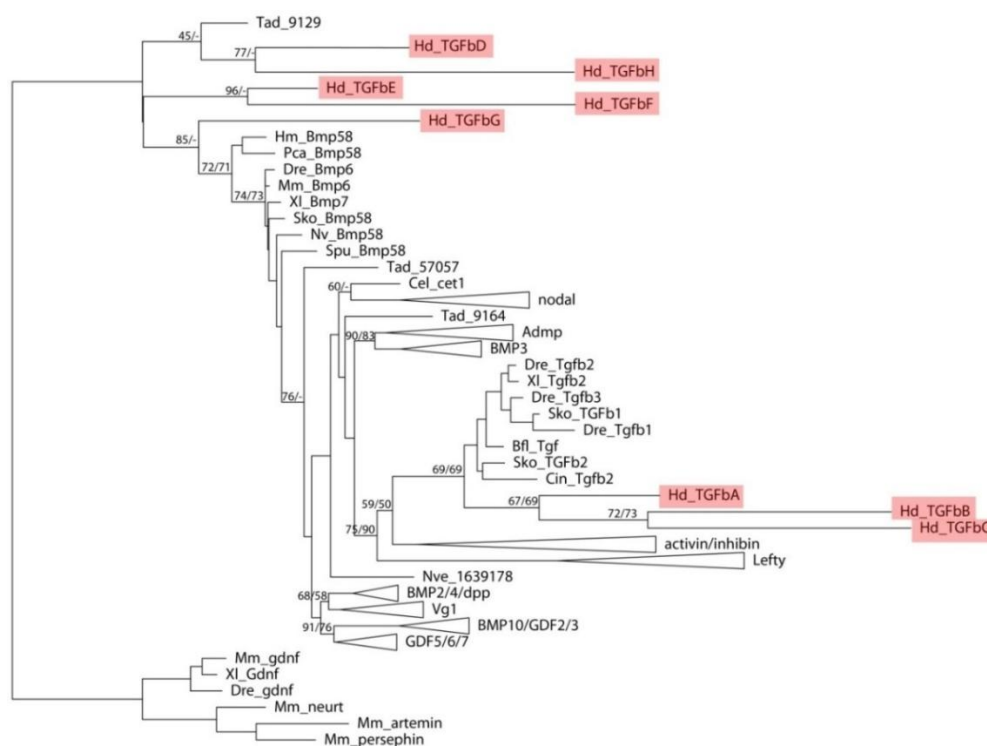


Рис. 1. Филогенетический анализ лигандов TGF-beta. Дерево MaximulLikelihood построено по модели LG+I+G4 по последовательностям белков Cnidaria, Bilateria и губки *H. dujardini*(в рамках). Число в узлах указывает бутстрэп (в числителе дроби) и байесовскую постериорную вероятность (в знаменателе). Минусами отмечены узлы, не поддерживаемые байесовским анализом. Ветви, не содержащие последовательностей губки, компактизованы. Группа белков с CKGF-доменом, не относящихся к TGF-beta – GDNF, artemin, persephin – использована в качестве аутгруппы. Bfl, *Branchiostoma floridae*; Cel, *Caenorhabditis elegans*; Cin, *Ciona intestinalis*; Dre, *Danio rerio*; Hm, *Hydra magnipapillata*; Mm, *Mus musculus*; Nv, *Nematostella vectensis*; Pca, *Podocoryne carnea*; Sko, *Saccoglossus kowaleskii*; Spu, *Strongylocentrotus purpuratus*; Tad, *Trichoplax adhaerens*; XI, *Xenopus laevis*.

Каждый из выявленных лигандов имеет консервативный C-концевой TGF-beta пептид и сайт, распознаваемый протеазами. В шести из восьми лигандов все 7 остатков цистеина находятся в консервативных положениях (рис. 2). У двух лигандов, HdTGfB_D и HdTGfB_H, четвертый остаток цистеина заменен. Т.к. четвертый Cys участвует в формировании димера, необходимого для связывания с рецептором, вероятно, эти два лиганда формируют димеры за счет нековалент-

ных взаимодействий, либо связываются с другим типом рецепторов. Лиганды HdTGFbE и HdTGFbF лишены сигнального пептида, хотя имеют на N-конце последовательность, распознаваемую как трансмембранный домен. У мембранных белков трансмембранный домен выполняет функции сигнального пептида, т.е. может обеспечивать секрецию лиганда при условии его отщепления. Пропептид идентифицирован только у HdTGFbE и HdTGFbF, что говорит о высоком уровне дивергенции последовательностей в этой части лиганда, и невозможности определить его по гомологии (рис. 3). Вероятно, скорость дивергенции для пропептида значительно выше, т.к. сам он не имеет сигнальной функции.



Рис. 2. Положение консервативных аминокислотных остатков в TGF-beta у *H. dujardini* и *X. laevis*. Для выравнивания использованы последовательности зрелых C-концевых пептидов, положение 7 консервативных цистеинов выделено черным фоном.

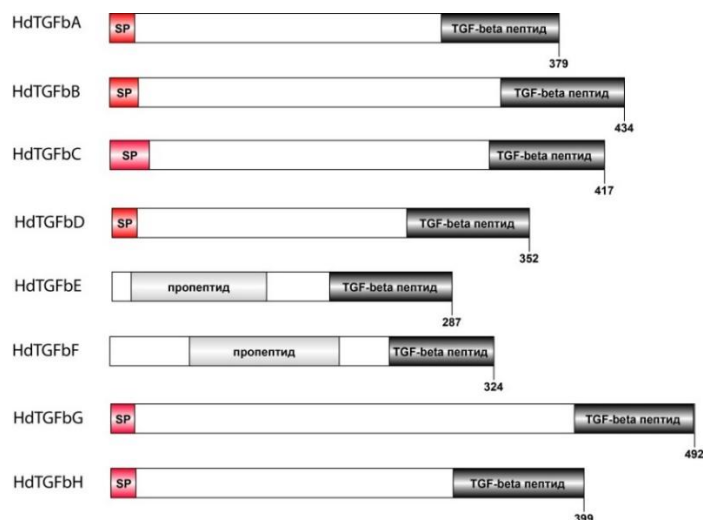


Рис. 3. Положение консервативных доменов в TGF-beta у *H. dujardini*.

Анализ первичных последовательностей обнаруженных TGF-beta показал наличие у второго представителя класса Demospongiae, *H. dujardini*, набора из восьми лигандов, имеющих все необходимые признаки для участия в данном сигнальном каскаде. Однако, они не являются консервативными по отношению к TGF-beta билатерий и стрекающих (Pang et al., 2011; Genikhovich, Technau, 2017).

Заключение

Сигнальный каскад TGF-beta участвует в спецификации дорсо-вентральной оси у билатерий, и директивной (перпендикулярной передне-задней) – у стрекающих (Genikhovich, Technau, 2017). Хотя стратегии, за счет которых он обеспечивает дифференцировку асимметрично расположенных структур (например, центральной нервной системы), различны у первично- и вторичноротых, его значение в определении общего плана строения тела очевидно. Для губки *A. queenslandica* показано, что экспрессия TGF-beta наблюдается уже с конца дробления и транскрипт локализован асимметрично вдоль передне-задней оси зародыша (Adamska et al., 2007). Предполагается, что вместе с Wnt-каскадом, лиганды которого экспрессируются сходным образом, эти два сигнальных пути первыми в эволюции многоклеточных определили передне-заднюю ось (Козин и др., 2019). Мы расширили представления о разнообразии участников TGF-beta пути у демоспонгий в качестве преамбулы к исследованию экспрессии лигандов, рецепторов и внутриклеточных мессенджеров в развитии, фармакологическом ингибировании активности каскада и исследованию его активации в развитии и регенерации иммунохимическими методами.

Благодарности

Работа поддержана РФФИ (грант № 18-34-00398, в части биоинформатического анализа) и грантом РНФ № 17-14-01089 (в части секвенирования и сборки транскриптома).

Авторы благодарят руководство Научного парка Санкт-Петербургского государственного университета за возможность выполнять работу в ресурсном центре «Развитие молекулярных и клеточных технологий», а также руководство Учебно-научной базы «Беломорская» Санкт-Петербургского государственного университета за условия для выполнения сбора полевого материала.

Список литературы

- Козин В.В., Борисенко И.Е., Костюченко Р.П. Участие канонического сигнального пути Wnt в определении полярности тела и клеточной идентичности у Metazoa: Новые данные о развитии губок и аннелид // Известия РАН. Серия биологическая. – 2019. – № 1. С. 19-30.
- Adamska M., Degnan S. M., Green K. M., Adamski M., Craigie A., Larroux C., Degnan B.M. Wnt and TGF- β Expression in the Sponge *Amphimedon queenslandica* and the Origin of Metazoan Embryonic Patterning // PLOS ONE. – 2007. – Vol. 2, No. 10. – P. e1031.
- Borisenko I., Adamski M., Ereskovsky A., Adamska M. Surprisingly rich repertoire of Wnt genes in the demosponge *Halisarca dujardini* // BMC Evolutionary Biology. – 2016. – Vol. 16. – P. 123.
- Genikhovich G., Technau U. On the evolution of bilaterality // Development. – 2017. – Vol. 144, No. 19. – P. 3392–3404.
- Hata A., Chen Y.-G. TGF- β Signaling from Receptors to Smads // Cold Spring Harbor Perspectives in Biology. – 2016. – Vol.8, No. 9. – a022061.
- Nichols S.A., Dirks W., Pearse J.S., King N. Early evolution of animal cell signaling and adhesion genes // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2006 – Vol. 103, No. 33. – P. 12451-12456.
- Pang K., Ryan J.F., Baxeavanis A.D., Martindale M.Q. Evolution of the TGF- β Signaling Pathway and Its Potential Role in the Ctenophore, *Mnemiopsis leidyi* // PLOS ONE. – 2011. – Vol. 6, No. 9. – P. e24152.
- Srivastava M., Simakov O., Chapman J., Fahey B., Gauthier M.E.A., Mitros T., Rokhsar D.S. The *Amphimedon queenslandica* genome and the evolution of animal complexity // Nature. – 2010. – Vol. 466, No. 7307. – P. 720-726.
- Trifinopoulos J., Nguyen L.-T., von Haeseler A., Minh, B.Q. W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis // Nucleic Acids Research. – 2016. – Vol. 44, No. W1. – P. W232-235.

Регуляция становления орально-аборальной оси в ходе развития *Dynamena pumila* (L., 1758)

Ветрова А.А.¹, Багаева Т.С.^{1,2}, Краус Ю.А.^{1,3}, Кремнёв С.В.^{1,3}

¹МГУ им. М.В. Ломоносова

²Университет Вены

³Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва

Книдарии являются сестринской группой по отношению к билатерально-симметричным животным. В отличие от билатерально-симметричных животных представители кледы Medusozoa типа Cnidaria обладают радиальной симметрией и единственной главной орально-аборальной осью тела. В качестве сестринской группы по отношению к билатерально-симметричным животным книдарии могут послужить ключом к пониманию эволюции плана строения и разметки тела животных группы Bilateria.

В нашей работе мы исследовали молекулярные механизмы становления орально-аборальной оси в ходе развития беломорского колониального гидроида *Dynamena pumila* (Linneus, 1758). Известно, что канонический Wnt-сигнальный каскад необходим для нормального развития оральных структур животного. Wnt3 и Fzd3 – это компоненты канонического Wnt-каскада и маркеры орального и аборального полюсов тела у книдарий соответственно. Методом гибридизации *in situ* нами показано, что у *D. pumila* экспрессия компонентов Wnt-каскада Wnt3 и Fzd3, маркирующих оральный и аборальный полюсы тела у Cnidaria, становится поляризованной со стадии препланулы. Полученные результаты свидетельствуют, что у *D. pumila* орально-аборальная ось окончательно устанавливается на поздних стадиях развития, хотя у всех остальных исследованных Cnidaria эта ось установлена уже на стадии яйцеклетки, и анимальный полюс яйцеклетки соответствует оральному полюсу животного. Кроме того, согласно нашим результатам в отличие от других исследованных книдарий, гастрюляционные морфогенетические процессы в эмбрионах *D. pumila* не коррелируют с паттерном экспрессии генов-маркёров орально-аборальной оси.

В данный момент мы исследуем экспрессию транскрипционных факторов Brachyury, которые предположительно являются генами-мишенями канонического Wnt-каскада. К настоящему времени нами уже описаны паттерны экспрессии этих генов на стадиях гастрюла – планула. Экспериментальными методами мы показали, что Bra1 находится под контролем канонического Wnt-каскада.

Благодарности

Работа поддержана грантом РФФИ № 17-04-01988а.

Развитие *Testudinalia tesulata* (Mollusca, Gastropoda) в Белом море

Ворцепнева Е.В.

МГУ им. М.В. Ломоносова

Patellogastropoda – группа брюхоногих моллюсков, принципиально отличающаяся от других гастропод рядом морфологических особенностей, одной из которой является докоглоссная (стереоглоссная) радула. По последним данным стереоглоссное состояние радулы пателлогастропод является вторичным ((Haszprunar 1988a; Salvini-Plawen 1988; Ponder and Lindberg 1997), а флексиглоссное состояние является первичным для всех моллюсков (Colgan et al., 2003). Эти выводы были основаны на данных по морфологии радулы взрослых животных. Сравнительно-морфологический анализ личиночной радулы разных гастропод может стать важным дополнением в прояснении базального состояния радулы всех моллюсков. Поскольку пателлогастроподы являются базальной группой Gastropoda, то закладка и синтез личиночной радулы представляет особый интерес.

Testudinalia tesulata обитает на границе литорали и верхней сублиторали Белого моря, внешнее оплодотворение происходит в толще воды в начале июня. Дробление спиральное гомоквадрантное, деление при температуре +10 гр проходит раз в 2,5-3 часа. Спустя сутки после оплодотворения формируется ранняя трохофора, которая не двигается, ресничные клетки не формируют прототроха. В момент, когда трохофора начинает двигаться (около 30-39 часов), прототрох и теменной султанчик сформированы хорошо, щелевидный бластопор практически закрылся, а на дорсальной стороне сформирована раковинная железа, которая пока вогнута внутрь. Спустя 10 часов (48-54 часов) развиваются велюм, телотрох сдвигается на вентральную сторону, есть зачаток ноги и начинает формироваться раковина. Велигер на 90 часов после оплодотворения имеет хорошо развитую раковину, которая начинает обызвествляться, ногу, хорошо просвечивающуюся сквозь раковину печень и зачатки щупалец. Также развивается радула, которая состоит из трех зубов в ряду и девяти рядов, при этом на стадии 88 часов радулы обнаружено не было. Вероятнее всего торсион происходит позднее 100 часов, при этом торсионный велигер имеет хорошо развитый оперкулум, уже белую раковинку и довольно длинные головные щупальца. К 170 часам начинается процесс оседания, при этом личинки плавают-оседают, есть глаза и хорошо развитые щупальца, раковинка полностью кальцинированная. Удалось проследить развитие до 264 часов, велигеры только ползали, но полного метаморфоза не произошло.

Исследований, посвященных развитию пателлогастропод, довольно много (например, Smith, 1935; Crofts, 1954; Bigelaar, 1977; Wanninger et al., 2000; Костюченко и др., 2013) и наши данные совпадают с полученными ранее. Важно отметить, что развитие асинхронное и в одной возрастной группе были обнаружены стадии на разных этапах развития. Также существенным является то, что при температуре выше на несколько градусов, развитие проходит, как минимум, в два раза быстрее (Козин и др., 2013). Новыми результатами является то, что радула у пателлогастропод закладывается как трисериальная с центральным и латеральными зубами, также как было описано для полиплакофор (Миничев, Сиренко, 1974). А во взрослом состоянии радула состоит из четырех зубов в ряду (при этом центральный зуб редуцируется). Полученная информация скорее порождает новые вопросы: в какой момент происходит редукция центрального зуба и добавление еще пары латеральных, паттерн формирования одного зуба сохраняется в личиночном и взрослом состоянии или меняется, есть ли общие закономерности при формировании личиночной радулы у пателлогастропод и других групп моллюсков с флексиглоссной радулой? Для ответов на эти вопросы необходимы новые данные по тонкой морфологии личиночной радулы и данные по закладке и формированию радулы в других группах моллюсков.

Сравнительное исследование регенерации у губок (Porifera)

Ересковский А.В.^{1,2}, Борисенко И.Е.², Большаков Ф.В.^{2,3}, Лавров А.И.^{2,3}, Токина Д.Б.¹

¹*Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), Aix Marseille University, CNRS, IRD, Avignon University, Station Marine d'Endoume*

²*СПбГУ, биологический факультет*

³*МГУ им. Ломоносова, биологический факультет, Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова*

Хорошо известно, что губки обладают необычайно высокими регенерационными способностями что часто связывают с их низкой тканевой организацией и высокой динамикой клеточной дифференцировки. Для того, чтобы выявить разнообразие морфогенезов и клеточных механизмов вовлеченных в восстановительные процессы у Porifera, нами было предпринято детальное сравнительное исследование регенерации ряда видов губок из филогенетически удаленных таксонов, отличающиеся анатомической и гистологической организацией. Объектами данного проекта послужили губки из классов Demospongiae, Homoscleromorpha и Calcareae, обладающие лейконоидной, сиконоидной и асконоидной типами водоносной системы, а также разной степенью развития эпителия. Основным механизмом регенерации лейконоидных Demospongiae является эпителио-мезенхимная трансформация с вовлечением полипотентных клеток – археоцитов. Основой регенерации лейконоидных Homoscleromorpha и сиконоидных и асконоидных Calcareae служат эпителиальные морфогенезы и трансдифференцировка клеток. Регенерация асконоидных Calcareae представляет собой редкий пример «чистого» морфаллаксиса.

Мы показали, что морфогенетические процессы, выявленные у губок, являются столь же сложными и разнообразными, как и у других высших животных. Таким образом, губки могут быть источником важной информации, которая позволит нам глубже понять раннюю эволюцию молекулярных и клеточных механизмов морфогенеза у животных.

Благодарности

Данная работа осуществлена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 16-04-00084, и РНФ № 17-14-01089.

Как строится тело личинки полихет? История ларвального развития и метаморфоза *Alitta virens* (Annelida: Nereididae)

Козин В.В., Шалаева А.Ю., Филиппова Н.А., Костюченко Р.П.

СПбГУ

Введение

Ларвальный период онтогенеза имеет большое значение в биологии морских организмов. Первичные планктонные личинки с ресничной локомоцией выполняют важную расселительную функцию и тем самым определяют адаптивный потенциал, особенно у малоподвижных животных. Для полихет характерно потрясающее разнообразие личиночных стадий: их морфологии, образа жизни и продолжительности. Практически всегда общая организация личинки трохофорного типа претерпевает кардинальные изменения в ходе метаморфоза. Именно при метаморфозе закладываются основные дефинитивные черты строения организма, создавая предпосылки для дальнейшего роста и развития. Анализ личиночного периода имеет принципиальное значение для эволюционной биологии развития. Несмотря на внушительное количество работ по эмбриологии, функциональной морфологии, экологии и палеонтологии морских беспозвоночных, до сих пор ведется оживленная дискуссия об эволюционном происхождении и диверсификации непрямого типа развития, что неразрывно связано с проблемой реконструкции анцестрального плана строения предка Metazoa и Bilateria (Малахов, 2004; Исаева и др., 2013; Журавлев, 2014).

С целью выявить клеточные и молекулярные механизмы перестройки плана строения при метаморфозе полихет проведен анализ постэмбрионального развития нереиды *Alitta virens*. Будучи широко распространенным представителем арктического макрзообентоса, *A. virens* развивается с непитающейся планктонной личинкой. С одной стороны, лецитотрофия является эволюционно вторичным признаком, тормозящим развитие многих систем органов. С другой стороны, отсутствие адаптивных признаков позволяет более явно проявляться чертам рекапитуляционного характера.

Материалы и методы

Сбор полевого материала – половозрелых особей *A. virens* – проводили в окрестностях МБС СПбГУ (Губа Чупа, Кандалакшский залив Белого моря). Детали пробоподготовки для нашего объекта были описаны ранее: получение эмбриональной культуры, фиксаций и иммуноцитохимической окраски (Костюченко, Дондуа, 2006); гибридизация мРНК *in situ* на целых объектах с зондами *Avi-vasa* и *Avi-piwil* (Kozin, Kostyuchenko, 2015), *Avi-twist* (Kozin et al., 2016), *Avi-fox A* (Kostyuchenko et al., 2019); включение и выявление меченого предшественника ДНК 5-Ethynyl-2'-deoxyUridine (EdU) и митотического маркера фосфо-гистона H3 (p-H3) (Шалаева и др., 2018). В каждом эксперименте обрабатывали несколько сотен личинок, не менее 10 репрезентативных объектов анализировали и фотографировали, применяя оптику Номарского (DIC) и конфокальную микроскопию.

Результаты. Анализ клеточной пролиферации

Интенсивность клеточного размножения отражает характер формообразовательных и ростовых процессов, однако ее пространственно-временная динамика практически не изучена у личинок морских беспозвоночных. В результате нашего анализа установлено, что в ходе развития трохофоры *A. virens* пролиферативно активны практически все ткани тела. На стадии ранней метатрохофоры также наблюдалось более равномерное распределение клеток в S-фазе и митозе с преобладанием метки в покровных тканях вентральной стороны тела (Рис. 1). По мере развития у трехсегментной личинки наблюдается отчетливая гетерогенность в распределении метки.

Наиболее интенсивно у нектохет метка включается в передней части пигидия, чуть менее интенсивно – в область головы. Распределение p-H3-положительных клеток также меняется, в целом соответствуя динамике включения EdU, но со сдвигом на более поздние периоды. Так, у средних и поздних нектохет митозы чаще встречаются в медиальной нейроэктодерме, основании параподий и пигидии, т.е. в местах включения EdU на предшествующей стадии ранней нектохеты. У поздних личинок перед завершением метаморфоза клетки, интенсивно синтезирующие ДНК, встречаются преимущественно в неоформленной морфологически предпигидиальной зоне роста (Рис. 1). Таким образом, мы выявили зоны повышенной пролиферативной активности, обуславливающие морфогенезы дефинитивных зачатков, которые по-разному соотносятся между собой во времени. Например, развитие стомодеума, пигидиальных лопастей и цирр лишь на начальных этапах сопровождается локальной наработкой клеточного материала. Позднее морфогенез указанных частей тела идет в отсутствие повсеместной пролиферации. И наоборот, рост латеральных участков простомиума, нейроэктодермы и параподий на всем протяжении личиночного развития неразрывно связан с локальными центрами вступления клеток в митотический цикл.

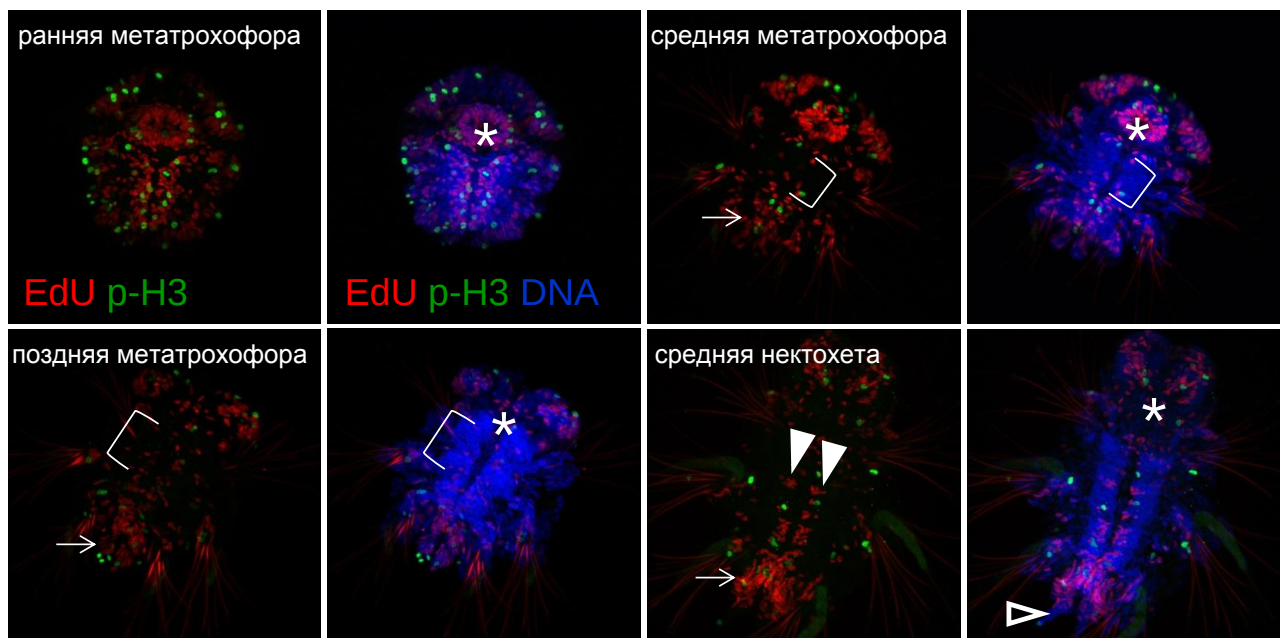


Рис. 1. Распределение маркеров пролиферации EdU (красный) и p-H3 (зеленый) в тканях личинок. Стомодеум обозначен звездочкой, разряженная область включения EdU в 1 и 2 сегменте – скобкой, отсутствие меченых ядер в пигидиальных циррах – полным наконечником стрелки. Интенсивная метка в пигидии – стрелка, в нейроэктодерме – белый указатель стрелки.

Экспрессия генов-гомологов *Vasa* и *Piwi* – маркеров малодифференцированных мультипотентных и половых клеток

Результаты гибридизации *in situ* показали, что во время раннего развития гены *Avi-vasa* и *Avi-piwi1* экспрессируются почти повсеместно. Первые признаки дифференциальной экспрессии были выявлены со стадии ранней трохофоры, у которой транскрипты детектируются в покровных тканях, зачатке стомодеума и мезодерме. Уже у средних трохофор наблюдается значительное снижение интенсивности экспрессии в покровах тела, так что наиболее интенсивный сигнал остается в мезодермальных полосках (МП). *Avi-vasa* сильнее экспрессируется в задней части МП, а в случае *Avi-piwi1* можно говорить о преобладании экспрессии на переднем конце МП с тенденцией к ослаблению ее интенсивности кзади (Рис. 2 А, Б). На заднем полюсе, в месте соединения МП, был выявлен отдельный внутренний домен сильной экспрессии *Avi-vasa* и *Avi-piwi1*. У метатрохофор этот домен, предположительно вмещающий энтодермальные и первичные половые клетки, заметно расширяется и все так же обладает наибольшей интенсивностью сигнала.

На протяжении всего развития метатрохофоры сигнал мРНК сохраняется в формирующейся из стомодеума передней кишке (глотке), а также в примыкающей к ней мезодермальной обкладке. Менее интенсивная окраска отмечена в нейроэктодерме на вентральной стороне тела и во внутренних (возможно, мезодермальных) тканях, ассоциированных с хетоносными мешками. Внутренний задний домен экспрессии *Avi-vasa* и *Avi-piwi1* расширяется и аксиально внедряется в толщу желтка, что соответствует поведению *FoxA*-позитивного энтодермального материала (Рис. 2 Д-Ж, И-Л). К стадии поздней метатрохофоры экспрессия маркеров мультипотентности локализуется и в задней части средней кишки, и в формирующейся в этот момент задней кишке (Рис. 2 Н-П). Наибольшего внимания в период развития метатрохофоры заслуживает домен сильной экспрессии изучаемых генов в покровных клетках, расположенных непосредственно перед телотрохом, окружающим презумптивную область пигидия. С момента своего обнаружения метка локализуется в двух латеральных кластерах немногочисленных эпителиальных клеток (Рис. 2 И, К). К стадии поздней метатрохофоры из окруженного телотрохом эпителия начинают формироваться пигидиальные лопасти, а область экспрессии в поверхностном постериорном домене заметно расширяется, захватывая вентролатеральные участки в передней трети пигидия.

Описанная картина свидетельствует об изменении молекулярного статуса покровных клеток презумптивной зоны роста. Предпигидиальные эктодермальные клетки у метатрохофор приобретают профиль экспрессии мультипотентных и малодифференцированных элементов. У более развитых личинок-нектохет *Avi-vasa* и *Avi-piwi1* маркируют и эктодермальную и мезодермальную часть зоны роста, а также внутренние ткани по бокам от БНЦ в последнем сегменте (Рис. 2С, Т). Такой паттерн может отражать динамичный процесс интеграции тканей вновь формирующегося четвертого сегмента с ларвальными частями тела.

Экспрессия тканеспецифичных генов *FoxA* и *Twist*

Гены-гомологи *FoxA* и *Twist* являются консервативными регуляторами развития пищеварительной и мышечной систем, соответственно. Ранее нами была описана их экспрессия в ходе эмбриогенеза и на некоторых личиночных стадиях (Козин, Костюченко, 2016; Kozin et al., 2016; Kostyuchenko et al., 2019). Здесь, на ларвальном материале мы сопоставим динамику развития кишки и мышц со степенью их зрелости по описаниям экспрессии генов малодифференцированных мультипотентных клеток.

У трохофор активность *Avi-foxA* в зачатках передней и средней кишки, а также *Avi-twist* в МП и эктомезодерме локализована именно в пределах доменов с наиболее интенсивной экспрессией *Avi-vasa* и *Avi-piwi1* (Рис. 2А–Г). Данный факт подчеркивает зачаточный характер дефинитивных систем органов в ларвальном теле. При переходе к метатрохофорной стадии эта картина начинает меняться: на фоне очень сильного сигнала *Avi-fox A* в стомодеуме/глотке активность *Avi-vasa* и *Avi-piwi1* здесь постепенно угасает; сходным образом можно охарактеризовать и *Twist*⁺ клетки МП, в которых колокализуется экспрессия *Piwi*. Напротив, малодифференцированный статус дольше сохраняют эктомезодермальные *Twist*⁺ ткани будущих мышц глотки, равно как *FoxA*⁺ энтодерма и формирующаяся у поздних метатрохофор задняя кишка (Рис. 2Н–Р). В конце метаморфоза, у нектохет единственным местом совместной экспрессии *Avi-vasa*, *Avi-piwi1* и мезодермального маркера *Avi-twist* становится зона роста и примыкающие зачатки мышц третьего сегмента (Рис. 2С, Т, Ф). Следует отметить, что индуцируемая в новых доменах у поздних личинок экспрессия *FoxA* (в головном мозге) и *Twist* (в вентральной мезодерме) не сопровождается активностью маркеров мультипотентности.

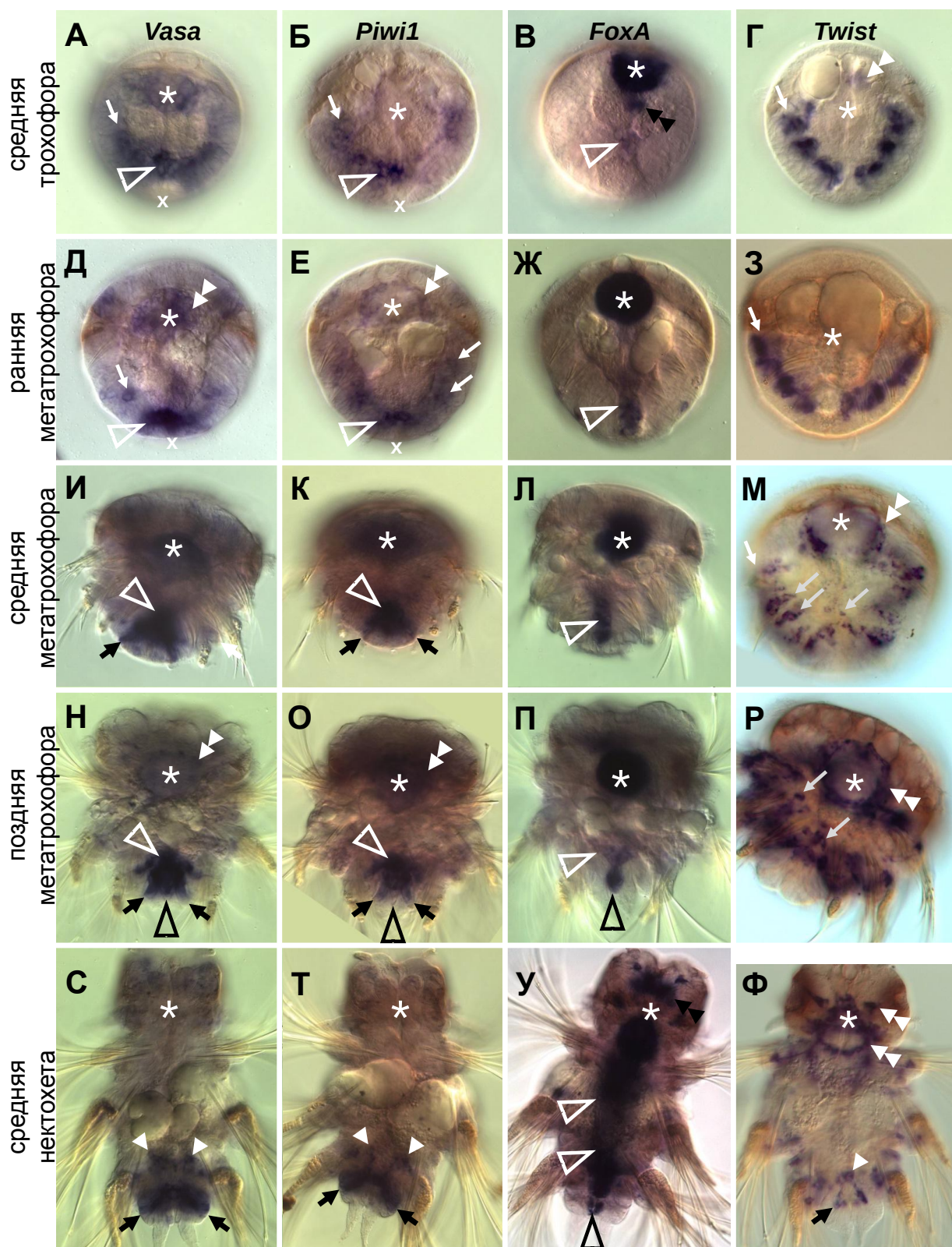


Рис. 2. Экспрессия регуляторных генов *Avi-vasa* (А, Д, И, Н, С), *Avi-piwi1* (Б, Е, К, О, Т), *Avi-foxA* (В, Ж, Л, П, У), *Avi-twist* (Г, З, М, Р, Ф). Стомодеем обозначен звездочкой, сигнал в мезодермальных полосках – белая стрелка, в заднем внутреннем домене (энтодерме) – белый полый наконечник стрелки, в нейральных клетках – двойной черный наконечник стрелки, в эктомезодерме – двойной белый наконечник стрелки, в зоне роста – черная стрелка, в вентральной мезодерме – серая стрелка, в задней кишке – черный полый наконечник стрелки, в растущих тканях третьего сегмента – белый наконечник стрелки.

Заключение

Полученные результаты позволяют судить о динамике и специфике морфогенетических событий в ходе ларвального развития *A. virens*. Почти все тело трохофорной личинки состоит из активно делящихся малодифференцированных клеток. Явным исключением являются трохобласты (Костюченко, Дондуа, 2006) и пионерные нейроны (Воронежская, Ивашкин, 2010). Уже у метатрохофор значительной зрелости достигают нейроэктодермальные зачатки; в латеральных частях МП после длительной активности *Twist* дифференцируются мышечные элементы, причем наши данные говорят о скрытой метамерной организации МП уже на стадии трохофоры. По экспрессии *FoxA* мы описали относительно позднюю дифференциацию зачатков кишки, особенно средней ее части. Кроме того, нами выявлено принципиальное сходство молекулярных драйверов развития нескольких систем органов до и после метаморфоза, которые активируются в клеточных популяциях различного происхождения. Ларвальное тело строится в эмбриогенезе и продолжает свое развитие (во многих аспектах – с динамикой вдоль переднезадней оси) до стадии нектохеты, а зона роста появляется в начале метаморфоза (у метатрохофор), вероятно, за счет локальной индукции и дедифференцировки. По-видимому, гетерохронные сдвиги в активности эмбриональных и постэмбриональных источников клеточного материала сегментов и привели к современному разнообразию личиночных и дефинитивных форм аннелид.

Благодарности

Работа поддержана грантом РФФИ 18-04-01335. Авторы благодарят МБС СПбГУ (УНБ «Беломорская»), РЦ ММ и РЦ РМиКТ СПбГУ.

Список литературы

- Воронежская Е.Е., Ивашкин Е.Г. Пионерные нейроны: основа или ограничивающий фактор разнообразия нервных систем Lophotrochozoa? // Онтогенез. – 2010. – Т. 41. – № 6. – С. 403-413.
- Журавлев А.Ю. Ранняя история Metazoa – взгляд палеонтолога // Журн. общ.биол. – 2014. – Т. 75. – № 6. – С. 411-465.
- Исаева В.В., Озернюк Н.Д., Рожнов С.В. Свидетельства эволюционных изменений онтогенеза: палеонтологические, сравнительно-морфологические и молекулярные аспекты // Изв. РАН. Сер. биол. – 2013. – № 3. – С. 273-283.
- Козин В.В., Костюченко Р.П. Эволюционный консерватизм и вариабельность развития мезодермы у Spiralia: неповторимый паттерн нерейдных полихет // Изв. РАН. Сер. биол. – 2016. – № 3. – С. 265-275.
- Костюченко Р.П., Дондуа А.К. Закономерности формирования прототроха в эмбриональном развитии полихеты *Nereis virens* // Онтогенез. – 2006. – Т. 37. – С. 91-99.
- Малахов В.В. Происхождение билатерально-симметричных животных (Bilateria) // Журн. общ.биол. 2004. – Т. 65. – № 5. – С. 371-388.
- Шалаева А.Ю., Борисенко И.Е., Костюченко Р.П., Козин В.В. Кинетика клеточных популяций при регенерации и в ходе ларвального развития у беломорской полихеты *Alitta virens*: методические аспекты и первые результаты // Труды VII Международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование (MARESEDU-2018)». – 2018.
- Kozin V.V., Filimonova D.A., Kupriashova E.E., Kostyuchenko R.P. Mesoderm patterning and morphogenesis in the polychaete *Alitta virens* (Spiralia, Annelida): Expression of mesodermal markers *Twist*, *Mox*, *Evx* and functional role for MAP kinase signaling // Mech. Dev. – 2016. – Vol. 140. – P. 1-11.
- Kozin V.V., Kostyuchenko R.P. *Vasa*, *PL10*, and *Piwi* gene expression during caudal regeneration of the polychaete annelid *Alitta virens* // Dev. Genes Evol. – 2015. – Vol. 225. – No 3. – P. 129-138.
- Kostyuchenko R.P., Kozin V.V., Filippova N.A., Sorokina E.V. *FoxA* expression pattern in two polychaete species, *Alitta virens* and *Platynereis dumerilii*: examination of the conserved key regulator of the gut development from cleavage through larval life, post-larval growth and regeneration // Dev. Dyn. 2019. – DOI: 10.1002/dvdy.7

Регенерация беломорской губки *Halichondria sitchensis*

Койнова А.С.¹, Вишняков А.Э.¹, Ересковский А.В.^{1,2}

¹СПбГУ, биологический факультет

²Институт Средиземноморского биоразнообразия и морской и континентальной экологии (IMBE), Марсель

³СПбГУ, биологический факультет

Общеизвестным является тот факт, что губки обладают ярко выраженной способностью к восстановлению утраченных частей тела и заживлению раны после повреждений различного рода. Однако на сегодняшний день детальное описание процесса регенерации с использованием современных методов исследования дано лишь для нескольких представителей типа Porifera. Нами было проведено исследование репаративной регенерации папилл представителя класса Demospongiae – *Halichondria sitchensis* методами световой и трансмиссионной электронной микроскопии. Заживление раны сопровождается закруглением её краёв, сглаживанием раневой поверхности и уменьшением количества клеточного дебриса в области повреждения. Эти процессы осуществляются за счёт разнообразных клеток мезохила, которые мигрируют в зону ампутации, где они синтезируют коллаген, а также фагоцитируют остатки умерших клеток в участке, локализованном ниже раневой поверхности. Восстановление апикальных участков папилл идёт при участии экзопинакоцитов, окружающих раневую поверхность за счет их уплощения и распространения на раневую поверхность.

Регенерация известковых губок (*Calcarea*, *Porifera*) Белого моря

Лавров А.И.^{1,2,3}, Большаков Ф.В.^{1,2}, Токина Д.Б.⁴, Ересковский А.В.^{2,4}

¹МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова

²СПбГУ, биологический факультет

³Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва

⁴*Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Marseille, France*

Губки – это древнейшие многоклеточные животные. Они обладают крайне широкими способностями к восстановлению после различных ранений, а в силу их филогенетического положения, исследования восстановительных процессов у губок необходимы для понимания эволюции механизмов регенерации животных. Нами были проведены исследования репаративной регенерации у двух широко распространенных видов известковых губок Белого моря с асconoидным типом водоносной системы – *Leucosolenia* sp. и *Clathrina arnesenae*. У обоих видов регенерация идет за счет перестройки интактных тканей, прилежащих к ране, с помощью эпителиальных морфогенезов: растягивания, уплощения и слияния эпителиальных пластов (экзопинакодермы и хоанодермы). Важной частью процесса также является временная трансдифференцировка хоаноцитов в эндопинакоциты. При этом клеточная пролиферация не затрагивается регенеративными процессами и не вносит вклада в восстановление утраченных структур. Таким образом, регенерация *Leucosolenia* sp. и *Clathrina arnesenae* представляет собой редкий пример «чистого» морфоллаксиса, а используемые при регенерации механизмы сходны с таковыми у Eumetazoa.

Новые данные о формировании, росте и сегментации регенерационной почки нереидных полихет (Annelida: Errantia)

Мелентий А.Г., Шалаева А.Ю., Новикова Е.Л.,
Кулакова М.А., Костюченко Р.П., Козин В.В.

СПбГУ

Нереидные полихеты пользуются большой популярностью в исследованиях по эволюционной биологии развития и регенеративной биологии. Новый модельный объект – *Platynereis dumerilii* и близкородственный *Alitta virens*, являющийся одним из доминирующих и широко распространенных видов полихет в литоральных сообществах Белого моря, обладают способностью достаточно быстро и многократно восстанавливать утраченные сегменты заднего конца тела. У объектов нашего исследования отмечено мало специализированных (ценогенетических) признаков в физиологии, анатомическом строении, развитии и организации генома, что указывает на относительно низкую скорость эволюции в данной филогенетической линии. Все это делает нереид удобной моделью для исследований сравнительного характера. Тем не менее, регуляторные механизмы восстановительных морфогенезов, включая молекулярный профиль формирования метамерной организации, динамику клеточной пролиферации и нейрогуморальный контроль, во многом остаются загадкой.

Целью данной работы является выявление молекулярных и клеточных аспектов развития регенерационной почки у активно разрабатываемой модели – нереидных полихет. Мы рассматривали каудальную регенерацию в экспериментах с однократной ампутацией и после предварительного удаления передней части тела, содержащего головной мозг – потенциальный нейрогуморальный центр. Полученные данные позволяют предположить, что формирование регенерационной почки у *A. virens* связано с дедифференцировкой и локальной пролиферацией клеток, входивших в состав старого сегмента и прилежащих к месту раны. Начальные этапы регенерации сопровождаются активацией экспрессии гомеобоксных генов и, по-видимому, независимы от церебральных ганглиев. Однако в дальнейшем восстановление утраченных сегментов у декапитированных фрагментов существенно отличается от нормы. Также полученные результаты указывают на участие канонического сигнального пути Wnt в развитии регенерационной почки, включая регуляцию митотической активности и определение границ сегментов. В качестве перспективного продолжения наших исследований мы преступили к реализации проекта по анализу транскриптомов различных стадий регенерации нереид.

Благодарности

Работа выполнена на базе МБС СПбГУ (УНБ «Беломорская»), ББС ЗИН РАН «Картеш», РЦ ММ и РЦ РМиКТ СПбГУ при поддержке грантов РФФИ 18-04-01135 и 18-04-00450.

Плацентарное вынашивание у циклостомных мшанок

Неклюдова У.А.¹, Грубер Д.¹, Циран Н.¹, Островский А.Н.^{1,2}

¹Государственный университет Вены, Австрия

²СПбГУ

Наше исследование посвящено половому размножению циклостомных мшанок, одной из древнейших групп типа Bryozoa, все еще разнообразной и многочисленной в современных морях. Уникальная комбинация черт их размножения включает внутрицеломическую инкубацию эмбрионов (живорождение), матротрофное вынашивание (посредством плацентации) и полиэмбрионию (развитие множества генетически идентичных эмбрионов из одного оплодотворенного яйца). Этот репродуктивный паттерн мог сыграть ключевую роль в их прошлой радиации и устойчивости в морских экосистемах, делая эту группу уникальной модельной системой для изучения роли способа размножения в эволюционном успехе. Однако до настоящего времени половое размножение циклостомат изучалось только методами световой микроскопии.

Колонии четырех распространенных бореальных видов циклостомат из трех филогенетически удаленных семейств: Кризиида, Тубулипорида и Лихенопорида – были собраны в Кандалакшском заливе Белого моря. Детальное изучение анатомии и ультраструктуры гонозооидов с эмбрионами обеспечило новые данные о процессах развития и питания, сопровождающих эмбриональный рост.

Общие схемы инкубационных камер, сходные в базовых чертах, различались у представителей трех изученных семейств. Главные отличия касались формы, размера, направления роста, происхождения (включающие один/несколько гонозооидов) и количества таких камер в колонии.

Плацентарный аналог развивается во время инкубации эмбрионов и дезинтегрирует после выхода личинок. Вокруг плацентарного аналога, заключающего эмбрионы, располагается псевдоцель. Эмбрионы и развивающиеся личинки непосредственно погружены в питающую ткань, проявляющую высокую синтетическую. Плацентарный аналог представляет собой сложный многослойный синцитий перитонеального происхождения, включающий также отдельные (предположительно, тотипотентные) клетки. Кроме того, некоторые клетки псевдоцели, по-видимому, вовлечены в транспорт питательных веществ, так как ассоциированы и с эпителием скелетной стенки, и с плацентарным синцитием. Питательные вещества передаются эмбрионам посредством экзо- и эндоцитоза, также предполагается участие диффузии и активного транспорта. Таким образом, вынашивание циклостомных мшанок демонстрирует комбинацию гистотрофии и плацентотрофии.

Функциональная активность серотонинергической системы в раннем эмбриональном развитии беспозвоночных животных

Никишин Д.А.^{1,2}

¹*Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва*

²*МГУ им. М.В. Ломоносова*

Сигнальные молекулы группы моноаминов (серотонин, дофамин, норадреналин), наряду с общеизвестной функцией передачи нервных импульсов в химических синапсах, являются регуляторами ряда клеточных функций вне нервной системы. Давно известно, что серотонин функционально активен в ранних эмбрионах различных животных – задолго до появления первых нервных клеток. На развивающихся зародышах морских ежей показано, что серотонин вовлечен в регуляцию клеточного цикла делений дробления, влияет на состояние цитоскелета и осуществляет межбластомерные взаимодействия. Функциональная активность серотонинергической системы на ранних сроках эмбрионального развития показана, помимо иглокожих, на различных представителях позвоночных животных. Целью нашей работы было провести сравнительное исследование функциональной активности серотонинергической системы на беломорских представителях различных групп беспозвоночных животных – иглокожих, кольчатых червей, моллюсков, кишечнорастворимых. У всех исследуемых животных наблюдается увеличение содержания серотонина в бластомерах дробящихся эмбрионов при их инкубации с экзогенным серотонином или его биохимическим предшественником 5-гидрокситриптофаном, что говорит об активности систем синтеза и мембранного захвата трансммиттера. Полученные данные позволяют сделать вывод об универсальности серотонинергических сигнальных механизмов в раннем эмбриогенезе животных.

Личиночное развитие *Ophelia limacina* (Sedentaria; Annelida)

Римская-Корсакова Н.Н., Храмова Ю., Емельяненко В., Прудковский А.А.

МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

Настоящая работа посвящена изучению личиночного развития полихеты *Ophelia limacina* из группы седентарных аннелид. Взрослые животные обитают в песке в верхней сублиторали пролива Великая Салма Белого моря. Интересно, что *O. limacina* имеет очень ограниченный ареал, хотя, на первый взгляд, гидрологические условия и тип грунта одинаковы на протяжении всего берега от Еремеевского порога до мыса Лукич. В связи с этим целью нашей работы стало выявление особенностей морфологии личинок *O. limacina* как возможных причин ограничения местообитания. Сбор взрослых червей проводили в июне-июле 2015-2018 года в окрестности Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова у мыса Лукич. В условиях лаборатории получали половые продукты и проводили искусственное оплодотворение с последующим содержанием развивающихся организмов при температуре 12°C и солености 25‰. После того, как у личинок прорывалось ротовое отверстие, их начинали кормить водорослями *Nanochloropsis*, *Rhynomonas* и *Nitzschia*. На 30-35 сутки после оплодотворения происходило оседание личинок и превращение их в ювенильные особи. Изучение наружного строения личинок проводили методами световой и сканирующей электронной микроскопии. Характер биения ресничек и способ движения исследовали при помощи высокоскоростной камеры. Процессы формирования нервной системы и ресничных шнуров изучали методом иммуноцитохимического окрашивания, а особенности клеточного деления и формирования новых сегментов методом мечения EdU с последующим анализом образцов на лазерном сканирующем конфокальном микроскопе.

Через 30 часов после оплодотворения гастрюла со сформированным прототрохом переходит к активному движению. На 10-12 сутки после оплодотворения формируется плавающая в толще воды личинка, готовая к оседанию. В части тела, ограниченной прототрохом с одной стороны и телотрохом с другой, наблюдаются активные клеточные деления. У личинок этого возраста уже имеются вентральный нервный ствол, представленный тремя составляющими, около-глоточные коннективы и одна мозговая поперечная комиссура. Ресничный аппарат включает апикальный султан, прото-, тело- и невротрох. Щетинки располагаются по бокам тела. Кишка сформирована, но еще не функционирует. Сразу после оседания у личинки появляются 4 сегмента. Последующие сегменты появляются по одному на заднем конце тела перед телотрохом. Осевшая личинка начинает ползать по дну чашки и питаться. На основании проведенных наблюдений мы предполагаем, что личинка находится в толще воды до тех пор, пока её размеры невелики, а форма тела компактна. Личинка оседает, когда ее тело удлиняется в результате пролиферативной активности клеток в зоне роста. Кроме того, мы предполагаем, что существует взаимосвязь между процессами формирования сегментов и оседания: формирование сегментов активирует механизм оседания.

Благодарности

Мы выражаем благодарность Татьяне Белевич (каф. гидробиологии, МГУ) и Андреасу Хайнолю (Центр Сарса, Университет Бергена) за предоставленные культуры водорослей, центр коллективного пользования ББС МГУ за возможность проведения иммуноцитохимического окрашивания, мечения EdU и последующего анализа образцов на конфокальном микроскопе.

Нейрогенез динофиллид от первых нейронов до дефинитивной нервной системы

Фофанова Е.Г.¹, Майорова Т.Д.², Воронежская Е.Е.¹

¹ *Институт биологии развития, РАН*

² *NINDS, NIH*

Динофилиды являются уникальной группой Polychaeta, представители которой сочетают в себе характеристики различных таксонов Lophotrochozoa. Более того, взрослые особи имеют ряд морфологических черт личинки трохофоры. Эти особенности могут указывать либо на древнее происхождение, либо на более позднее, но с участием процесса неотении, происхождение этой группы. Чтобы разобраться в этом вопросе, мы исследовали ранний нейрогенез двух видов динофиллид: *Dinophilus taeniatus* и *Dinophilus gyrotilatus*.

Нервные клетки окрашивали иммуноцитохимически и визуализировали на лазерном конфокальном микроскопе. Внешние ресничные структуры служили маркером стадии развития. У двух видов первые нервные клетки выявлены антителами к тубулину в гипосфере эмбриона на стадии, соответствующей ранней трохофоре. Нервные отростки первых нейронов окружают ротовое отверстие и образуют зачатки парных вентро-латеральных пучков будущей брюшной нервной цепочки. В ходе развития количество нервных отростков растет, и они формируют компактный головной нейропилль, парные вентролатеральные и латеральные стволы, непарный медиальный ствол и поперечные комиссуры.

Серотонин и FMRF-амид-иммунореактивные нейроны дифференцируются после закладки основных элементов центральной нервной системы рядом с вентролатеральными стволами и в головном нейропиле, соответственно. Это происходит на стадиях средней и поздней трохофоры. Тирозингидроксилаза иммуноположительные клетки дифференцируются в периферической нервной системе на стадии поздней трохофоры.

Отростки серотонин, FMRF-амид и тирозингидроксилаза иммуноположительных нейронов составляют лишь малую часть от всей нервной системы эмбрионов. Мы не выявили пионерные нейроны, или клетки, связанные с апикальным или аборальным органом, характерные для большинства трохофор.

Таким образом, результаты показывают, что ранний нейрогенез у обоих изученных видов динофиллид принципиально отличается от такового у других изученных представителей Лопотрохозоа. Необходимы дальнейшие исследования.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 18-04-01213.

Кинетика клеточных популяций при регенерации и в ходе ларвального развития у беломорской полихеты *Alitta virens*: методические аспекты и первые результаты

Шалаева А.Ю., Борисенко И.Е., Костюченко Р.П., Козин В.В.

СПбГУ

Введение

Изучению пролиферации в биологии развития уделяется особое внимание в связи с важностью контроля деления клеток при реализации любого морфогенеза (Дондуа, 1983). Эволюционные изменения плана строения тела напрямую связаны с регуляцией митотической активности в различных зачатках, а при утрате этого контроля могут формироваться опухоли, способные к малигнизации. Долгое время подсчёт интересующих исследователя параметров пролиферации был длительным и трудоёмким: необходимо было изготовить серийные гистологические срезы и затем считать клетки вручную. Сейчас существуют программы, которые могут значительно упростить и повысить эффективность этой работы, если подобрать правильный алгоритм для конкретного объекта. В этой связи была поставлена цель работы: разработать методику автоматизированного подсчета параметров кинетики клеточных популяций у *Alitta virens* на различных этапах онтогенеза.

Материалы и методы

Сбор материала производился летом на базе УНБ «Беломорская», где мы отлавливали и скрещивали половозрелых особей *A. virens*. По методике Дондуа (1975) мы получили эмбриональную культуру, часть которой была проинкубирована в растворе с 5-Ethynyl-2'-deoxyUridine (EdU) на интересующих нас стадиях и зафиксирована в 4% формалине. Другая часть была выращена до ювенильных стадий в морской аквариальной кафедры эмбриологии СПбГУ. При достижении животными стандартного размера 15-20 сегментов, их подвергали операции, отрезая около трети задней части тела.

Для анализа клеточной пролиферации личинок и ювенильных особей в ходе регенерации помещали в раствор аналога тимидина EdU, встраивающегося в молекулу ДНК в S-фазе митоза. Животных фиксировали и выявляли меченый предшественник ДНК с помощью click-реакции в соответствии с опубликованной методикой (Salic, Mitchison, 2008). Для регенерирующих особей были использованы различные схемы инкубации. Схема с кратковременным импульсным мечением предполагала, что животных на стадии 1-3 дпа (день после ампутации) помещали в раствор EdU с концентрацией 5мкМ на 15 минут, после чего их фиксировали. Таким образом, можно было выявить локализацию метки на разных стадиях регенерации, а также её наличие или отсутствие в тех или иных структурах. Другая схема эксперимента предполагала импульсное мечение в растворе EdU особей на стадии 2 дпа, после чего производилась отмывка на протяжении 1 или 2 дней, после которой животных фиксировали. Эта методика позволила проследить судьбу потомков клеток, включивших EdU на стадии 2 дпа. Используя DAPI, были окрашены ядра, что позволило произвести относительный количественный учет. Особый интерес представляли события с первого по четвёртый день регенерации, потому что именно в это время у аннелид происходят основные восстановительные процессы (Костюченко и др., 2016; Козин и др., 2017).

Визуализацию проводили на конфокальном микроскопе Leica TCS SPE, после чего были опробованы алгоритмы подсчета метки в различных программах. Программы ImageJ и CellProfiler, оказались менее пригодными в рамках данного исследования из-за некоторых технических ограничений. В результате наш выбор остановился на программе Bitplane Imaris. Для выявления пролиферативной активности только в регенерате использовалась опция Surfaces, позволившая

обвести интересующую область на каждом оптическом срезе, и учитывать меченые ядра только там. При подсчёте меченых ядер использовалась опция Spots, с параметром Threshold = 2.000. Анализировались первые 45 слайдов Z-стека с дорсальной или вентральной стороны. Полученные с помощью программы BitplaneImaris количественные данные обрабатывались в программах Excel и Past3. Для попарного сравнения выборок использовался тест Манна-Уитни.

Результаты. Прирост клеточной массы в ходе регенерации

Был создан и стандартизирован протокол для получения и обработки данных. С его помощью впервые для полихет мы произвели оценку количественных показателей, таких как прирост клеточной массы и индекс меченых ядер при регенерации и митотического индекса и индекса меченых ядер в ларвальном развитии *A. virens*. В ходе регенерации мы наблюдали эпиморфное развитие новых терминальных структур исключительно за счет размножения примыкающих к ране клеток. На графике (рис. 1) мы можем наблюдать, что в раневом эпителии, формирующемся на первый день регенерации, количество выявляемых при помощи DAPI ядер не превышало 100. На второй день, при формировании бластемы, их количество увеличивалось в среднем в 6-10 раз. По мере роста бластемы, к третьему дню это значение удваивалось.

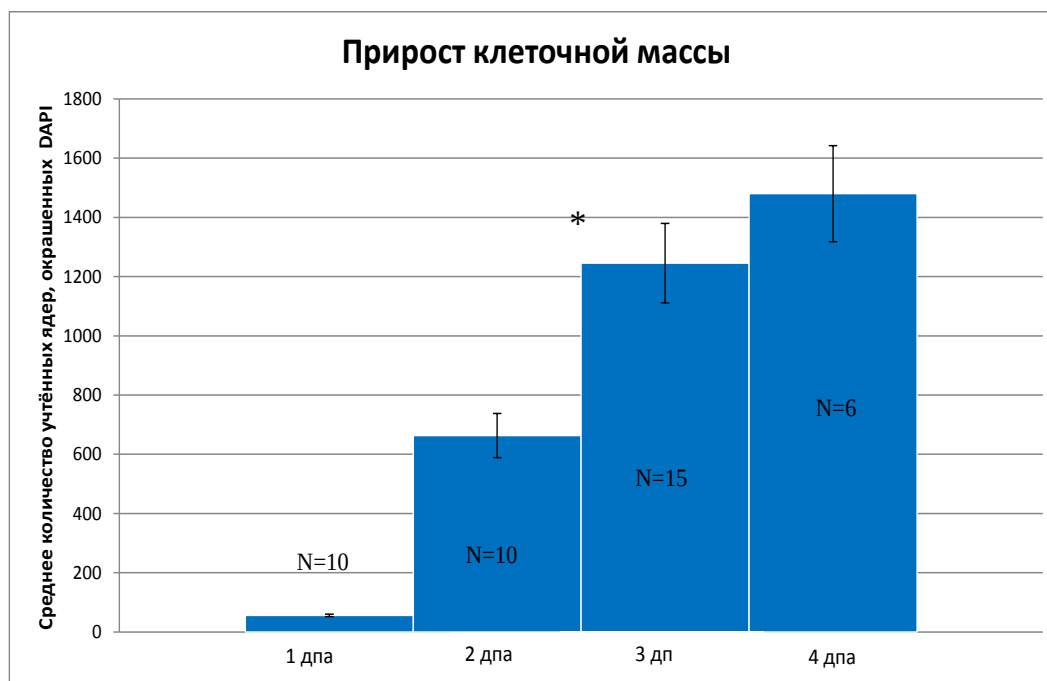


Рис 1. График прироста клеточной массы. По оси ОХ – дни после ампутации (дпа), по оси ОУ – среднее количество ядер регенерата, окрашенных DAPI. N – объём выборки. В качестве планок погрешностей указаны значения стандартной ошибки средней. Звёздочками обозначены достоверные различия между значениями, рассчитанными для разных сроков ($p < 0,05$).

Значения индекса меченых ядер при регенерации

Для анализа пролиферативной активности использовался индекс меченых ядер – отношение ядер, включивших в себя предшественник ДНК в S-фазе, к общему числу ядер в пределах регенерата (рис. 2). Проведя статистический анализ с использованием U-критерия Манна-Уитни, выяснили, что достоверные различия наблюдаются в эксперименте с кратковременным импульсом регенератов на стадии 1 дпа от двух- и трёхдневных. На основе полученного графика можно говорить о значимом увеличении доли единовременно пролиферирующих клеток в области раны в первые два дня регенерации (рис. 2, первые две пары столбцов). На следующие (третьи) сутки после ампутации происходит достоверное увеличение потомства меченых на сроке 2 дпа клеток,

тогда как индекс меченых ядер остается прежним. Такой характер мечения указывает на принципиальное сходство кинетики клеточных популяций на стадиях 2 и 3 дпа. Отсутствие общего прироста клеточной массы и прироста меченых ядер с «размытием» сигнала за четвертые сутки регенерации (рис. 2, последние две пары столбцов), напротив, говорит об общем снижении пролиферативной активности после формирования зачатка первого сегмента.

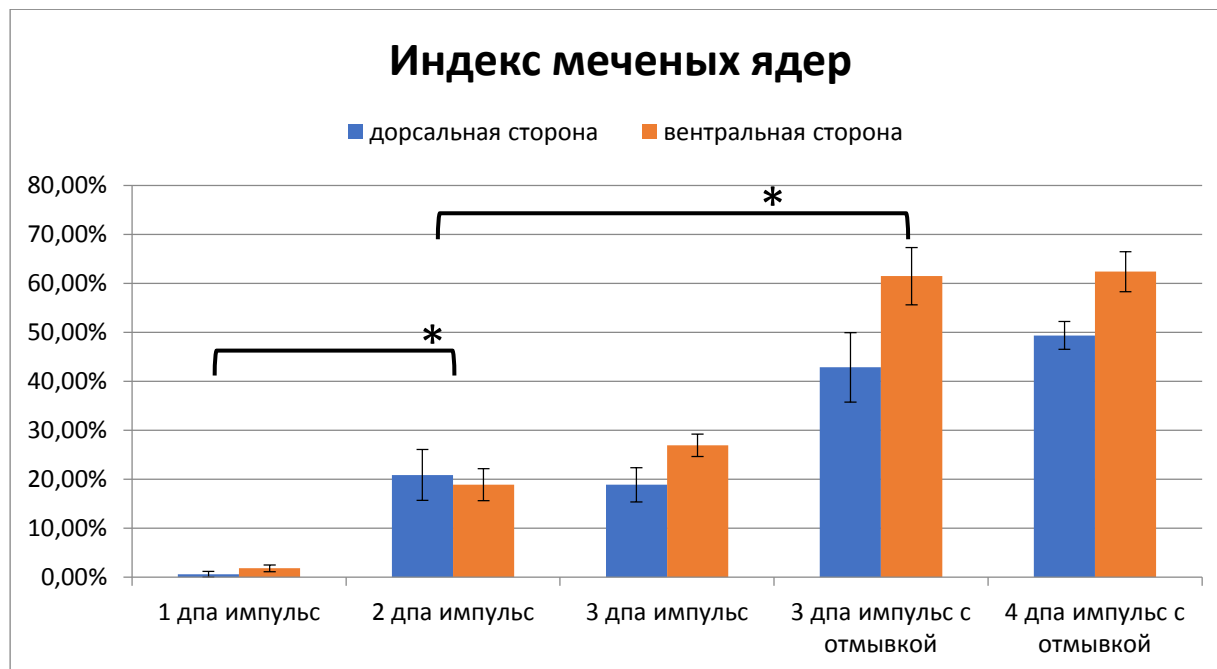


Рис 2. График относительных значений индекса меченых ядер в разных экспериментах. На оси ОХ обозначены дни после ампутации (дпа) и тип эксперимента. На оси ОУ обозначено процентное значение индекса меченых ядер. В качестве планок погрешностей указаны значения стандартной ошибки средней. Звёздочками обозначены достоверные различия между значениями, рассчитанными для разных сроков ($p < 0,05$).

Значение индекса меченых ядер в ходе ларвального развития

На материале нормального развития нами также показана быстро меняющаяся картина на протяжении всего личиночного периода. На стадии ранней метатрохофоры наблюдалось более равномерное распределение клеток в S-фазе и митозе с преобладанием метки в покровных тканях вентральной стороны тела. Индекс меченых ядер у ранних метатрохофор составил около 30% (рис. 3), митотический индекс не превышал 5% (рис. 4). На последующих стадиях развития оба показателя уменьшались примерно в 2-3 раза. Наиболее ярко относительное количество меченых клеток различается в теле личинки и в области пигидия. Так, у нектохет в каудальном положении митотический индекс примерно в два раза выше, чем в остальном теле, а индекс меченых ядер достигает 50% (рис. 3). Очевидно, что высокие значения индекса отражают активную пролиферацию материала будущих постларвальных сегментов.

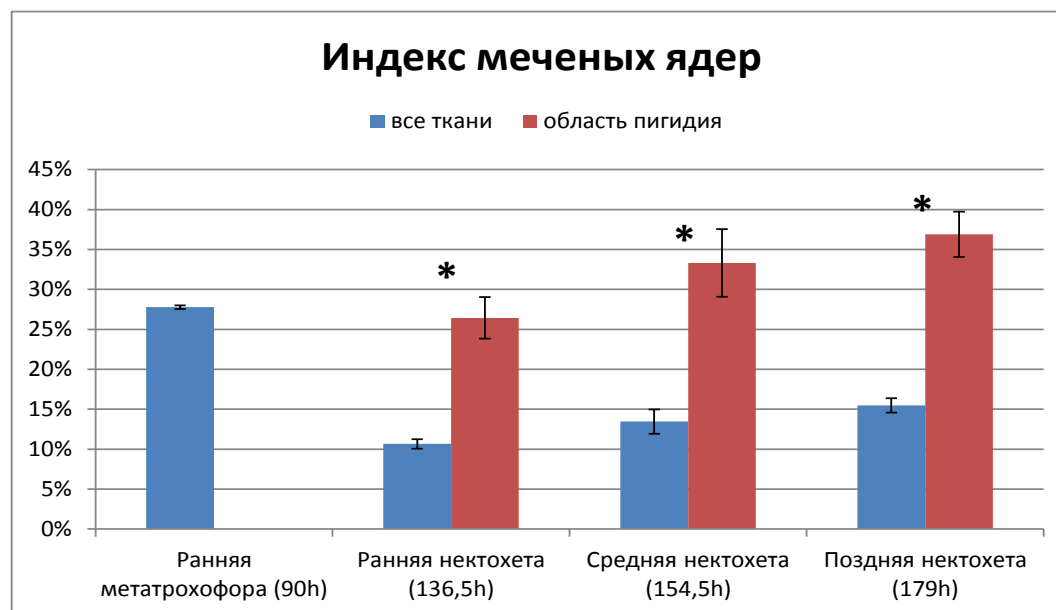


Рис 3. Индекс меченых ядер. На оси ОХ обозначены часы развития, но оси ОУ процент ядер, включивших метку EdU. В качестве планок погрешностей указаны значения стандартной ошибки средней. Звездочками обозначены достоверные отличия между значениями, рассчитанными для всех тканей (синие столбцы) и пигидия (красные столбцы) ($p < 0,05$).

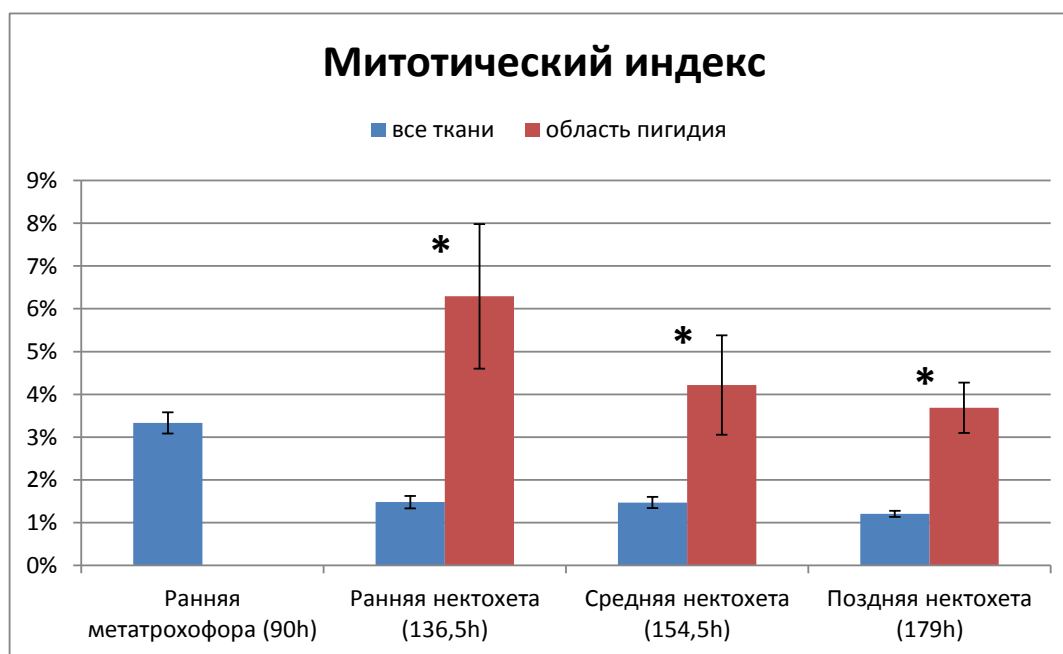


Рис 4. Митотический индекс. На оси ОХ обозначены часы развития, на оси ОУ процент ядер, иммунореактивных к фосфогистону H3. В качестве планок погрешностей указаны значения стандартной ошибки средней. Звездочками обозначены достоверные отличия между значениями, рассчитанными для всех тканей (синие столбцы) и пигидия (красные столбцы) ($p < 0,05$). График показывает процентное отношение количества ядер, окрашенных антителами на фосфогистон к общему количеству ядер, окрашенных DAPI. На его основании можно делать вывод о митотической активности клеток.

Заключение

Статистический анализ экспериментов по регенерации демонстрирует наиболее интенсивный прирост количества клеток в первые 3 дня после операции. Формирование регенерационной почки (1-2 дпа) связано с появлением в области раны активно делящихся клеток покровного эпителия и бластемы, экспрессирующих маркеры мультипотентного и стволового состояния (Kozin, Kostyuchenko, 2015). Изменение характера мечения на этом сроке сопровождается также массовым вступлением в митотический цикл клеток в покровах животного на границе раны. На основе этого факта и изменения характера мечения в этот период можно предположить наличие у *A. virens* процессов локальной дедифференцировки клеток, входящих в состав старого сегмента. Формирование и рост регенерата сопровождаются увеличением индекса меченых ядер, что свидетельствует о высокой пролиферативной активности клеток в этот период. За третьи сутки после ампутации митотическая активность в регенерационной почке приводит к более чем двукратному (в среднем) увеличению меченых EdU клеток.

В ходе ларвального развития, можно говорить о существовании зон повышенной интенсивности клеточных делений, обуславливающих формообразовательные процессы, и по-разному соотносящихся с ними во времени. Установленная картина также свидетельствует об отсутствии зоны роста у ранних личинок и о принципиальном различии в формировании ларвальных и постларвальных сегментов.

Благодарности

Работа поддержана грантом РНФ17-14-01089.

Авторы благодарят МБС СПбГУ (УНБ «Беломорская») и ресурсные центры СПбГУ «Ресурсный центр микроскопии и микроанализа» и «Ресурсный центр Молекулярных и клеточных технологий».

Список литературы

- Дондуа А.К. Влияние актиномицина Д и сибиромидина на эмбриональное и личиночное развитие *Nereis virens* (Sars.) // Онтогенез. 1975. Т. 6. № 5. С. 475-484.
- Дондуа А.К. Клеточное размножение и процессы дифференциации. Ленинград: Наука, 1983. 248 с.
- Козин В.В., Филиппова Н.А., Костюченко Р.П. Восстановление нервной и мышечной системы в ходе регенерации полихеты *Alitta virens* (Annelida: Nereididae) // Онтогенез. 2017. Т. 48. №3. С. 234-247.
- Костюченко Р.П., Козин В.В., Купряшова Е.Е. Регенерация и бесполое размножение у аннелид: клетки, гены и эволюция // Известия РАН. Серия биологическая. 2016. № 3. С. 231–241.
- Salic A., Mitchison T.J. A chemical method for fast and sensitive detection of DNA synthesis *in vivo* // PNAS. – 2008. – Vol. 105, No 7. – P. 2415-2420.
- Kozin V.V., Kostyuchenko R.P. Vasa, PL10, and Piwi gene expression during caudal regeneration of the polychaete annelid *Alitta virens* // Dev Genes Evol. 2015. V. 225. № 3. P. 129-138.

Способность известковых губок (*Calcarea*, *Porifera*) к развитию из диссоциированных клеток

Фролова В.С.¹, Лавров А.И.^{2,3,4}

¹МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

²МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова

³СПбГУ, биологический факультет

⁴Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, г. Москва

Введение

Губки (*Porifera*) представляют собой наиболее древнюю группу из живущих ныне многоклеточных животных. У губок отсутствуют какие-либо органы и системы органов, кроме водоносной системы, посредством которой у этих организмов осуществляется питание и газообмен (Bergquist, 1978; Simpson, 1984; Ereskovsky, 2010; Leys, Hill, 2012, Ересковский, Вишняков, 2015). Водоносная система губок постоянно претерпевает перестройки в меняющихся гидродинамических условиях окружающей среды, что является необходимым для поддержания высокой эффективности фильтрации. Необходимость таких перестроек – одна из причин высокой пластичности и мобильности клеточных структур представителей типа *Porifera*. Большинство клеток губок способны к постоянному перемещению и трансдифференцировкам (Короткова, 1981; Gaino et. al., 1995; Ereskovsky, 2010; Borisenko et. al., 2015).

Одной из форм этой пластичности является способность губок к развитию из диссоциированных клеток. Результатом этого процесса является образование многоклеточных агрегатов разнообразного строения, а в некоторых случаях – полное восстановление функциональной губки (Wilson, 1907; Короткова, 1972; Ereskovsky et. al., 2016; Lavrov, Kosevich, 2016). В процессе реагрегации клетки постоянно мигрируют и претерпевают дедифференцировки и трансдифференцировки (Ефремова, 1969, 1972; Короткова, 1972; Lavrov, Kosevich, 2016). Исследование процесса реагрегации позволяет в лабораторных условиях анализировать преобразования клеточных типов, наблюдать за межклеточными взаимодействиями и формированием различных анатомических структур при восстановлении исходной организации животного. Подобные исследования позволяют лучше понять общие закономерности организации и функционирования тканей высших многоклеточных.

Целью работы стал анализ процесса реагрегации и способности к дальнейшему восстановлению исходной организации особи у известковых губок Белого моря (кл. *Calcarea*, тип *Porifera*).

Материалы и методы

В настоящей работе приводятся данные, полученные в результате изучения процесса реагрегации у четырех видов беломорских известковых губок: *Leucosolonia* cf. *variabilis* (Montagu, 1814) (п/кл. *Calcaronea*); *Sycon* sp. (Risso, 1826) (п/кл. *Calcaronea*); *Sycettusa murmanensis* (Breitfuss, 1898) (п/кл. *Calcaronea*); *Clathrina arnesenae* (Rapp, 2006) (п/кл. *Calcinea*).

Сбор образцов губок и эксперименты по реагрегации проводились на базе Беломорской биостанции им. Н.А. Перцова. Культуры клеток губок были получены при помощи механического метода диссоциации и помещены в фильтрованную морскую воду. Каждый день проводилась фотосъемка культур для прижизненного описания развития и морфологии многоклеточных агрегатов. Каждые 48 часов из культур выбирались агрегаты для фиксации 2,5% глутаровым альдегидом с последующей постфиксацией 1% раствором тетраоксида осмия. Подробное изучение

строения основных стадий реагрегации губок, морфогенезов и судьбы основных клеточных типов было проведено при помощи световой, трансмиссионной электронной и сканирующей микроскопии.

Результаты и обсуждения

Процесс реагрегации у всех исследуемых видов проходит сходным образом. После диссоциации клетки, попавшие в суспензию, приобретают амeboидную подвижность, которая позволяет им формировать клеточные скопления. Через 24 часа после диссоциации (чпд) в культурах наблюдалось формирование первичных агрегатов. Размеры таких агрегатов составляли от 100 мкм до 150 мкм, иногда все клетки формировали один крупный агрегат. Первичные агрегаты имеют округлую, либо неправильную форму. Для них характерна неплотная упаковка клеток. На поверхности таких агрегатов обнаруживаются пустые пространства, сопоставимые с размерами клеток. Ультраструктурные исследования позволили выделить два основных типа клеток в составе первичных агрегатов – хоаноциты и амeboциты.

Через 72-96 чпд в культурах начиналась эпителизация. Она сопровождается образованием на поверхности агрегатов пинакоцитов – клеток, которые у интактных губок выстилают поверхность тела и стенки каналов водоносной системы, а также осуществляют прикрепление губки к субстрату. Агрегаты в процессе эпителизации приобретают округлую форму с более сглаженной поверхностью, их диаметр достигает 200 мкм. Клетки в них упакованы плотнее, чем в первичных агрегатах, а количество пустых пространств значительно сокращается. Многоклеточные агрегаты губок, имеющие подобное строение, называются ранними примморфами (Müller et al., 1999; Sipkema et al., 2003; Zhang et al., 2003, Valisano et al., 2006; Chernogor et al., 2011; Ereskovsky et al., 2016; Lavrov, Kosevich, 2016). Ранние примморфы является заключительной стадией в процессе реагрегации у исследованных видов.

Нами были обнаружены некоторые различия в протекании процесса реагрегации, заключающиеся в скорости наступления основных стадий и деталях строения примморфов у разных видов. У *Leucosolenia cf. variabilis*, *Sycettusa murmanensis* и *Clathrina arnesenae* эпителизация начинается через 72-96 чпд, в то время как у вида *Sycon sp.* – уже через 24 чпд.

Гистологические и ультраструктурные исследования показали, что в течение всего процесса реагрегации происходят постоянные перестройки и трансдифференцировки клеток. Так, в первичных многоклеточных агрегатах мы не идентифицировали экзопинакоциты, которые появляются на стадии ранних примморфов. Мы полагаем, что эти клетки возникают в процессе де- и трансдифференцировок других клеток. При изучении ранних примморфов с помощью сканирующего электронного микроскопа нами были обнаружены хоаноциты, претерпевающие трансдифференцировку в экзопинакоциты. При этом происходит постепенное распластывание клетки, втягивание жгутика и микроворсинок. Потенции хоаноцитов к трансдифференцировкам также были показаны в ряде исследований (Ефремова, 1972; Короткова, 1972, 1997; Ereskovsky et al., 2016).

Однако большое количество хоаноцитов мы наблюдали только в примморфах *Sycon sp.*, у остальных видов подавляющее большинство клеток составляли амeboциты. Они в большом количестве встречаются как на поверхности агрегатов, так и во внутренних частях характеризуются способностью к миграциям внутри агрегатов. Поэтому мы предполагаем, что у исследованных известковых губок, как и у *Demospongiae*, амeboциты имеют потенции к трансдифференцировкам (Ефремова, 1969, 1972; Никитин, 1973).

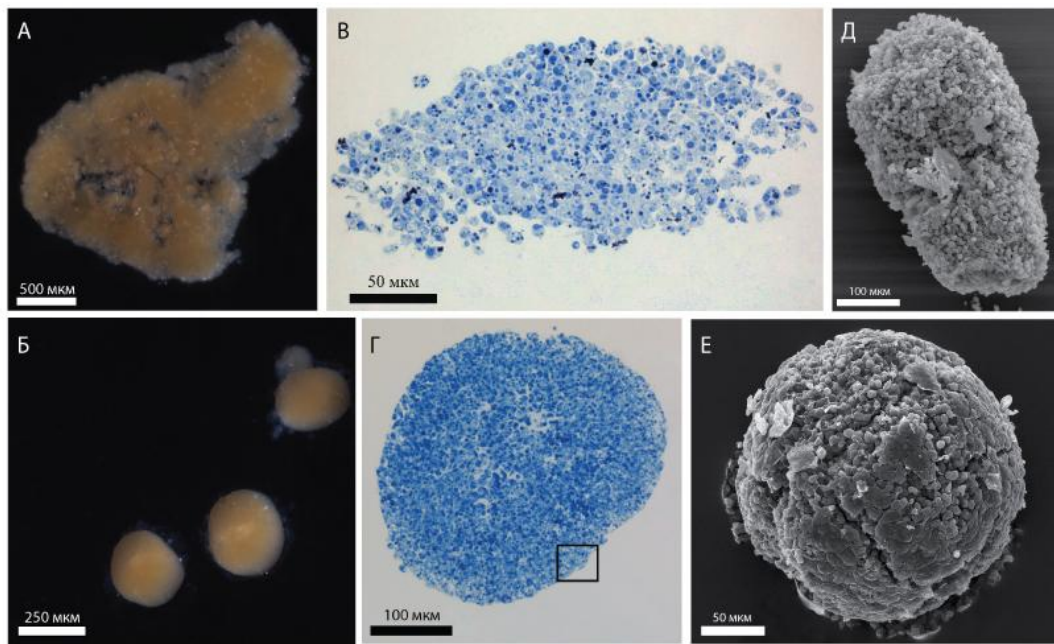


Рис. 1. Строение первичных многоклеточных агрегатов и ранних приморфов *Sycettusa murmanensis*. А – крупный первичный многоклеточный агрегат возрастом 24 чпд; Б – ранние приморфы возрастом 72 чпд; В – срез первичного многоклеточного агрегата возрастом 24 чпд; Г – срез раннего приморфа возрастом 96 чпд (выделенная область указывает на экзопинакоцит); Д – общий вид первичного многоклеточного агрегата возрастом 24 чпд; Е – общий вид раннего приморфа возрастом 96 чпд.

Таким образом, можно предположить три схемы формирования экзопинакоцитов на поверхности первичных многоклеточных агрегатов:

- 1) Хоаноциты, включившиеся в состав первичных многоклеточных агрегатов, расположенные на поверхности первичных многоклеточных агрегатов, претерпевают прямую трансдифференцировку в экзопинакоциты.
- 2) Хоаноциты и другие типы клеток, которые были разобщены в процессе диссоциации, претерпевают дедифференцировку до амебоцитов при попадании в суспензию. Далее эти амебоциты, уже будучи в составе первичных многоклеточных агрегатов, оказываются на поверхности и трансдифференцируются в экзопинакоциты.
- 3) Амебоциты интактных тканей при диссоциации не претерпевали трансдифференцировок, но при включении в состав первичных многоклеточных агрегатов, трансдифференцируются в экзопинакоциты, будучи локализованы на поверхности агрегатов.

По-видимому, все предложенные пути формирования экзопинакоцитов в равной степени реализуются при трансформации первичных многоклеточных агрегатов в ранние приморфы. Таким образом, мы можем наблюдать как мезенхимально-эпителиальные, так и эпителиально-мезенхимные морфогенезы при формировании ранних приморфов.

Выводы

1. У всех изученных видов известковых губок реагрегация протекает сходным образом, хотя существуют небольшие межвидовые различия, которые заключаются в скорости протекания процесса и особенностях трансформации первичных многоклеточных агрегатов в ранние приморфы.

2. Для первичных многоклеточных агрегатов характерны неплотная упаковка клеток и наличие следующих типов клеток: хоаноциты, амебоциты и клетки с включениями. При трансформации в ранние примморфы на поверхности таких агрегатов возникают очаги эпителизации, где формируются экзопинакоциты.

3. У всех изученных видов в процессе реагрегации наблюдаются дедифференцировки и трансдифференцировки клеток. После попадания в суспензию, многие типы клеток дедифференцируются до амебоцитов, а в процессе формирования ранних примморфов амебоциты и хоаноциты претерпевают трансдифференцировку в экзопинакоциты. Таким образом, при развитии известковых губок из диссоциированных клеток можно наблюдать как мезенхимно-эпителиальные, так и эпителиально-мезенхимные морфогенезы.

Благодарности

Исследование поддержано грантами РФФИ № 19-04-00545 и № 19-04-00563 и РНФ №17-14-01089 (сканирующая электронная микроскопия).

Список литературы

- Ересковский А.В., Вишняков А.Э. Губки (Porifera): Учебное пособие. М.: Тов. науч. изд. КМК. – 2015. – 99 с.
- Ефремова С.М. Морфологический анализ развития губки *Ephydatia fluviatilis* из диссоциированных клеток // Вестник ЛГУ. – 1969. – № 9. – С. 39-53.
- Ефремова С.М. Морфофизиологический анализ развития пресноводных губок *Ephydatia fluviatilis* и *Spongilla lacustris* из диссоциированных клеток // Бесполое размножение, соматический эмбриогенез и регенерация / Отв. ред. Б.П. Токин. Л.: Изд-во ЛГУ. – 1972. – С. 110-154.
- Короткова Г.П. Общая характеристика губок // Морфогенезы у губок // Л.: Изд-во ЛГУ. – 1981. – С. 5-51.
- Короткова Г.П. Регенерация животных. СПб: Изд-во С.-Петерб. ун-та. – 1997. – 479 с.
- Короткова Г.П. Сравнительно-морфологические исследования развития губок из диссоциированных клеток // Бесполое размножение, соматический эмбриогенез и регенерация / Отв. ред. Б.П. Токин. Л.: Изд-во ЛГУ. – 1972. – С. 74-109.
- Никитин Н.С. Особенности поведения изолированных одиночных клеток пресноводной губки *Ephydatia fluviatilis* (L.) // Морфогенетические процессы при бесполом размножении, соматическом эмбриогенезе и регенерации / Отв. ред. Б.П. Токин. Л.: Изд-во ЛГУ. – 1973. – С. 88-96.
- Bergquist P.R. Sponges. Berkley and Los Angeles, University of California Press. – 1978. – 268 p.
- Borisenko I.E., Adamska M., Tokina D.B., Ereskovsky A.V. Transdifferentiation is a driving force of regeneration in *Halisarca dujardini* (Demospongiae, Porifera) // PeerJ. – 2015. – V. 3. – e1211.
- Chernogor L.I., Denikina N.N., Belikov S.I., Ereskovsky A.V. Long-term cultivation of primmorphs from freshwater Baikal sponge *Lubomirskia baikalensis* // Mar. Biotechnol. – 2011. – V. 13. №4. – P. 782-792.
- Ereskovsky A.V. Comparative Embryology of Sponges. Springer Netherlands. – 2010. – 329 p.
- Ereskovsky A.V., Chernogor L.I., Belikov S.I. Ultrastructural description of development and cell composition of primmorphs in the endemic Baikal sponge *Lubomirskia baikalensis* // Zoomorphology. – 2016. – V. 135. № 1. – P. 1-17.
- Gaino E., Manconi R., Pronzato R. Organizational plasticity as a successful conservative tactics in sponges // Anim. Biol. – 1995. – V. 4. – P. 31-43.
- Lavrov A.I., Kosevich I.A. Sponge cell reaggregation: Cellular structure and morphogenetic potencies of multicellular aggregates // J. Exp. Zool. Part A. – 2016. – V. 325. № 2. – P. 158-177.

- Leys S.P., Hill A.* The physiology and molecular biology of sponge tissues // *Adv. Mar. Biol.* – 2012. – V. 62. – P. 1-56.
- Müller W.E.G., Wiens M., Batel R., Steffen R., Schröder H.C., Borojevic R., Custodio M.R.* Establishment of a primary cell culture from a sponge: primmorphs from *Suberites domuncula* // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1999. – V. 178. № 1. – P. 205-219.
- Simpson T.L.* The cell biology of sponges. New York: Springer-Verlag. – 1984. – 662 p.
- Sipkema D., van Wielink R., van Lammeren A.A.M., Tramper J., Osinga R., Wijffels R.H.* Primmorphs from seven marine sponges: formation and structure // *J. Biotechnol.* – 2003. – V. 100. № 2. – P. 127-139.
- Valisano L., Bavestrello G., Giovine M., Cerrano C.* Primmorphs formation dynamics: a screening among Mediterranean sponges // *Mar. Biol.* – 2006. – V. 149. № 5. – P. 1037-1046.
- Wilson H.V.* On some phenomena of coalescence and regeneration in sponges // *J. Exp. Zool.* – 1907. – V. 5. № 2. – P. 245-258.
- Zhang W., Zhang X., Cao X., Xu J., Zhao Q., Yu X., Jin M., Deng M.* Optimizing the formation of in vitro sponge primmorph from Chinese sponge *Stylotella agminata* // *J. Biotech.* – 2003. – V. 100. № 2. – P. 161-168.

Исследования биоты и экосистем реликтовых прибрежных озер / Studies of biota and ecosystems of relict coastal lakes

Исследования мелкомасштабного распределения микроорганизмов в хемоклине прибрежных стратифицированных водоемов, отделяющихся от Белого моря

Воронов Д.А.^{1,2}, Краснова Е.Д.³

¹*Институт проблем передачи информации им А.А. Харкевича РАН, Москва*

²*НИИ физ-хим биологии им. А.Н. Белозерского МГУ им. М.В. Ломоносова;*

³*МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет*

Аннотация

С помощью нового оригинального пробоотборника, сконструированного Д.А. Вороновым, было изучено вертикальное распределение некоторых простейших и прокариот внутри хемоклина нескольких меромиктических озер на побережье Белого моря, с разрешением 2,5 см. Выявлены заметные различия в численности инфузорий, одноклеточных водорослей, цианобактерий и анаэробных фототрофных бактерий по слоям малой размерности.

Summary

Using the new original sampler designed by D.A. Voronov, the vertical distribution of some prokaryotic and eukaryotic microorganisms within the chemocline of several meromictic lakes on the White Sea coast, with the spatial resolution of 2.5 cm was studied. Significant differences in the abundance of infusorians, unicellular algae, cyanicacteria, and anixygenic phototrophic bacteria over the layers of small dimension were revealed.

Введение

Измерение физико-химических параметров в водоемах с резкой вертикальной стратификацией представляет серьезную проблему, поскольку на расстоянии одного-двух сантиметров по глубине измеряемые характеристики могут существенно различаться. Еще большую проблему представляет отбор проб в градиентной зоне для изучения состава биоты. Для этого необходимы совершенно иные пробоотборники, нежели те, что традиционно используются в морских или лимнологических исследованиях. Исследователям приходится изготавливать оригинальные устройства из шприцов, расположенных вертикально в один или несколько рядов (Baker et al., 1985; Børshiem, 1985; Rogozin, Degermendzhy, 2008), либо пробоотборники из двух конусов, обращённых друг к другу основаниями, расстояние между которыми составляет несколько мм, и вода откачивается из промежутка между ними с помощью перистальтического насоса (Camacho, 2006).

В своей работе таких на меромиктических озерах и лагунах на побережье Белого моря (Краснова и др., 2014; Краснова и др., 2016) для отбора проб с разной глубины мы обычно используем погружной насос, который позволяет отбирать пробы воды с дискретностью 5-10 см. Однако для изучения вертикального распределения микроорганизмов внутри зоны с наибольшими градиентами, хемоклина, такое разрешение недостаточно.

Методы

Для решения этой проблемы один из авторов этой статьи Д.А. Воронов сконструировал оригинальное многошприцевое устройство для отбора проб воды в условиях резких градиентов с

шагом 2,5 см рис.1). Пробоотборник состоит из металлической рамы, в которой закреплены 15 шприцов (в другом варианте прибора шприцов 25) объемом 5 мл таким образом, чтобы отверстия находились на расстоянии 2,5 см друг от друга. С одной стороны к раме прикреплен трос, с другой – груз-отвес, пробоотборник опускается под воду в строго вертикальном положении. Трос аккуратно размечен по длине по сантиметрам, что позволяет точно определять положение пробоотборника на заданной глубине. Раскрытие шприцов обеспечивается гидравлическим приводом к двум краевым шприцам, к носикам которых прикреплены тонкие трубки, заполненные водой. На другом конце трубок – такие же заполненные водой шприцы, которые остаются в руках исследователя. При надавливании на поршни внешних шприцов давление через трубки передается внутрь цилиндров краевых шприцов пробоотборника, погруженного под воду, что создает усилие для раскрытия пустых шприцов, которые таким образом захватывают воду из слоя 30 см (в варианте с 13 шприцами) или в варианте с 25 шприцами – 55 см. Установку с заполненными шприцами мы поднимаем из воды, вынимаем шприцы из рамы и немедленно надеваем на носики запаянные иглы, чтобы сохранить анаэробные условия и избежать потери материала.



Рис. 1. Д.А. Воронов с пробоотборником перед погружением в воду.

С помощью нового пробоотборника летом 2016 г. и зимой 2017 г. были отобраны серии проб для изучения тонкого распределения микроорганизмов в хемоклине двух прибрежных мезомиктических озёр: Трёхцветного и Нижнего Ершовского. В оз. Трёхцветном было отобрано 15 проб в диапазоне глубин 1,5-1,9 м; в оз. Н. Ершовском – 15 проб в диапазоне 1,8-2,1 м. В обоих случаях пробы охватывали высокоплотное сообщество зеленых серных бактерий и прилегающие к нему слои.

Результаты

Благодаря столь дробному отбору проб удалось определить толщину высокоплотного бактериального слоя в оз. Трёхцветном. В августе 2016 г. интенсивный зеленый цвет, который говорит о массовом развитии зеленых серных бактерий *Chlorobium*, имели всего 2 шприца (рис. 2). Поскольку расстояние между ними 2,5 см, то толщина слоя из серобактерий – менее 5 см.



Рис. 2. Шприцы с пробами из хемоклина оз. Трёхцветного.

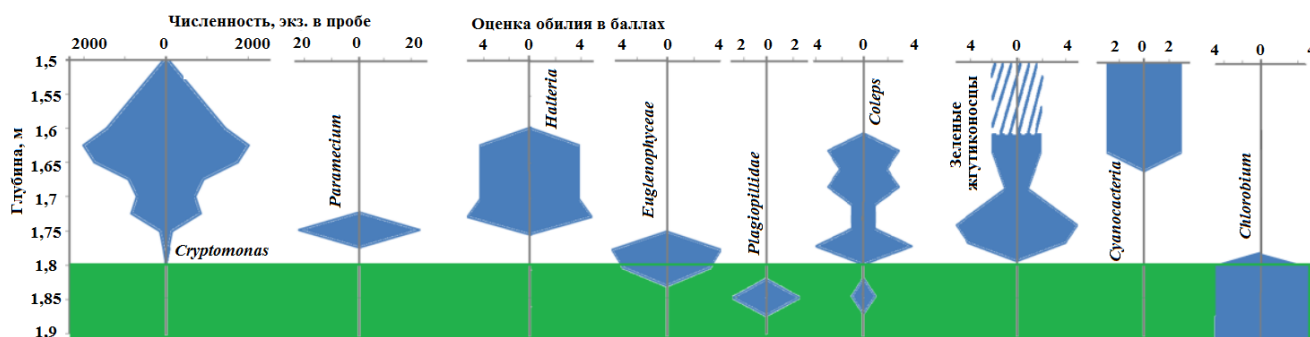


Рис. 3. Тонкое распределение микроорганизмов в области хемоклина оз. Трёхцветного в диапазоне глубин 1,5-1,9 м, 4 августа 2016 г.

Граница аэробной и анаэробной зон проходила на глубине 1,8 м (рис. 3). Выявлены три группы микроорганизмов: 1) строгие аэробы, обитающие значительно выше границы окислительно-восстановительных условий. Сюда относятся криптофитовые жгутиконосцы *Cryptomonas* sp., два вида инфузорий (*Halteria* sp. и *Coleps* sp.), неидентифицированные зеленые жгутиконосцы и мелкие кокки-цианобактерии; 2) организмы, приуроченные к редокс-границе (эвгленовые жгутиконосцы и инфузории *Paramecium* sp.); и 3) анаэробные организмы (инфузории *Plagiopillidae* и зеленые серные бактерии *Chlorobium*). Зоны обитания этих групп практически не пересекаются, что удалось узнать только благодаря дробному отбору проб с шагом 2,5 см.

В январе 2017 г. благодаря способности нового пробоотборника работать на морозе нам впервые удалось изучить зимнее мелкомасштабное вертикальное распределение инфузорий внутри хемоклина этого озера (рис. 4). Сообщество инфузорий было представлено почти чистой монокультурой из одного вида, идентифицированного нами как *Paramecium* sp. На его долю приходилось 87% суммарной численности инфузорий. Остальные 13% приходились на другой более мелкий вид инфузорий, который мы не определили.

Инфузории *Paramecium* sp. населяли только верхнюю, светлую часть хемоклина от 1,6 до 1,775 м с микроаэробными условиями. Наибольшей численности они достигали на глубине 1,625 м, где сконцентрировано 40% популяции. В окрашенной сероводородной зоне этот вид не встречался. Второй вид встречен только в самой верхней части хемоклина. По всей видимости, оба вида – микроаэрофилы, причем резистентность к сероводороду у неидентифицированного мелкого вида инфузорий ниже, чем у *Paramecium* sp.

В оз. Н. Ершовском в августе 2016 г. редокс-граница проходила между горизонтами 2,05 и 2,075 м. Начиная с глубины 2,075 м, вода имела интенсивно-зеленый цвет, обусловленный зелеными серобактериями *Chlorobium*. Диатомовые водоросли *Entomoneis* sp. и один вид инфузорий (предположительно – *Halteria* sp.) были приурочены к аэробной зоне, другие несколько видов

инфузорий, миксотрофные жгутиконосцы *Euglena* sp. и крупные динофлагелляты *Ceratium hirsutella* были сконцентрированы в толще зеленого слоя в анаэробных условиях.

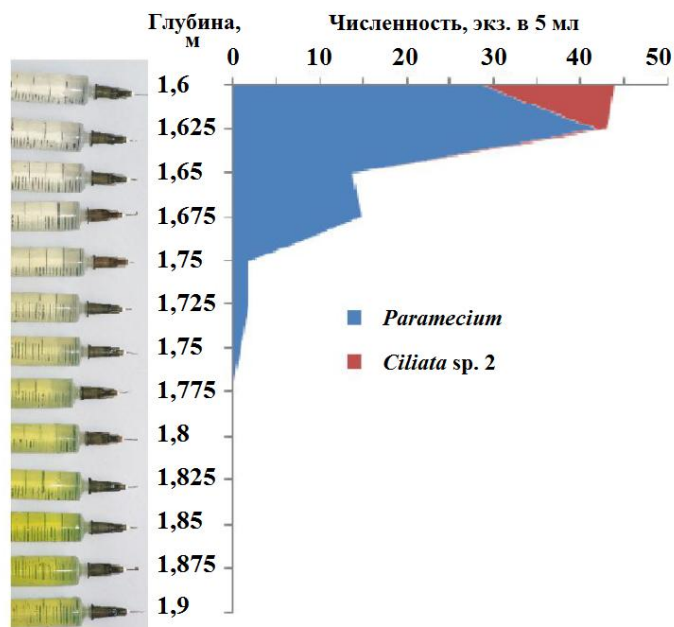


Рис. 4. Мелкомасштабное распределение инфузорий в хемоклине оз. Трехцветного в диапазоне глубин 1,6–1,9 м, 29 января 2017 г.

Автотрофные зеленые жгутиконосцы отмечены исключительно выше редокс-границы, бесцветные жгутиконосцы были сконцентрированы вблизи этой границы, но чуть выше нее, мелкие синезеленые кокки погружены в анаэробную толщу, в ее верхней части, а бактерии (преимущественно аноокисленные автотрофные зеленые серобактерии) были распределены по всей анаэробной части изученного слоя.

При традиционном отборе проб насосом организмы, обитающие на расстоянии 10 см друг от друга, оказались бы в одной пробе и создавали иллюзию единого сообщества.

Заключение

В нашей стране аналогичный гидравлический многошприцевой пробоотборник, но с расстоянием между шприцами 5 см, разработан в Институте биофизики Сибирского Отделения РАН в г. Красноярске (Rogozin, Degermendzhi, 2008), его используют для отбора проб в градиентной зоне меромиктических озер Хакасии. Наш пробоотборник отличается большей дробностью, меньшим объемом каждой пробы и иным принципом подачи усилия для раскрытия шприцов.

Благодарности

Работа поддержана РФФИ (грант № 16-05-00548-а).

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. Исследования отделяющихся водоемов на побережье Белого моря. Комплексные исследования Бабьего моря, полу-изолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота – изменения на фоне трансгрессии берегов // Труды Беломорской биостанции МГУ. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2016. – Т. 12. – С. 211-241.
- Краснова Е.Д., Демиденко Н.А., Пантюлин А.Н., Фролова Н.Л., Ефимова Л.Е., Широкова В.А. Термический и ледовый режимы реликтовых водоемов, отделяющихся от Белого

моря // В сборнике: Динамика и термика рек, водохранилищ и прибрежной зоны морей труды VIII Международной научно-практической конференции: в 2 томах. – М.: Российский университет дружбы народов, 2014. – С. 430-443.

Baker A L., Kromer K., Tyler B., Tyler P. A family of pneumatically-operated thin layer samplers for replicate sampling of heterogeneous water columns // *Hydrobiologia.* – 1985. – Vol. 122. – P. 207-211.

Børsheim K.Y., Kuenen J.G.; Gotschal J., Dundas I. Microbial activities and chemical gradients in the chemocline of a meromictic lake in relation to the precision of the sampling procedure // *FEMS Microbiol. Ecol.* – 1985. – Vol. 31. P.: 337–341.

Camacho A. On the occurrence and ecological features of deep chlorophyll maxima (DCM) in Spanish stratified lakes // *Limnetica.* – 2006. – Vol. 25. – № 1-2. – P. 453-478.

Rogozin D.Y., Degermendzhy A.G. Hydraulically-operated thin-layer sampler for sampling heterogeneous water columns // *J. Sib. Fed. Univ.* – 2008. – № 1. – P. 111-117.

Бактериохлорофиллы, бактерии и инфузории в небольших озерах, отделяющихся от Белого моря

Горбунов М.Ю., Уманская М.В., Быкова С.В.

Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти

Введение

Береговая линия морей и океана непрерывно изменяется из-за изменения уровня океана и тектонических движений суши. Это приводит к постоянной изоляции от моря некоторых его участков или, наоборот, к соединению ранее изолированных прибрежных озер и лагун с морем. В частности, на всей территории Фенноскандии после таяния скандинавского ледникового щита происходит гляциокластическое поднятие (Rosentau et al., 2012), современная скорость которого на побережье Кандалакшского залива Белого моря оценивается в 4-8 мм в год. Поэтому и сейчас здесь продолжается процесс формирования новых прибрежных озер путем изоляции заливов и бухт от основной акватории. Если они имеют достаточную глубину, в этих водоемах на некоторое время возникает длительная устойчивая соленостная стратификация, сопровождающаяся долговременной изоляцией от атмосферы придонных слоев воды и типичной для меромиктических водоемов аноксией. В результате, в ранее однородном водоеме образуются совершенно новые и совершенно свободные экологические ниши с условиями, резко контрастирующими с ранее существовавшими. Очевидно, исследование таких озер на различных стадиях их отделения от моря представляет большой интерес для понимания эволюции экосистем прибрежных меромиктических водоемов.

В 2014 и 2015 гг. мы исследовали несколько водоемов в окрестностях Беломорской биологической станции МГУ, образовавшихся в недавнее время (Krasnova et al., 2015) в результате поднятия уровня суши. В этой работе мы представляем результаты исследования вертикального распределения отдельных компонентов микробного сообщества трех меромиктических озер с пресным или солоноватым миксолимнионом в июле 2014 г. и сентябре 2015 г.

Объекты и методы

Исследованные озера расположены на побережье Кандалакшского залива Белого моря. Два озера, Трехцветное (66.5926 N, 32.9796 E) и Еловое (66.4819 N, 33.2797 E), невелики, имеют значительную проточность и пресный поверхностный слой до глубины 1,25 и 0,5-0,75 м, соответственно. Оз. Большие Хрусломены (66.7176 N, 32.8580 E) – значительно более крупное, с меньшей скоростью водообмена и солоноватоводным миксолимнионом с соленостью около 5 ‰. Пробы в озерах были отобраны 12-15 июля 2014 и 12-17 сентября 2015 г. с помощью тонкослойного помпового пробоотборника. Физико-химические характеристики были определены в момент отбора портативными инструментами.

Сульфиды определяли колориметрически с диэтил-р-фенилендиамином; биогенные элементы – стандартными методами после удаления сульфидов. Для пигментного анализа известные объемы воды фильтровали через стеклянные фильтры с номинальным порогом удержания 1,2 мкм; фильтраты – через ядерные фильтры с диаметром пор 0,5 мкм. Экстракцию пигментов проводили 90% водным ацетоном; концентрации пигментов определяли методом спектральной реконструкции дифференциальных спектров экстрактов до и после подкисления. В качестве эталонных использовали дифференциальные спектры чистых пигментов, выделенных из различных культур водорослей и фототрофных бактерий.

На мембранных фильтрах учитывали автотрофный пикопланктон (по автофлуоресценции хлорофилла), Chlorobiaceae (в проходящем свете в режиме DIC) и общую численность бактерий

(после окраски DAPI). Для определения и учета инфузорий пробы воды концентрировали и фиксировали насыщенным раствором сулемы.

Результаты

Во всех трех озерах придонный слой был анаэробным, с восстановительными условиями и высоким содержанием сульфидов. Однако только в оз. Трехцветное зона окислительно-восстановительного скачка располагалась в пределах градиента солености, на глубине 1,8 м. В двух остальных озерах редоксклин располагался существенно ниже, на глубине 2,6-3 м в оз. Еловое и 4,1-4,5 м в оз. Б. Хрусломены, при положении галоклина в области 1-2 и 2-3 м, соответственно. Верхняя часть зоны между гало- и редоксклином была окисгенированной, нижняя – микроаэробной. В оз. Еловое и Хрусломены наблюдался слой, лишенный как значительных количеств кислорода, так и сульфидов. В оз. Еловое он имел небольшую мощность, ~30 см, но в оз. Б. Хрусломены достигал 1 м, от 3,5 до 4,5 м. Таким образом, вертикальные распределения физико-химических условий в озерах были довольно контрастными.

В июле 2014 г. физико-химические условия в оз. Трехцветное и Еловое были аналогичными, за исключением более резких градиентов температуры из-за значительно большего прогрева миксолимниона.

Содержание хлорофилла (Хл) «а» в поверхностном слое и эпи/миксолимнионе всех трех озер было низким, 1-6 нМ. В оз. Трехцветное был обнаружен значительный глубоководный максимум хлорофилла в области редоксклина, в котором его содержание составляло 695 нМ. В оз. Еловое этот максимум был небольшим (35 нМ), а в оз. Хрусломены максимум в редоксклине отсутствовал, однако небольшой подъем концентрации (~10 нМ) отмечался на глубинах 2,5 и 3,5 м. Во всех озерах непосредственно в зоне редоксклина располагались максимумы бактериохлорофиллов (Бхл) *c-e* фототрофных зеленых бактерий. Их суммарная концентрация достигала около 750 нМ (Еловое) и 6900 нМ (Трехцветное). При этом, если в Трехцветном наблюдалось сильное доминирование Бхл *d*, то в Еловом в близких количествах присутствовали Бхл *d* и *e*.

Глубоководные максимумы Хл *a* в трех озерах были обусловлены доминированием различных организмов: в Еловом преобладали фототрофные пикоэукариотические жгутиконосцы, в Трехцветном – одноклеточные пикоцианобактерии. В оз. Б. Хрусломены редоксклинный максимум окисгенированных фототрофов отсутствовал, но на нижней границе распространения кислорода был зарегистрирован максимум фототрофных пикоцианобактерий. В вышележащих горизонтах они замещались колониальными формами морфотипа *Arhanosarpsa*. Кроме того, в оз. Трехцветное в зоне редоксклина были зарегистрированы коричневые криптофитовые водоросли, отличающиеся от формы, доминирующей в оз. Кисло-Сладкое (Krasnova et al., 2014).

Общая численность бактерий в поверхностном слое всех трех озер была близка и составляла $3-3,5 \times 10^9$ кл./л. Во всех озерах в зоне редоксклина был расположен абсолютный максимум численности бактерий, он был равен 38×10^9 кл./л (Еловое, 2,7 м), 155×10^6 кл./мл (Трехцветное, 1,9 м) и 45×10^9 кл./л (Б. Хрусломены, 4,4-4,5 м). В оз. Трехцветном этот максимум узок и представлял собой типичную «микробную пластину»; в двух остальных озерах его ширина составляла 0,5-0,7 м (рис.1).

Во всех трех озерах более половины бактерий в максимуме составляли фототрофные Chlorobiaceae. При микроскопировании в их составе в оз. Трехцветном обнаруживались только зеленые формы, а в оз. Еловом преобладали коричнево-окрашенные, составлявшие около 60% всех Chlorobiaceae. Они же доминировали по интегральной численности в оз. Б. Хрусломены, однако в максимуме численности, а также по интегральной биомассе преобладали зеленые формы. Ни в одном из озер при микроскопировании не удалось обнаружить фототрофных протеобактерий (серных и несерных пурпурных бактерий). Судя по результатам пигментного анализа, они, если и присутствовали, то в очень небольших количествах. Нефототрофные бактерии также образовывали максимум в области хемоклина. После заметного спада ниже редоксклина

их численность во всех озерах вновь возрастала к придонному слою, и в оз. Еловом она становилась сравнимой с численностью в области редоксклинного максимума.

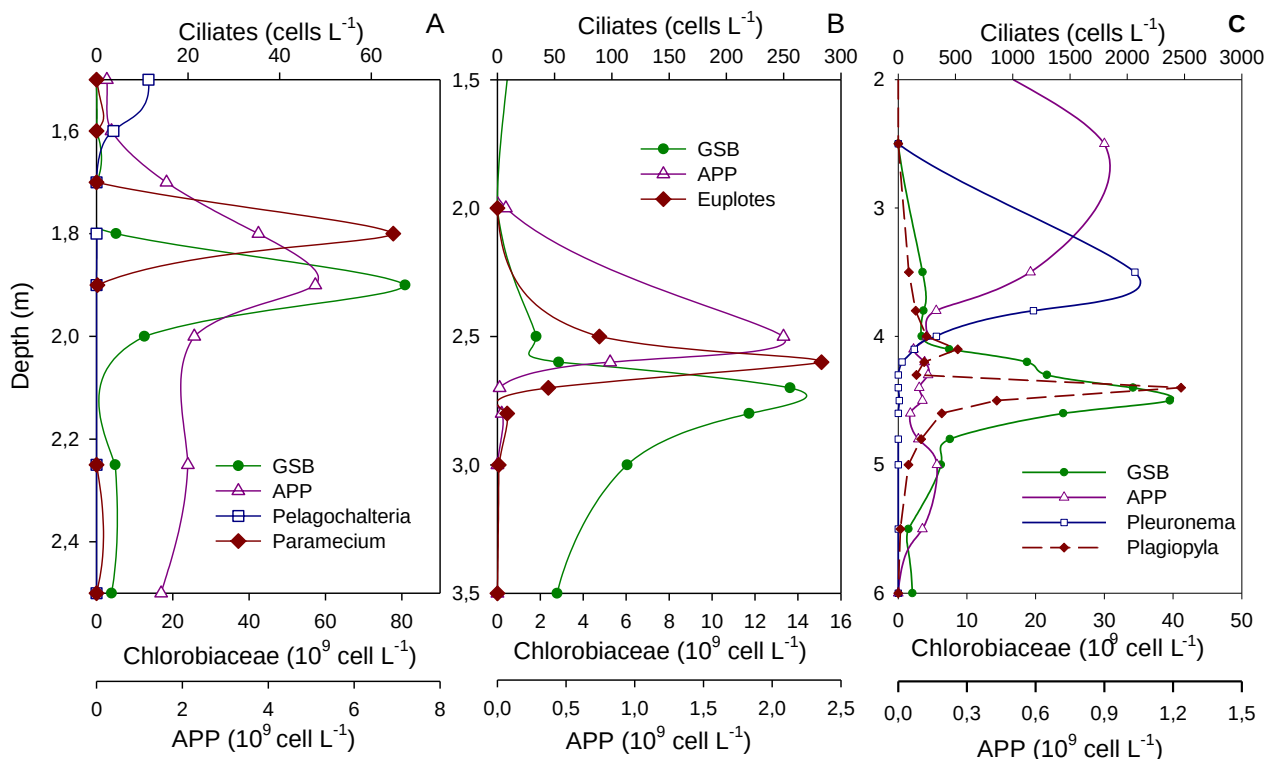


Рис.1. Вертикальное распределение зеленых серных бактерий (GSB, Chlorobiaceae), окислительных пикофототрофов (APP) и доминирующих видов инфузорий в области их максимумов биомассы в толще воды озер Трехцветное (А), Еловое (В) и Б. Хрусломены (С).

Сообщества инфузорий трех озер были крайне гетерогенны по вертикали, и различны по видовому составу. Максимумы развития инфузорий во всех трех озерах приурочены к микроаэробной зоне.

Всего в оз. Еловое обнаружено 18 видов инфузорий, причем 8 из них развивались только в аэробной зоне (0–2 м). В озере доминировал *Euplotes zenkewitchi*, численность которого составляла более 90% общей численности всех инфузорий. Хотя его максимум развития был расположен на глубине 2,6 м, несколько выше микробной пластины, он, очевидно, способен активно питаться в ней или в ее верхней части, временно опускаясь в анаэробные слои для питания.

В оз. Трехцветном инфузории были несколько более разнообразны. Всего было обнаружено 30 видов инфузорий, однако 18 из них встречались исключительно в пресноводном слое, на глубинах 0 и 1 м. От поверхности до глубины 1,6 м преобладала *Pelagohalteria viridis*; на глубине 1,7 м – *Holophrya* cf. *ovum*, а в зоне микробной пластины, на глубине 1,8 м – *Paramecium* sp. Ниже количество инфузорий резко уменьшалось, и они были представлены исключительно сем. Holophryidae.

Фауна инфузорий оз. Хрусломены довольно бедна. В «опресненных» поверхностных слоях были встречены единичные экземпляры инфузорий сем. Holophryidae, Halteriidae и Strobilidiidae, типичных для пресных и солоноватоводных водоемов. Максимумы численности (1407 и 2560 экз./л) и биомассы (210 и 277 мг/м³) располагались на 3,5 м, нижней границе кислородной зоны, и на 4,4 м, над нижней границей редоксклина. Абсолютными доминантами по численности и биомассе в них можно считать *Pleuronema* cf. *marinum* Dujardin, 1841 (91% численности и биомассы на глубине 3,5 м) и *Plagiopyla* cf. *frontata* Kahl, 1935 (93% на глубине 4,4 м). Им сопут-

ствовала фауна, характерная для микроаэробных и анаэробных условий, с доминированием р. *Cyclidium* и, предположительно, р. *Saprodinium*.

Заключение

Все три исследованных водоема находятся на меромиктической стадии отделения от моря; разность плотности воды между поверхностным и глубинным горизонтами, обусловленная градиентом солености, превышает в них термическую составляющую. В зоне редоксклина этих водоемов развиваются многочисленные популяции анаэробных фототрофных бактерий сем. Chlorobiaceae. Им могут сопутствовать глубоководные популяции оксигенного фитопланктона, но они тяготеют скорее к границе истощения кислорода, и лишь в оз. Трехцветном, в котором эти зоны значительно перекрываются, зоны развития оксигенных и анаэробных фототрофов практически совпадают.

Преимущественное развитие «зеленых» или «коричневых» форм Chlorobiaceae, а также тех или иных оксигенных фототрофов (цианобактерий, пикозукариот, криптофитовых и т.д.) обусловлено комплексом причин, включающим как спектральные характеристики света, достигающего редоксклина, так и другие абиотические факторы (рН, концентрации биогенных элементов, и т.п.). Характерно, однако, что в оз. Трехцветном и Б. Хрусломены доля «коричневого» Бхл *e* в верхней части микробной пластины выше, чем в максимуме ее биомассы, что несколько не соответствует общепризнанной парадигме о развитии «коричневых» Chlorobiaceae в более глубоких слоях, чем «зеленых» форм.

Нефототрофные прокариоты также формируют максимумы численности в области редоксклина. Им сопутствуют адаптированные к микроаэробным и анаэробным условиям виды инфузорий. Для всех трех озер характерен высокий контраст между сообществами инфузорий аэробной, более пресной, и анаэробной, более соленой, зон, причем основная часть численности и биомассы инфузорий сосредоточена в области микробной пластины и, очевидно, связана с ней трофическими взаимоотношениями.

Бесспорно, полная и систематическая характеристика вертикальной структуры планктонных сообществ этих и других подобных водоемов будет весьма значимой для понимания функционирования экосистем меромиктических водоемов.

Благодарности

Авторы благодарят коллектив ББС МГУ за помощь в работе, и особенно Е.Д. Краснову и Д.А. Воронова (МГУ), за их огромное сотрудничество в полевой и лабораторной работе и за любезно предоставленные данные по физико-химическим характеристикам озер.

Список литературы

- Krasnova E., Voronov D., Frolova N., Pantyulin A., Samsonov T. Salt lakes separated from the White Sea. // EARSel eProceedings. 2015.— Vol.2, No.3. — P. 4.
- Krasnova E.D., Pantyulin A.N., Matorin D.N., Todorenko D.A., Belevich T.A., Milyutina I.A., Voronov D.A. Cryptomonad alga *Rhodomonas* sp.(Cryptophyta, Pyrenomonadaceae) bloom in the redox zone of the basins separating from the White Sea. // Microbiology. 2014. — Vol.83, No.3. — P: 270-277.
- Rosentau A, Harff J, Oja T, Meyer M. Postglacial rebound and relative sea level changes in the Baltic Sea since the Littorina transgression. // Baltica. 2012.— Vol.25, No. 2. — P.113-120.

Bacteriochlorophylls, bacteria and ciliates in small lakes separating from the White Sea

Gorbunov M.Yu, Umanskaya M.V., Bykova S.V.

Institute of ecology of Volga basin RAS, Togliatt.

Introduction

The coastline of the seas and the ocean is constantly changing due to changes in ocean level and tectonic movements of the land. These lead to the permanent isolation of some parts of sea territory or, conversely, reconnection of previously isolated coastal lakes and lagoons to the sea. In particular, after melting of the Scandinavian glacial shield, the entire territory of Fennoscandia experiences glacioclastic rebound (Rosentau et al., 2012), its current speed on the coast of the Kandalaksha Bay of the White Sea is estimated at 4-8 mm per year. Therefore the process of formation of new coastal lakes by isolating fiords and bays from the main water area continues here even at present. If they have sufficient depth, long-term stable salinity stratification occurs in these newly formed reservoirs, accompanied by long-term isolation from the atmosphere of the bottom layers of water and anoxia typical for meromictic water bodies. As a result, brand new and absolutely free ecological niches with conditions that sharply contrast from those existing before are formed in a previously homogeneous reservoir. Obviously, the study of such lakes at various stages of their separation from the sea is of great interest for understanding the evolution of ecosystems of coastal waters.

In 2014 and 2015, we investigated several water bodies in the vicinity of the white sea biological station of Moscow state University, formed recently (Krasnova et al., 2015) as a result of land-level rise. In this paper we present the results of a study of the vertical distribution of individual components of the microbial community of three meromictic lakes with fresh or brackish myxolimnion in July 2014 and September 2015.

Objects and methods

The studied lakes are located on the coast of the Kandalaksha Bay of the White Sea. Two lakes, Trekhtzvetnoe (66.5926 N, 32.9796 E) and Elovoe (66.4819 N, 33.2797 E), are small, have significant flow and fresh surface layer to a depth of 1.25 and 0.5-0.75 m, respectively. Lake Big Khruslomeny (66.7176 N, 32.8580 E) is much larger, with lower water exchange rate and brackish mixolimnion with a salinity of about 5 ‰. Samples in the lakes were taken on 12-15 July 2014 and 12-17 September 2015 using a thin-layer pump sampler. Physical and chemical characteristics were determined at the time of sampling by portable instruments.

Sulfides were determined colorimetrically with diethyl-p-phenylenediamine; biogenic elements – by standard methods after sulfides removal. For pigment analysis, known volumes of water were filtered through glass filters with a nominal retention threshold of 1.2 µm; filtrates were refiltered through nuclear filters with a pore diameter of 0.5 µm. Pigments extraction was carried out with 90% aqueous acetone; the concentration of pigments was determined by the method of spectral reconstruction of the differential spectra of the extracts before and after acidification. Differential spectra of pure pigments isolated from different cultures of algae and phototrophic bacteria were used as reference.

Total bacteria and autotrophic oxygenic picoplankton (APP) were enumerated by fluorescent microscopy on membrane filters after DAPI staining and by chlorophyll autofluorescence, respectively. Chlorobiaceae were counted on the same filters by microscopy in transmitted light in DIC mode. Chlorobiaceae For ciliate determination and enumeration, water samples were concentrated ~30x and fixed with saturated solution of mercuric chloride. In the lab, the cells were washed with CaCl₂ solution by centrifugation, transferred to the microscopic slides and counted.

Results

The bottom layer in all three lakes was anaerobic, have reductive conditions and high sulfide content. Only in Lake Trekhtzvetnoe, however, the redox step position was located within the salinity gradient, at a depth of 1.8 m. In two other lakes the redoxcline was located significantly lower than halocline, at a depth of 2.6-3 m vs 1-2 m in Lake Elovoe and 4.1-4.5 m vs 2-3 m in Lake B.Khruslomeny. In september, 2015, the upper part of the zone between the halo- and the redoxcline was oxygenated, the lower part was microaerobic or microanaerobic, devoid of considerable amounts of both oxygen and sulfides. In Lake Elovoe it width was ~30 cm, but in the lake B. Khruslomeny it reached 1 m, between 3.5 and 4.5 m. Therefore, vertical distribution of physical and chemical conditions in the lakes was quite a contrast. In July 2014, physical and chemical conditions in the lakes Trekhtzvetnoe and Elovoe were similar, except for much sharper temperature gradients due to summer mixolimnion warming.

Chlorophyll (Chl) a content of in the surface layer and epi-/mixolimnion of all three lakes was low, 1-6 nm. In Lake Trekhtzvetnoe a significant deep-water maximum of chlorophyll was detected in the redoxcline region, in which its content reached 695 nM. In Lake Elovoe this maximum was small (35 nm), and in the Lake Khruslomeny the peak in the redoxcline was absent, but a small increase in the concentration of (~10 nm) was observed at 2,5-3,5 m. Directly in the redoxcline of all lakes maxima of bacteriochlorophylls (Bchl) c-e of phototrophic green bacteria were observed. Their total concentration were from ~750 nM (Elovoe) to 6900 nM (Trekhtzvetnoe). While in Lake Trekhtzvetnoe there was a strong dominance of Bchl d, in the Lake Elovoe both Bchl d and Bchl e were found in similar quantities.

Deep maxima of Chl a in the three lakes was due to the dominance of various species. In the lake Elovoe there were phototrophic picoeukaryotes, presumably Prasinophyceae s.l., while in Lake Trekhtzvetnoe – unicellular picocyanobacteria. In Lake B.Khruslomeny the peak of oxygenic phototrophs in the redoxcline was absent, but the maximum of the unicellular picocyanobacteria was detected at the lower border of oxygenic zone. Above, they were replaced by colonial forms of *Aphanocapsa* morphotype. Brown cryptophytes, different from the species dominating in Lake Kislo-Sladkoe (Krasnova et al., 2014), were also detected in the redoxcline area of Lake Trekhtzvetnoe.

Total bacterial abundance (TA) in the surface layer of the lakes was similar, $3-3,5 \times 10^9$ cells L⁻¹. Its maxima in three studied lakes were located in the redoxcline area, reaching 38×10^9 cells L⁻¹ in Lake Elovoe at 2.7 m, 155×10^9 cells L⁻¹ in Lake Trekhtzvetnoe at 1.9 m and 45×10^9 cells L⁻¹ in Lake Big Khruslomeny at 4.5 m. In Lake Trekhtzvetnoe this maximum was narrow and represented a typical "microbial plate"; in the other two lakes its width was 0.5-0.7 m (Fig.1).

In all three lakes, more than half of prokaryotic cells in the maxima were phototrophic Chlorobiaceae. Only green forms were detected by microscopy in Lake Trekhtzvetnoe, while in the lake. Elovoe brown-colored ones were dominant, accounting for about 60% of all Chlorobiaceae. Brown Chlorobiaceae also dominated by integral number in Lake B.Khruslomeny, however, green morphotypes dominate in the maximum and by integrated biomass. We were unable to detect phototrophic proteobacteria by microscopy in any of the lakes. Judging by the results of the pigment analysis, they were in very small numbers, if ever present.

Non-phototrophic bacteria also formed a maximum in the region of redoxcline. After a noticeable decrease below it, their numbers in all the lakes increases again down to the bottom layer, and in Lake Elovoe their abundance in near-bottom layer was even slightly higher than in the redoxcline maximum.

The ciliate communities of the three lakes were extremely heterogeneous vertically and varied in species composition. The maxima of ciliates development in all three lakes are confined to the microaerobic zone.

In Lake Elovoe 18 ciliates species were found, eight of them restricted in their distribution to the aerobic zone (0-2 m). Ciliate community of the lake was dominated by *Euplotes zenkewitchi*, whose

abundance was more than 90% of the total ciliate number. Although its maximum development was located at a depth of 2.6 m, slightly above the microbial plate, it is obviously able to actively feed in it or in its upper part, temporarily sinking into the anaerobic layers for nutrition.

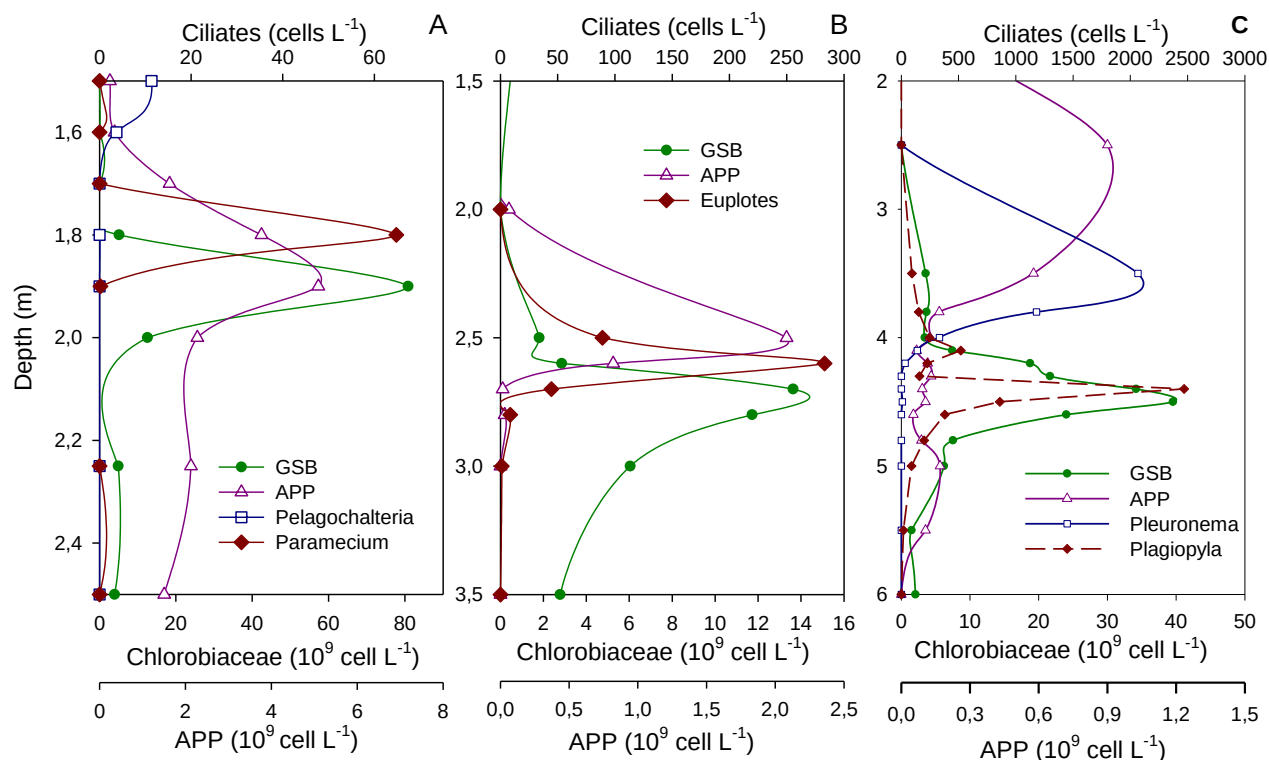


Fig.1. Vertical distribution of the green sulfur bacteria (GSB, Chlorobiaceae), autotrophic oxygenic picoplankton and dominating ciliate species in the region of their biomass maxima in the water column in lakes Trekhtzvetnoe (A), Elovoe (B) and B.Khruslomeny (C).

In Lake Trekhtzvetnoe, ciliates were somewhat more diverse. A total of 30 species were found, but 18 of them were found exclusively in the freshwater layer, at depths of 0 and 1 m. From the surface to a depth of 1.6 m, *Pelagohalteria viridis* prevailed; at a depth of 1.7 m – *Holophrya* cf. *ovum*, and in the zone of the microbial plate, at a depth of 1.8 m – *Paramecium* sp. Below, ciliate abundance sharply decreased, and they were presented exclusively by *Holophryidae*.

The ciliate fauna of the lake B.Khruslomeny was rather poor. In the "freshened" surface layers single instances of ciliates of fam. *Holophryidae*, *Halteriidae* and *Strobilidiidae* typical for freshwater and brackish ponds were met. The maxima of ciliate abundance (1407 and 2560 ind L⁻¹) and biomass (210 and 277 mg m⁻³) was located at 3.5 m, the lower boundary of the oxygenated zone, and 4.4 m, at the upper redoxcline boundary. *Pleuronema* cf. *marinum* Dujardin, 1841 (91% of abundance and biomass at 3.5 m depth) and *Plagiopyla* cf. *frontata* Kahl, 1935 (93% at 4.4 m depth) were dominants in these maxima. They were accompanied by the species characteristic of microaerobic and anaerobic conditions, in the first instance of gen. *Cyclidium* and presumably gen. *Saprodinium*.

Conclusion

All three studied water bodies are at the meromictic stage of separation from the sea; the difference in water density between the surface and deep horizons due to the salinity gradient, quite exceeds the thermal component. In the redoxcline area of these lakes develop numerous populations of anoxygenic phototrophic bacteria of the fam. *Chlorobiaceae* develop. They may be accompanied by subsurface populations of oxygenic phytoplankton, but they tend rather to the limit of oxygen depletion, and

only in the lake. Trekkhzhvetnoe in which these zones are overlap, development zones of oxygenic and oxygenic phototrophs coincide.

Preferential development of "green" or "brown" forms of Chlorobiaceae, and of certain of oxygenic phototrophs (cyanobacteria, picoeukaryote, cryptobiotic, etc.) are due to complex reasons, including the spectral characteristics of light reaching redoxcline and other abiotic factors (pH, concentration of biogenic elements, etc.). Characteristically, however, that in Lake Trekhtzhvetnoe and B.Khruslomeny the proportion of "brown" Bchl *e* in the upper part of the microbial plate is higher than in the maximum. This is somewhat inconsistent with the generally accepted paradigm of the development of "brown" Chlorobiaceae in deeper layers than "green" forms.

Maxima of prokaryotes in the redoxcline area are accompanied by ciliate species adapted to microaerobic and anaerobic conditions. All three lakes are characterized by a high contrast between the ciliate communities of aerobic, freshwater or low salinity, and anaerobic, more saline zones, with the main part of the number and biomass of ciliates concentrated near the microbial plates and, obviously, were associated with them by trophic relationships.

Undoubtedly, a complete and systematic characterization of the vertical structure of plankton communities of these and other similar water bodies will be important for understanding the functioning of ecosystems of meromictic reservoirs.

Acknowledgements

We thank the staff of MSU White Sea Biological station (BBS MSU) for help in the work, and especially E.D. Krasnova and D. A. Voronov (MSU) for their invaluable cooperation in the field and laboratory works and for kindly provided data on the physical and chemical characteristics

References

- Krasnova E, Voronov D, Frolova N, Pantyulin A, Samsonov T.* Salt lakes separated from the White Sea. sea. // *EARSeL eProceedings*. 2015.– Vol.2, No.3. – P.4.
- Krasnova ED, Pantyulin AN, Matorin DN, Todorenko DA, Belevich TA, Milyutina IA, Voronov DA.* Cryptomonad alga *Rhodomonas* sp.(Cryptophyta, Pyrenomonadaceae) bloom in the redox zone of the basins separating from the White Sea. // *Microbiology*. 2014. – Vol.83, No.3. – P: 270-277.
- Rosentau A, Harff J, Oja T, Meyer M.* Postglacial rebound and relative sea level changes in the Baltic Sea since the Litorina transgression. // *Baltica*. 2012. – Vol.25, No. 2. – P.113-120.

Особенности вертикальной стратификации и распределения РОВ в оз. Большие Хрусломены (Белое море, о. Олений, губа Ковда)

Горшкова О.М.¹, Воронов Д.А.^{2,3}, Жильцова А.А.⁴, Краснова Е.Д.⁵,
Пацаева С.В.⁴, Чернова И.А.¹

¹МГУ им. М.В. Ломоносова, географический факультет

²Институт проблем передачи информации РАН, Москва

³НИИ физ-хим. биологии им. Белозерского МГУ им. М.В. Ломоносова

⁴МГУ им. М.В. Ломоносова, физический факультет

Аннотация

Изучены некоторые особенности вертикальной стратификации озера Большие Хрусломены на острове Оленевский Кандалакшского залива Белого моря, включая окислительно-восстановительный потенциал, концентрацию сульфидов и распределение хромофорного растворенного органического вещества и углеводов. Представлены результаты, полученные в 2017 г. в лаборатории мониторинга водных систем кафедры рационального природопользования географического факультета МГУ и на Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова МГУ им. М.В. Ломоносова.

Введение

Большие Хрусломены – самое крупное из известных меромиктических водоемов, отделяющихся от Белого моря. Оно расположено на острове Оленьем в Ковдском заливе и имеет максимальную среди меромиктических озер этого региона глубину (около 20 м). Во время прилива в него непродолжительное время через проток поступает морская вода. Также в озеро впадает пресноводный ручей. В его гипolimнии формируется сероводородный слой. Цель данной работы – изучение вертикальной стратификации вод озера (солености, окислительно-восстановительного потенциала, Eh, концентрации сульфидов) и особенностей распределения растворенного органического вещества (РОВ) в водах этого озера.

Материалы и методы

В работе приведены данные для проб воды, полученных зимой и летом 2017 г. с разной глубины с помощью погружного насоса *in situ* (Krasnova, 2018). Различные гидрохимические параметры определяли после доставки проб воды в лабораторию мониторинга водных систем кафедры рационального природопользования географического факультета МГУ (зимой) и в лаборатории Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова Биофака МГУ (летом). Результаты по оценке солености (S‰) получены при помощи солемера «Эконикс-Эксперт», $\Delta \pm 5\%$. EhPt и pH – определяли на иономере «Эксперт-001» платиновым и комбинированным электродами, $\Delta \pm 1\%$. Концентрацию сульфид-аниона (S^{2-}) измеряли с помощью ионоселективного электрода Вестман, $\Delta \pm 10\%$. Концентрацию хромофорной составляющей РОВ оценивали по оптической плотности D 255 нм относительно стандартных растворов гумата натрия на экспериментальном портативном фотометре CDOM «Эконикс-Эксперт», $\Delta \pm 10\%$ (Зайцев и др., 2018). Для отделения грубодисперсного взвешенного вещества, пробы воды фильтровали через бумажные фильтры «синяя лента», а для получения супернатантов центрифугировали со скоростью 10000 об./мин. Гидрофобную компоненту РОВ определяли флуориметрическим методом на анализаторе жидкости «Флюорат-02-3М» в гексановых экстрактах после микрофильтрации (отделении грубодисперсного РОВ) на мембранных ядерных микрофильтрах с диаметром пор 0,1-0,2 мкм.

Результаты

Соленость в озере на разной глубине варьировала от 5,4 до 24‰. pH, как в летний, так и в зимний периоды с глубиной изменялась незначительно, но под редокс-переходом она всегда немного снижалась (рис.1). Монимолимнион начинается с глубины от 5-6 м.

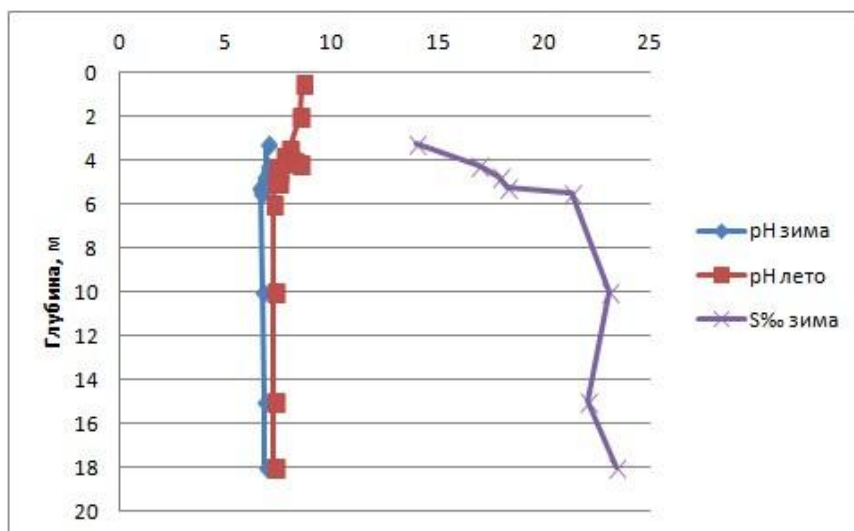


Рис.1. Вертикальное изменение значений pH и солености.

Наиболее четко глубинная стратификация по гидрохимическим параметрам проявляется в изменении Eh_{Pt} при переходе в red-ox зоне от окислительных условий к восстановительным (рис.2). Летние и зимние глубинные изменения Eh_{Pt} , с формированием сульфидного монимолимниона, близки (с учетом погрешностей измерений).

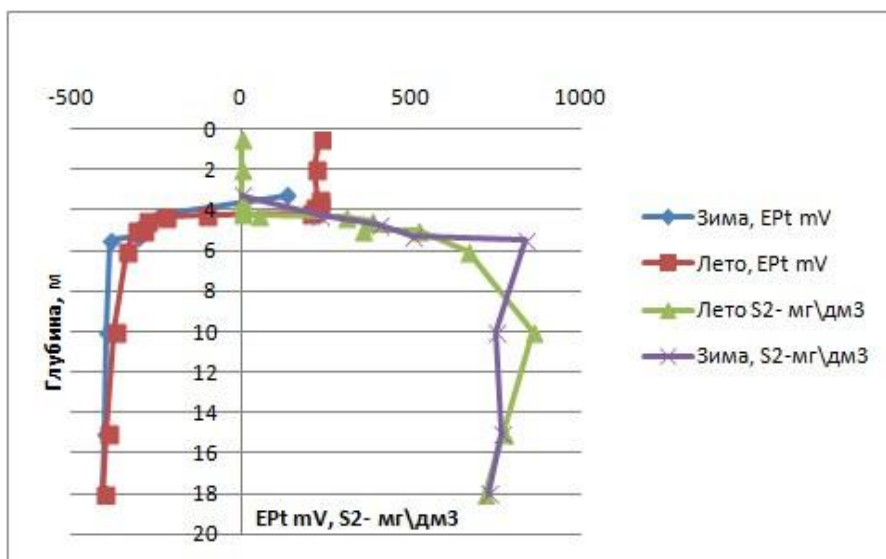


Рис.2. Изменение Eh_{Pt} и концентрации сульфидов с глубиной.

Изменение хромофорной составляющей РОВ с глубиной летом 2017 г. представлено на рис. 3. Получены данные для проб воды после отделения крупных коллоидов и взвеси с предварительной фильтрацией через бумажные фильтры «синяя лента» (<3 мкм) и супернатанты после ультрацентрифугирования. Для супернатантов и фильтратов кривые изменения концентрации РОВ с глубиной – близки. Для меромиктических озер с соленой водой характерно существенное увеличение концентрации РОВ ниже red-ox барьера. Близкое распределение наблюдалось для

органического вещества Кисло-Сладкого озера и в лагуне на Зеленом мысе (Саввичев, 2014; Краснова, 2015; Горшкова, 2017).

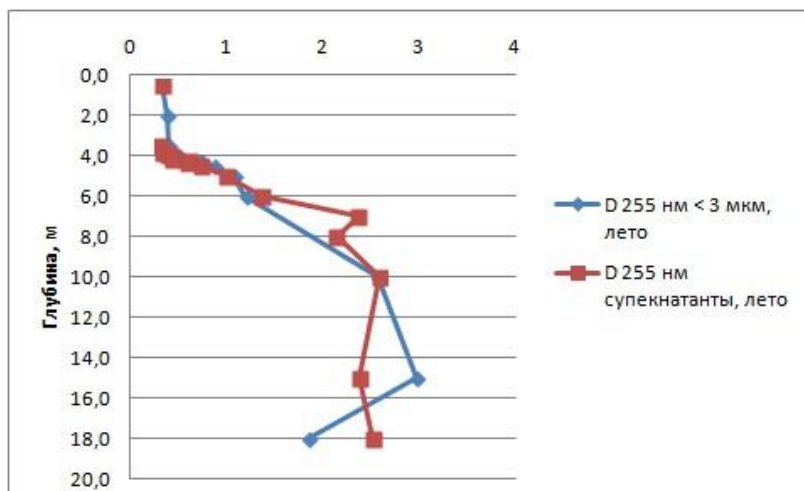


Рис.3. Изменение хромофорной составляющей РОВ с глубиной.

Особенности вертикальной стратификации гидрофобной компоненты РОВ (Σ УВ) представлены на рис.4. В данном случае, профили ее глубинной стратификации в зимний и летний периоды – зеркально противоположны. Зимой в зоне, пограничной геохимическому барьеру, наблюдается минимальное количество Σ УВ <0,1–0,2 мкм. При этом концентрация гидрофобной компоненты РОВ с глубиной существенно увеличивается в мнимомolimнионе. В летний период, концентрация Σ УВ максимальна в red-ox зоне. В мнимомolimнионе она немного меньше, чем в миксолимнионе.

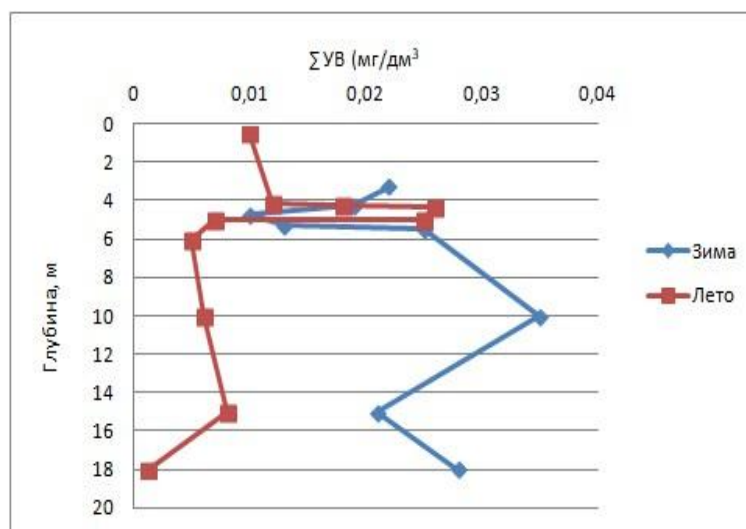


Рис. 4. Изменение гидрофобной компоненты РОВ (Σ УВ) с глубиной.

Выводы

В озере Большие Хрусломены Red-ox барьер можно наблюдать на глубине 5-6 м. Ниже red-ox барьера концентрация сульфидов и сероводорода резко увеличивается. С ростом концентрации сульфидов наблюдается рост концентрации РОВ. Глубинная стратификация гидрофобной компоненты РОВ в зимний и летний периоды – зеркально противоположны.

Благодарности

Работа поддержана РФФИ (грант № 16-05-00548-а).

Список литературы

- Горишкова О.М., Чернова И.А., Жильцова А.А., Краснова Е.Д., Пацаева С.В. Гидрохимические исследования прибрежных меромиктических озер. // Труды VI Международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование (MARESEDU – 2017)». – ПолиПРЕСС Тверь, 2017. – С. 705-709.
- Зайцев Н.К., Пацаева С.В., Горишкова О.М., Бадюков Д.Л., Слипечук М.В., Чевель К.А. Оценка концентрации растворенного органического вещества при помощи портативного фотометра CDOM «Эконикс-Эксперт» // «Экологическая, промышленная и энергетическая безопасность – 2018». Сб. статей по материалам конференции 24-27 сентября 2018 г. под ред. Л.И. Лукиной, Н.А. Бежина, Н.В. Ляминой. – ФГАОУ ВО «Севастопольский государственный университет», г. Севастополь, 2018. – С. 393-396.
- Краснова Е.Д., Горишкова О.М., Пацаева С.В., Хунджуга Д.А., Чевель К.А. Некоторые гидрохимические параметры при смене окислительно-восстановительных условий в озере на Зеленом мысу // Науки о биосфере: инновации / сер.: EcologicalStudies, Hazards, Solution. –Vol. 20. – МАКС Пресс Москва, 2015. – С. 41-47.
- Саввичев А.С., Лунина О.Н., Русанов И.И., Захарова Е.Е., Веслополова Е.Ф., Иванов М.В. Микробиологические и изотопно геохимические исследования озера Кисло-Сладкое – меромиктического водоема на побережье Кандалакшского залива Белого моря. Микробиология. – 2014. Т. 83. – №2. – С.191-203.
- Krasnova E., Matorin D., Belevich T., Efimova L., Kharcheva A., Kokryatskaya N., Losyuk G., Todorenco D., Voronov D., Patsaeva S. The characteristic pattern of multiple colored layers in coastal stratified lakes in the process of separation from the White Sea // Chinese Journal of Oceanology and Limnology. –2018. Vol.6. – P.1-16.

Некоторые особенности прибрежных озер Белого моря в их вертикальной стратификации летом 2017 г.

Горшкова О.М.¹, Воронов Д.А.^{2,3}, Жильцова А.А.⁴,
Краснова Е.Д.⁵, Чернова И.А.¹, Пацаева С.В.⁴

¹МГУ им.М.В. Ломоносова, географический факультет

²Институт проблем передачи информации им. А.А.Харкевича РАН, Москва

³Институт физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского МГУ им. М.В. Ломоносова

⁴МГУ им. М.В. Ломоносова, физический факультет

⁵МГУ им.М.В. Ломоносова, биологический факультет

Аннотация

Исследована концентрация РОВ в четырех меромиктических водоемах, расположенных недалеко от Беломорской биологической станции им. Н.А.Перцова МГУ. В зонах, пограничных геохимическому барьеру, выявлено концентрирование грубодисперсного (0,1-3,0 мкм) органического вещества. В водоемах с высоким градиентом солености концентрация органического вещества в монимолимнионе уменьшается, а в озерах со слабым градиентом – возрастает. Гидрофобная компонента РОВ, охарактеризованная суммой углеводородов с дисперсностью менее 0,1 мкм, для озер первой группы меняется незначительно, а для второй группы – существенно возрастает в монимолимнионе.

Summary

The vertical stratification of redox conditions and DOM in four meromictic reservoirs located not far from the Belomorsk Biological Station named after A.G. N.A. Pertsova Biological Faculty of Moscow State University MV Lomonosov. In zones bordering the geochemical barrier, the concentration of coarse-dispersed (0.1–3.0 μm) organic matter was revealed. In reservoirs with a high salinity gradient, the concentration of organic matter in the monimolimnion decreases, while in lakes with a weak gradient it increases. The hydrophobic component of the DOM, characterized by a sum of hydrocarbons with a dispersion of less than 0.1 μm , varies slightly for the lakes of the first group, and for the second group it increases significantly in the monimolimnion.

В ряде прибрежных водоемов Кандалакшского залива Белого моря существует меромиксия (устойчивая вертикальная стратификация). Особенности вертикальной стратификации гидрологических параметров и бактериального сообщества этих водоемов подробно изучены в работах (Шапоренко и др., 2005; Лунина и др., 2016; Losyuk et al., 2015; Savvichev et al., 2017; Krasnova et al., 2018). Для каждого слоя наблюдаются характерные для него гидрохимические показатели: pH, общая минерализация, концентрации растворенного органического вещества (РОВ), кислорода, сероводорода, сульфидов, различных форм азота и фосфора, металлов и др. Нижний слой в таких озерах – сероводородный. Для эпилимниона характерен обмен с атмосферой, окислительные условия, относительно более высокая температура воды, низкая минерализация и плотность. В металимнионе в зонах, пограничных окислительно-восстановительному геохимическому барьеру, происходит переход от окислительных условий к восстановительным. В итоге, в меромиктических водоемах каждый слой отличается биогеохимическими характеристиками и соответствующими процессами, формирующими его.

В общепринятой классификации для водоемов с меромиксией, например, для озер Широ и Шунет, эпилимнион и металимнион относят к миксолимниону с переменными физическими и биогеохимическими свойствами (Рогозин, 2014; Gulati et al., 2017). В гипolimнионе наблюдают

довольно постоянный химический состав и редокс-условия. В нем выделяют не перемешиваемый мнимомлимнион со стабильным процессом сульфатредукции. Рогозин в своей диссертации (Рогозин, 2014) рассматривает перемешиваемые и стабильные слои меромиктических водоемов. При анализе факторов, влияющих на гидрофизическую стабильность меромиксии, он отмечает, что увеличение разности плотности между слоями усиливает это явление. Наибольший контраст между слоями возникает из-за распреснения верхнего слоя после таяния льда и паводка. Нагрев поверхности в летний период повышает стабильность слоев и усиливает явление меромиксии. К факторам, снижающим стабильность слоев, Рогозин относит уменьшение разности плотности между слоями. Все это подтверждается многолетними сезонными исследованиями озер Широ и Шунет и влияет на вертикальную стратификацию миксолимниона и мнимомлимниона, положение редокс-зоны и интенсивность биогеохимических процессов в зонах, пограничных геохимическому барьеру свойствами (Рогозин, 2014; Gulati et al., 2017).

Летом 2017 г. нами была исследована вертикальная стратификация окислительно – восстановительных условий и РОВ для меромиктических водоемов, расположенных недалеко от Беломорской биологической станции им. Н.А.Перцова Биофака МГУ им. М.В.Ломоносова (ББС). Для сравнительного анализа были взяты данные для четырех озер, имеющих близкие средние глубины, в среднем, 4–7 м и выраженный мнимомлимнион. Это озера Кисло-Сладкое (КС), Трехцветное (Тц), Еловое (Ел) и лагуна на Зеленом мысе (ЛЗМ). В обобщенном виде их вертикальная стратификация включает в себя эпилимнион, галоклин, аэробную часть гипolimниона. Их вертикальная стратификация включает в себя эпилимнион, редокс-клин в металимнионе (геохимический барьер), и мнимомлимнион в гипolimнионе. В пробах воды, отобранных с разной глубины с помощью погружного насоса *in situ*, определяли соленость и температуру (кондуктометром $WTW \Delta \pm 5\%$), pH и Eh (портативными измерительными приборами линейки WaterLiner $\Delta \pm 1\%$), содержание сероводорода (с помощью селективного электрода Вестман, $\Delta \pm 10\%$) и цветность по оптической плотности при длине волны 375 нм, на фотометре «Эксперт-003» в лаборатории ББС сразу после отбора проб ($\Delta \pm 5\%$). Для определения цветности воду предварительно фильтровали через бумажные фильтры «синяя лента» с диаметром пор около 3 мкм для отделения грубодисперсного взвешенного вещества. Гидрофобную компоненту РОВ определяли флуориметрическим методом на анализаторе жидкости «Флюорат-02-3М» в гексановых экстрактах из проб воды после микрофильтрации (отделения грубодисперсного РОВ) на мембранном ядерном микрофильтре с диаметром пор 0,1 мкм.

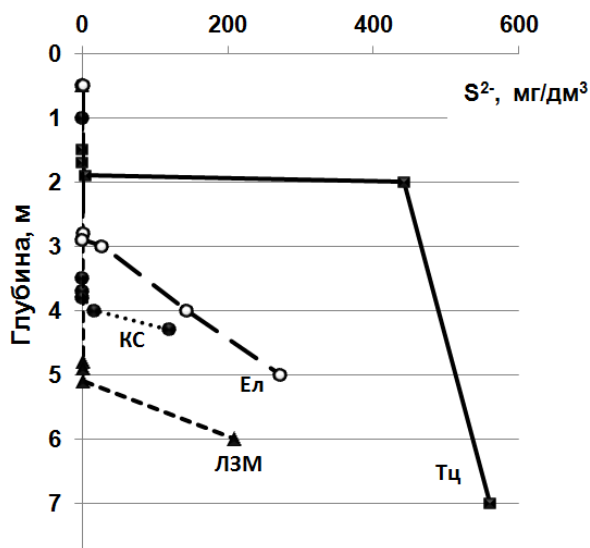


Рис.1. Изменение концентрации сульфидов с глубиной.

Вертикальное распределение концентрации сульфидов представлено на рис.1. Оно соответствует изменению Eh воды. Больше всего сульфидов содержится в мониимонии Трехцветного озера. Редокс-граница в нем располагается на глубине около двух метров при глубине озера около семи метров. В его эпиимнии вода близка к пресной, с общей минерализацией около 610 мг/дм^3 . В зоне, пограничной геохимическому барьеру, соленость резко увеличивается. В мониимнии – это уже морская вода с соленостью около 21100 мг/дм^3 (21psu). В Еловом озере в верхнем горизонте общая минерализация также близка к пресной и составляет 512 мг/дм^3 . В мониимнии этот показатель составляет 23000 мг/дм^3 (23 psu). Разность общей минерализации между миксоимнием и мониимнием достаточно велика, что приводит к формированию широкого сероводородного слоя: для Елового озера толщиной около 2,5 м и для более глубокого Трехцветного озера толщина слоя составила около 5 м. Для озера Кисло-Сладкого и лагуны на Зеленом мысе толщина мониимния и концентрация сульфидов меньше. Эти озера солёные уже в эпиимнии. Градиент солёности между миксоимнием и мониимнием в них составляет около 4 – 5 psu.

Таким образом, изучаемые озера можно разделить на две группы. Первая группа – это озера с высоким градиентом солёности и ярко выраженным мониимнием, с высокой концентрацией сульфидов в нем. В данном случае к ним относятся озера Трехцветное и Еловое. Вторая группа – это озера с солёным миксоимнием, не столь резким градиентом солёности и менее существенным мониимнием и концентрацией сульфидов в нем. Это озеро Кисло-Сладкое и лагуна на Зеленом мысе. Для каждой группы, чем глубже озеро, тем больше в нем концентрация сульфидов в мониимнии.

Глубинное распределение цветности воды, которая зависит от количества и видов микроорганизмов и концентрации РОВ (гуминовых кислот), представлено на рис.2.

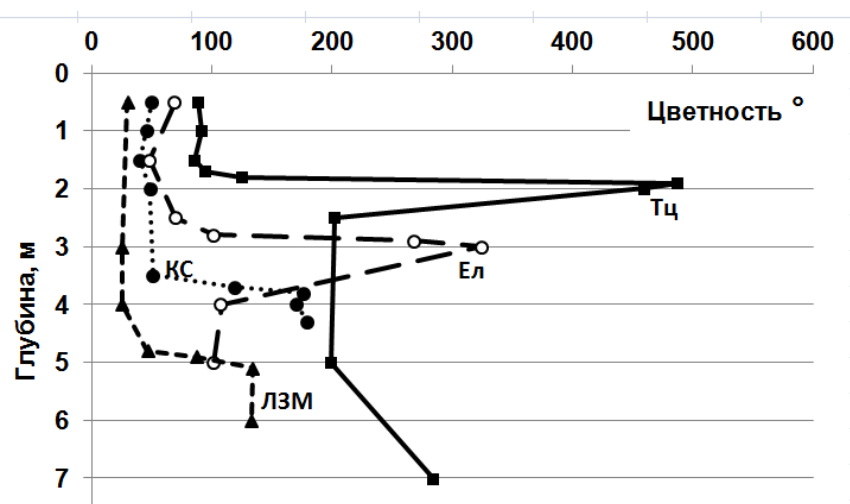


Рис.2. Изменение цветности воды с глубиной.

Для озёр первой группы (Трехцветное и Еловое) в зоне геохимического барьера наблюдается концентрирование органического вещества (тонкодисперсных микроорганизмов и РОВ). В мониимнии цветность воды резко снижается, но все же она выше, чем в эпиимнии. Для озёр второй группы (Кисло-Сладкое и Лагуна на Зеленом мысе) в зоне, пограничной геохимическому барьеру, происходит резкое увеличение цветности воды, которое сохраняется высоким, и в мониимнии.

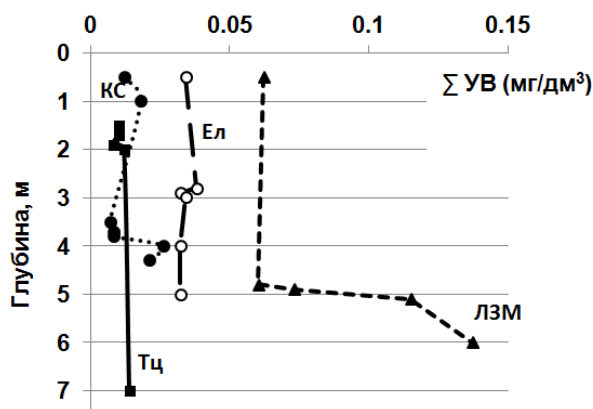


Рис.3. Изменение суммы углеводородов с глубиной.

Изменение концентрации гидрофобной компоненты РОВ с глубиной представлено на рис. 3. Для озер первой группы (Трехцветное и Еловое) с большим градиентом минерализации для зоны геохимического барьера характерно небольшое уменьшение суммы углеводородов. Для водоемов второй группы (Кисло-Сладкое и Лагуна на Зеленом мысе) с небольшим градиентом солености концентрация гидрофобной компоненты РОВ с глубиной меняется несущественно, а после геохимического барьера резко возрастает в мнимомolimнионе.

Выводы

Исследованные озера по особенностям вертикальной стратификации можно разделить на две группы: водоемы с высоким градиентом солености и выраженным мнимомolimнионом с высокой концентрацией сульфидов (группа А) и целиком соленые с низким градиентом солености и менее существенным мнимомolimнионом и концентрацией сульфидов (группа В). Для каждой группы, чем глубже озеро, тем больше в нем концентрация сульфидов в мнимомolimнионе. Для всех озер в зонах, пограничных геохимическому барьеру, характерно концентрирование грубо-дисперсного (более 0,1 и менее 3 мкм) органического вещества. В случае группы А с высоким градиентом солености концентрация органического вещества в мнимомolimнионе уменьшается. Для озер группы В градиент общей минерализации между слоями не велик, поэтому концентрация органического вещества в мнимомolimнионе возрастает. Гидрофобная компонента РОВ, охарактеризованная суммой углеводородов с дисперсностью менее 0,1 мкм, для озер группы А меняется незначительно. Для озер второй группы, концентрация суммы углеводородов существенно возрастает в мнимомolimнионе.

Благодарности

Работа поддержана РФФИ (грант № 16-05-00548-а).

Литература

- Лунина О.Н., Саввичев А. С., Краснова Е.Д., Кокрятская Н.М., Веслополова Е.Ф., Кузнецов Б.Б., Горленко В.М. Сукцессионные процессы в сообществе анаэробных фототрофных бактерий озера Кисло-Сладкое (Кандалакшский залив Белого моря) // Микробиология. – 85(5). – 2016. – Р.: 531-544.
- Шапоренко С.И., Корнеева Г.А., Пантюлин А.Н., Перцова Н.М. Особенности экосистем отшнуровывающихся водоемов Кандалакшского залива Белого моря // Водные ресурсы. – 32(5). – 2005. – Р.: 517-532.
- Losyuk G., Kokryatskaya N., Krasnova E. Formation of hydrogen sulfide in isolated basins at the karelian of the white sea coast. *EARSeL eProceedings*, 14: 49-50, 2015.

- Savvichev A.S., N.A. Demidenko, E.D. Krasnova, O.V. Kalmatskaya, A.N. Kharcheva, M.V. Ivanov.* Microbial Processes in the Kanda Bay, a Meromictic Water Body Artificially Separated from the White Sea // *Doklady Biological Sciences.* – Vol. 474. –2017. – P.: 135-139.
- Krasnova E., Matorin D., Belevich T., Efimova L., Kharcheva A., Kokryatskaya N., Losyuk G., Todoronko D., Voronov D., Patsaeva S.* The characteristic pattern of multiple colored layers in coastal stratified lakes in the process of separation from the White Sea // *Chinese Journal of Oceanology and Limnology.* Vol. 6. – 2018. P.:1-16.
- Рогозин Д.Ю.* Закономерности стратификации и пространственная динамика фототрофных серных бактерий в меромиктических озерах Хакасии / Дисс. на соискание уч. ст. д.б.н. по спец. 03.02.10-гидробиология. – Красноярск: ФГБУН «Институт биофизики СО РАН», 2014. – 425 с.
- Gulati R.D., Zadereev E.S., Degermendzhi A.G. (eds).* Ecology of Meromictic Lakes // *Ecological Studies.* – Vol 228. – Springer, 2017. –405 p.

Экспериментальные исследования реакции доминирующих видов макрозообентоса Белого и Чёрного морей на гипоксию водной среды (ББС МГУ, Геленджик, Севастополь)

Гулин М.Б., Иванова Е.А.

Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского РАН, Севастополь

Цель настоящих исследований – сравнительная оценка воздействия дефицита кислорода в водной среде на функциональную активность массовых видов эпибентосной фауны в южных эвтрофных и холодноводных олиготрофно-мезотрофных морских водоёмах России.

В качестве интегрального показателя экофизиологического состояния исследуемых оксифионтов использовали данные о скорости потребления ими растворённого кислорода в условиях, близких *in situ*.

Для инкубации объектов макрофауны применялась цилиндрическая камера из оргстекла ёмкостью 400 см³ с газонепроницаемыми стенками толщиной 1,5 см. Концентрацию растворённого кислорода и температуру в воде определяли с помощью цифрового LDO-анализатора HACH-HQ40d. Измерения производили в автоматическом режиме, с шагом 15 мин.

В июле 2018 г. было выполнено определение суммарного биохимического потребления кислорода (БПК) в морской воде Голубой бухты Геленджика. Параллельно осуществлены экспериментальные измерения скорости дыхания фазеолины – добытых в этом же районе двустворчатых моллюсков (*Modiolus phaseolus*, Phillippi), населяющих глубоководную, близкую к сероводородной зоне часть шельфа Чёрного моря.

БПК морской воды у Геленджика составило в среднем 1,59 мг О₂/л/сут. при температуре экспозиции изолированных проб 27-28°C. В пересчёте на объём воды, сопоставимый со средним объёмом раковин отловленных экземпляров *M. phaseolus* (~ 0,5 см³), этот показатель даст величину 0,8 мкг О₂/0,5 см³/сут. В то же время, потребление кислорода отдельными особями фазеолины оказалось на четыре порядка выше данного осреднённого значения и достигало 967,9 мкг О₂/экз./сут (в среднем). Важно отметить также, что полное потребление растворённого кислорода в 400-мл экспериментальной камере группой особей моллюсков-фазеолин в количестве 10 экз., происходило в течение 15-16 часов, после чего все подопытные животные погибали.

Аналогичные исследования были осуществлены в Севастопольской Бухте, но с другим моллюском *Bivalvia* – мидиями (*Mytilus galloprovincialis*, Lamarck). Эксперименты проводили с единичными экземплярами средних размеров, индивидуальный объём раковин которых был сопоставим с суммарным объёмом 10 особей фазеолин.

Величина БПК в эвтрофных водах акватории Севастополя (4-6 сентября 2018 г., T_{средняя} = +25,2 С°) достигала значений 0,90 мг О₂/л/сут. (рис. 1), что заметно меньше указанного выше показателя для прибрежных вод Геленджика в летний период.

Напротив, интенсивность дыхания мидий может значительно превосходить таковую у фазеолин, выловленных в акватории Голубой бухты (Геленджик). Так, в проведенных экспериментах её средняя величина составила 26,37 мг О₂/экз./сут., тогда как в опытах с фазеолиной ~ 9,7 мг О₂/10 экз./сут.

Более информативным оказался анализ динамики потребления гидробионтами макрофауны растворённого в водной среде кислорода (рис. 1), Установлено, что у мидий обнаруживается пороговый уровень содержания кислорода, после которого организмы переходят в стрессовое состояние (рис. 1-Б). Согласно полученным данным, критическим уровнем [О₂], ниже которого мидии воспринимают окружающую их водную среду как кислород-дефицитную, могут быть значения около 3,2 мг О₂/л. Это сопоставимо с опубликованной ранее общей оценкой эффекта

кислородной недостаточности на состояние бентосной макрофауны (Rosenberg, 1980), при которой пороговой величиной принята концентрация кислорода 2 мл/л (что соответствует 2,85 мг/л).

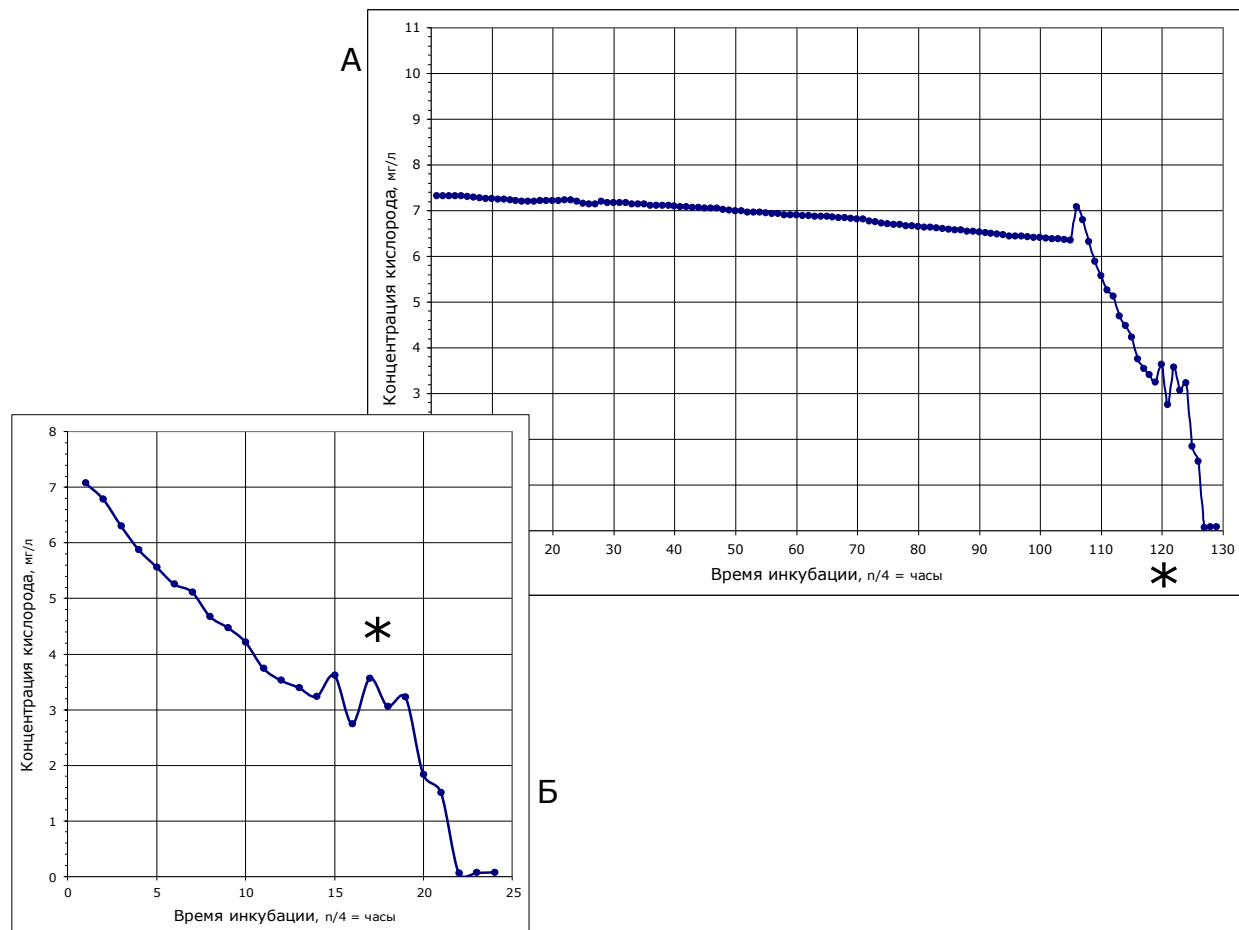


Рис. 1. Потребление растворённого кислорода в морской воде (А – линейный фрагмент) и суммарно с мидиями *M. galloprovincialis* (фрагмент * на рис. А и на вырезке Б).

Основной объём полевых исследований был проведен в сентябре 2018 г. на верхней сублиторали Белого моря у посёлка Приморский – в акватории Беломорской биологической станции МГУ им. Н.А. Перцова.

В отличие от черноморской воды скорость потребления кислорода в олиготрофных водах Белого моря в раннеосенний период (температура воды + 11,5 С°) оказалась чрезвычайно низкой – ниже технических возможностей оксиметра НАСН-НҚ40d для её измерения (рис. 2). В то же время, потребление кислорода в инкубационной камере в серии экспериментов с помещёнными в неё единичными экземплярами *Asterias rubens* (Linnaeus) – доминирующим на беломорском шельфе видом Asteroidea (морские звёзды), варьировало в очень узком диапазоне 13,55-13,60 мг О₂/экз./сут. При этом, для изучения были выбраны малоразмерные молодые особи морских звёзд, наибольшее расстояние между концами противоположно направленных лучей исследованных организмов, не превышало 2,4-3,2 см.

На графике рис. 2, также как и в случае с *M. galloprovincialis* из Севастопольской бухты (рис. 1), можно наблюдать порог наступления кислородного стресса у данного экземпляра *A. rubens*, он соответствует концентрации кислорода примерно 3 мг/л.

Во втором случае (рис. 3) такая зависимость наиболее очевидна при анализе степенной аппроксимации кривой убыли кислорода в экспозиционной камере. Точка перегиба (наибольший градиент) общего тренда приходится на значение [О₂] около 2,8 мг/л.

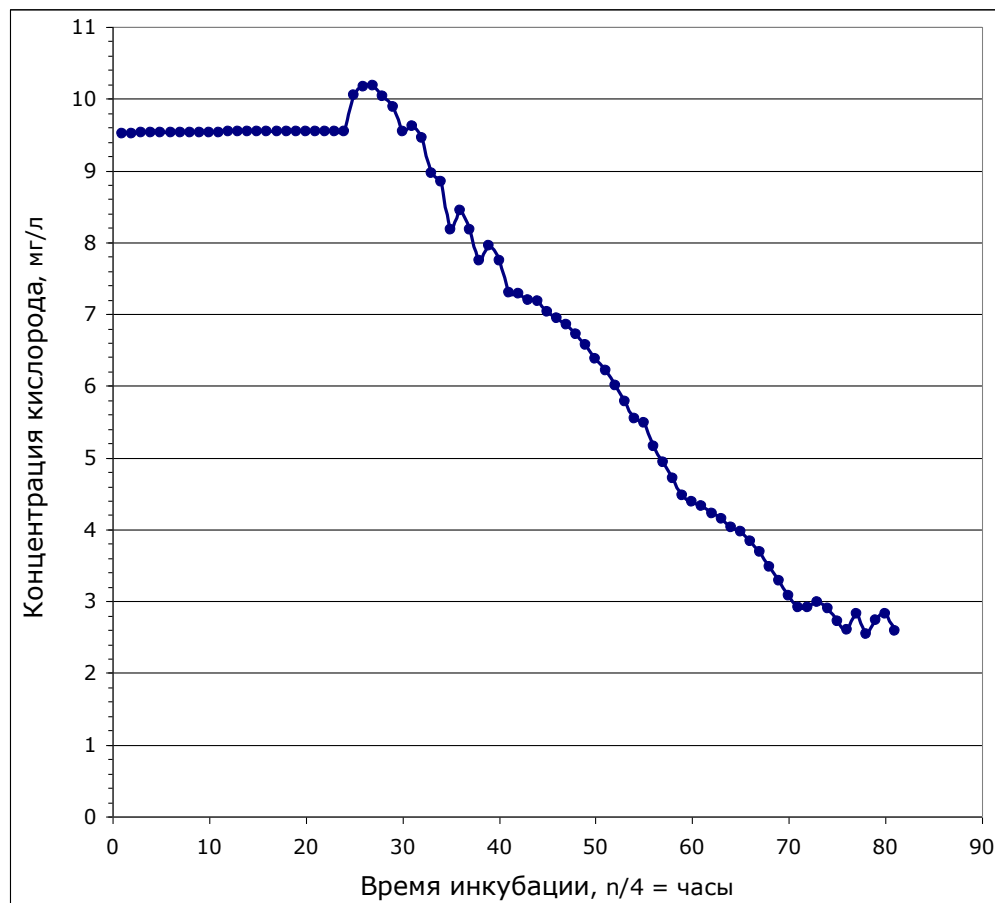


Рис. 2. Динамика утилизации кислорода из водной среды в эксперименте с морской звездой *Asterias rubens* (характерные фрагменты – линейный и близкий к экспоненциальному – аналогичны рис. 1).

Следует отметить, также, наиболее характерные поведенческие особенности исследованных экземпляров морских звёзд *A. rubens*. В начале эксперимента, пока в экспозиционной камере сохранялись условия нормоксии, организмы активно передвигались по всей внутренней поверхности сосуда. Затем, когда содержание кислорода в изолированной пробе снижалось, подходя, вероятно, к стрессовому порогу, животные начинали искать микрозоны, где аэрация воды оставалась не столь критической (микроколичества кислорода, возможно, сорбированные на стенках экспериментальной камеры и т.п.). Как правило, при этом они прикреплялись к вертикальным стенкам камеры и длительное время сохраняли полную неподвижность. И лишь при снижении концентрации кислорода до значений, близких к нулевым (острая гипоксия), исследуемые особи *A. rubens* уже не могли удержаться на вертикальных поверхностях и, сохраняя полную неподвижность, опускались на дно сосуда. Тем не менее, все организмы выжили, по окончании эксперимента и перемещении в обычную морскую воду они быстро восстановили свою нормальную жизнедеятельность.

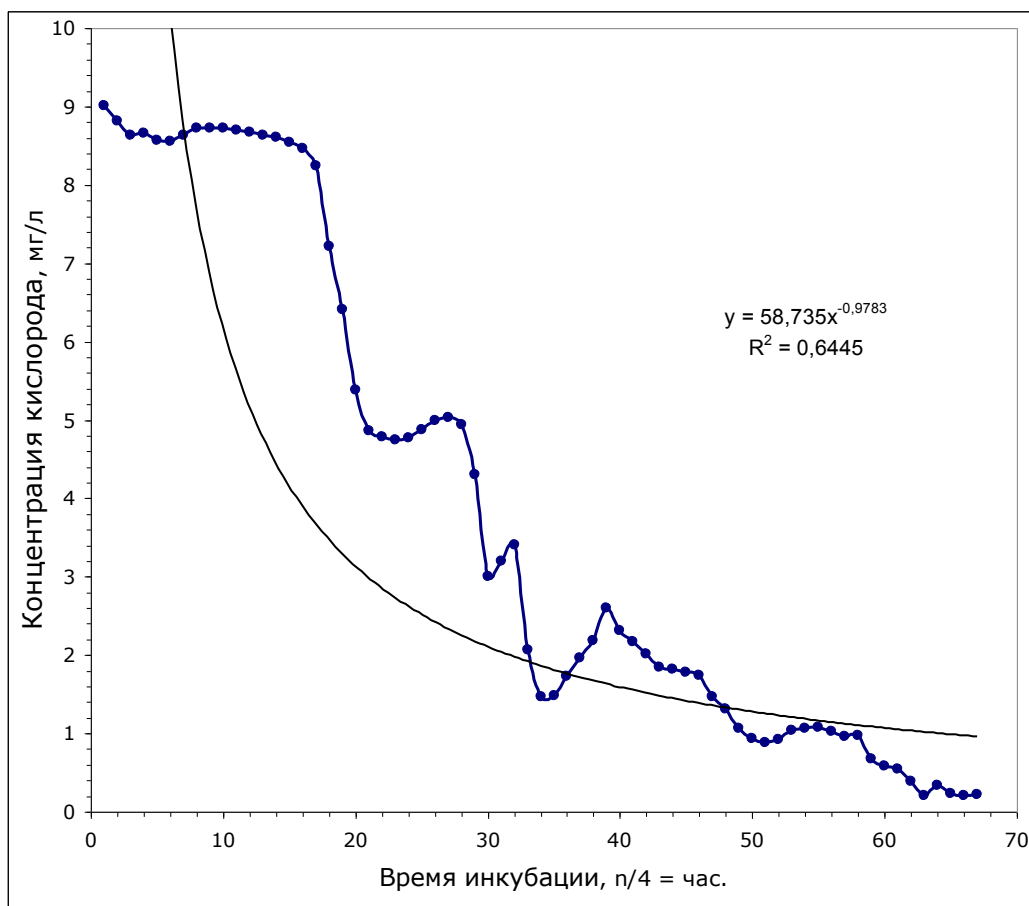


Рис. 3. Кривая потребления кислорода экспериментальным экземпляром *A. rubens* и её степенная аппроксимация.

Таким образом, для отдельных, доминирующих в фауне макробентоса представителей как Белого, так и Чёрного морей, кардинально различающихся между собой по климатическим условиям, температурному режиму водной среды и по трофности вод, установлены схожие пороговые уровни содержания кислорода в среде, ниже которых для организмов наступают стрессовые условия гипоксии.

Список литературы

Rosenberg R. Effect of oxygen deficiency on benthic macrofauna / Freeland et al. Fjordocyanography. – N.Y.: PlenumPubl., 1980. – P. 499-514.

Распределение бактериохлорофилла зелёных серных бактерий по глубине в озёрах Трёхцветном, Большие Хрусломены, лагуне на Зеленом мысе в сентябре 2018 г.

Емельянцев П.С.¹, Жильцова А.А.¹, Харитонов Д.А.¹, Фрейдкин М.П.¹, Краснова Е.Д.²,
Воронов Д.А.^{3,4}, Пацаева С.В.¹

¹МГУ им.М.В. Ломоносова, физический факультет

²МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

³Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН

⁴Институт физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского МГУ им. М.В. Ломоносова

Введение

Работа посвящена разработке и апробации метода определения концентрации бактериохлорофиллов (Бхл) в фототрофных аноксигенных микроорганизмах природной воды методами спектроскопии поглощения без экстрагирования пигментов. Объектом изучения являются зелёные серные бактерии (ЗСБ), фототрофы, обитающие в меромиктических водоёмах ниже уровня хемоклина, в анаэробной зоне. ЗСБ содержат фотосинтетические пигменты — Бхл и каротиноиды. В зависимости от содержания различных Бхл, ЗСБ делятся на две разновидности: зелёноокрашенные, содержащие Бхл *d* и каротиноид хлоробактин, и коричневоокрашенные, содержащие Бхл *e* и каротиноид изорениератин.

Пробы воды и спектральные измерения

При тестировании метода качестве образцов для построения калибровочной зависимости для расчёта концентрации Бхл по спектрам поглощения воды взяты спектры поглощения проб воды, отобранные в марте 2018 г. с различной глубины из трёх меромиктических водоёмов: лагуны на Зелёном мысе, оз. Большие Хрусломены и оз. Трёхцветного. Для последующего испытания метода и построения профилей распределения концентраций Бхл по глубине были использованы пробы из тех же водоёмов, отобранные в сентябре 2018 г. Спектры поглощения измеряли с помощью спектрофотометра SolarPV1251 в кюветах с длиной оптического пути 1 или 3 см, затем все данные оптической плотности были пересчитаны для 1 см.

Спектры поглощения проб воды и экстрактов пигментов

Клетки ЗСБ обеих разновидностей в воде в спектрах поглощения имеют два пика поглощения: в синей и дальней красной областях. Длинноволновые пики поглощения Бхл *d* и *e* расположены близко (с максимумом около 720-725 нм) и накладываются друг на друга. В спектре поглощения Бхл в воде коротковолновые пики поглощения слабо заметны из-за полосы поглощения, обусловленной взвешенными в воде частицами, а также самими клетками. Однако в спектре поглощения в экстракте коротковолновые пики поглощения Бхл *d* и *e*, с максимумами при 440 и 470 нм соответственно, хорошо видны, и по их амплитуде можно судить, например, что зелёноокрашенные ЗСБ в оз. Б. Хрусломены преобладают. Отметим, что при экстрагировании пики поглощения Бхл сдвигаются в более коротковолновую область по сравнению со спектрами поглощения клеток ЗСБ в воде. Это связано с тем, что растворители разрушают хлоросомы, содержащие Бхл в клетках в виде агрегатов. Поэтому в экстрактах присутствует только мономерная форма Бхл, имеющая отличные от агрегатов оптические свойства.

Метод измерения концентрации хлоросомного бактериохлорофилла по спектрам поглощения клеток зеленых серобактерий в воде

Концентрацию Бхл d и e можно рассчитать по эмпирической формуле Овермана-Тилзера (Overmann, Tilzer, 1989), в которую входят значения оптической плотности при длинах волн 651 и 663 нм в спектре поглощения экстракта. Однако метод измерения концентрации Бхл в экстрактах довольно проблематичен с технической точки зрения. Новый метод определения концентрации Бхл по спектрам поглощения в воде, разработанный на физическом факультете МГУ (Kharcheva et al., 2018), значительно упрощает эту процедуру. Метод позволяет без особого труда построить профили распределения концентраций Бхл по глубине в исследуемых озёрах.

Новый метод, который не требует предварительного концентрирования пробы или экстрагирования пигментов органическими растворителями, подразумевает определение концентрации Бхл d и e по площади под длинноволновым пиком поглощения в спектрах поглощения клеток зелёных серобактерий непосредственно в воде (то есть пробах природной воды с микроорганизмами).

В качестве первого приближения для расчёта площади полосы поглощения Бхл был выбран интервал длин волн от 650 до 800 нм и аппроксимация «пьедала» под пиком поглощения в виде трапеции. Несмотря на то, что это довольно грубое приближение, получилась хорошая линейная корреляция между площадью под длинноволновым пиком поглощения в воде и концентрацией Бхл, рассчитанной по формуле Овермана-Тилзера (Overmann, Tilzer, 1989) для экстрактов.

Рис. 1-3 показывают корреляцию между площадью под длинноволновым пиком поглощения в воде и концентрацией Бхл, рассчитанной по формуле Овермана-Тилзера для экстрактов для проб воды из оз. Трёхцветного, лагуны на Зелёном мысе и оз. Б.Хрусломены (март 2018 г.). По наклону линий тренда определен коэффициент линейной регрессии K . Подобные зависимости были построены в работе (Kharcheva et al., 2018) для монокультур зелёноокрашенных и коричнево-окрашенных ЗСБ, выделенных из различных озёр в 2013-2016 гг. Значения коэффициентов линейной регрессии K с погрешностями для проб природной воды из трёх меромиктических озёр (март 2018 г.) и монокультур по данным работы (Kharcheva et al., 2018) приведены Табл. 1.

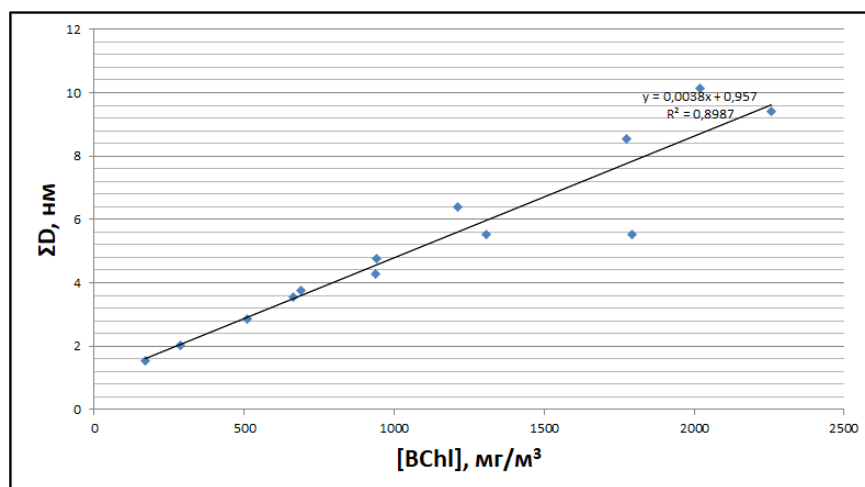


Рис. 1. Корреляция между площадью под длинноволновым пиком поглощения в воде и концентрацией Бхл, рассчитанной по формуле Овермана-Тилзера для экстрактов.
Данные для Трёхцветного озера (март 2018 г.)

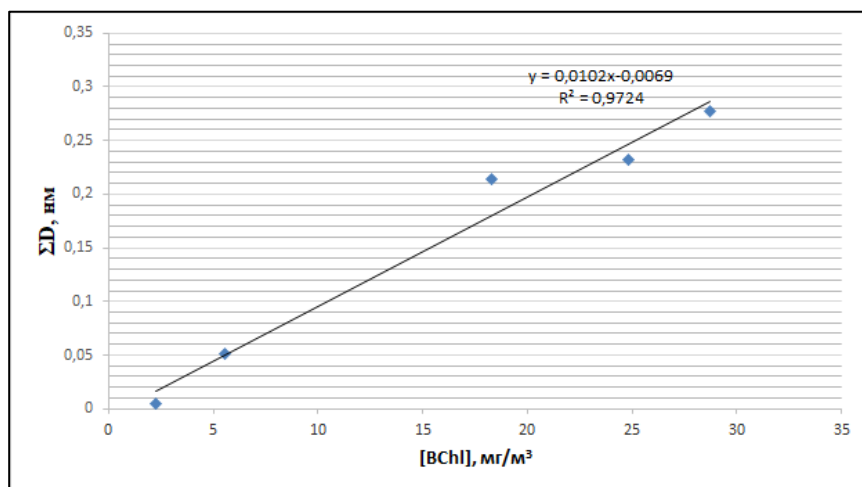


Рис. 2. То же, что на Рис. 1. Данные для лагуны на Зелёном мысе (март 2018 г.).

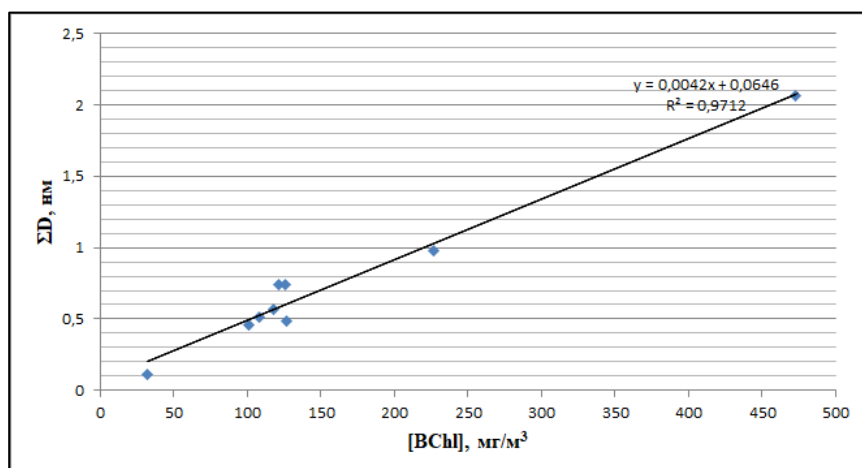


Рис. 3. То же, что на Рис. 1. Данные для оз. Б.Хрусломены (март 2018 г.).

Таблица 1. Значения коэффициентов линейной регрессии К для разных проб природной воды и монокультур.

Тип ЗСБ	Проба	К. нм·м ³ /мг
Зелёноокрашенные	оз. Трёхцветное	0,0038 ± 0,0002
	культуры	0,0032 ± 0,0002
Коричнево-окрашенные	лагуна на Зелёном мысе	0,0102 ± 0,0004
	культуры	0,0068 ± 0,0003
Смешанные	оз. Б.Хрусломены	0,0042 ± 0,0008

Из линейности графиков корреляции следует формула для определения концентрации Бхл:

Бхл $d, e = \frac{D}{K}$, где К – коэффициент наклона графиков корреляции, который приведен в Табл. 1 для разных разновидностей ЗСБ.

Профили вертикального распределения концентрации бактериохлорофилла

С помощью коэффициентов корреляций, полученных в марте 2018 г. для лагуны на Зелёном мысе, оз. Большие Хрусломены и оз. Трёхцветного, были рассчитаны концентрации Бхл для проб, отобранных в сентябре 2018 г. в этих же водоёмах, и построены профили распределения концентраций Бхл по глубине (Рис. 4-6).

В целом, распределение пигментов по глубине согласуется с типичными наблюдениями распределения анаэробных микроорганизмов по глубине водоёма – максимум в области хемоклина, выше хемоклина концентрация клеток быстро убывает с высотой из-за наличия кислорода и увеличения освещенности, ниже хемоклина – концентрация клеток уменьшается не так быстро, как в противоположном направлении.

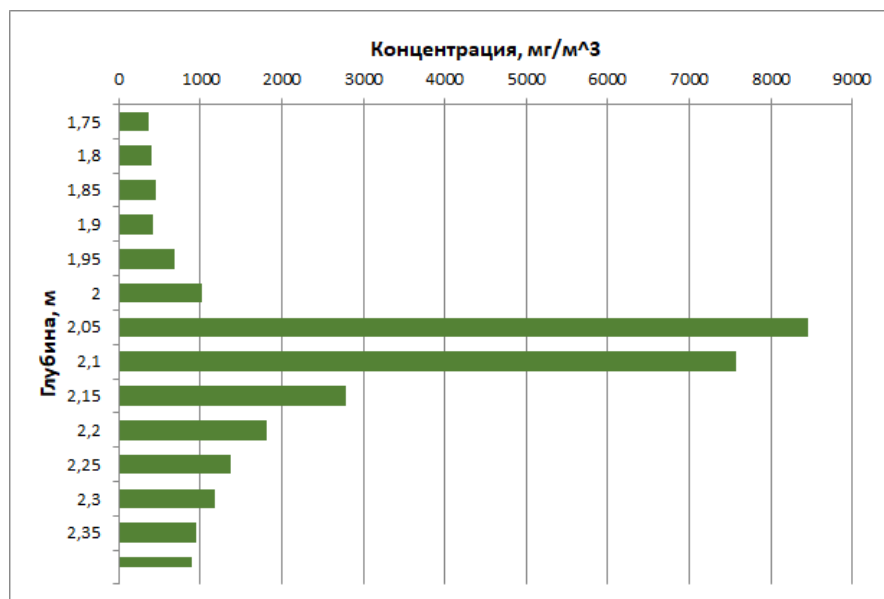


Рис. 4. Распределение концентрации Бхл по глубине в оз. Трёхцветном – тонкая структура хемоклина (отбор многошприцевым пробоотборником, сентябрь 2018 г.).

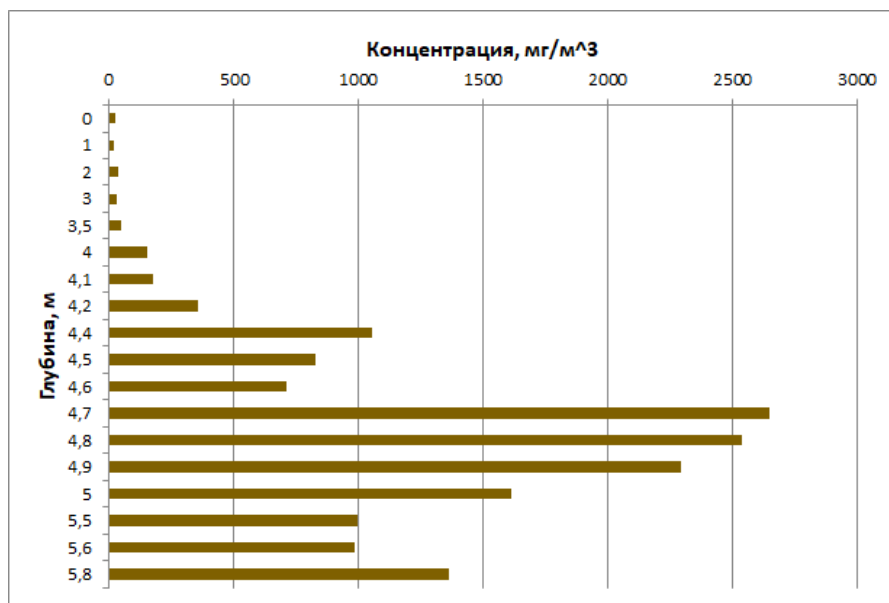


Рис. 5. Распределение концентрации Бхл по глубине в лагуне на Зелёном мысе (отбор проб погружаемым насосом, сентябрь 2018 г.).

Для Лагуны на Зелёном мысе в сентябре 2018 г. получилось интересное распределение пигментов ЗСБ, с двумя максимумами – в области хемоклина около 4,7 м и чуть выше, на горизонте 4,4 м. Такое распределение наблюдается впервые и, вероятно, связано с эрозией хемоклина из-за недавнего заброса воды из моря.

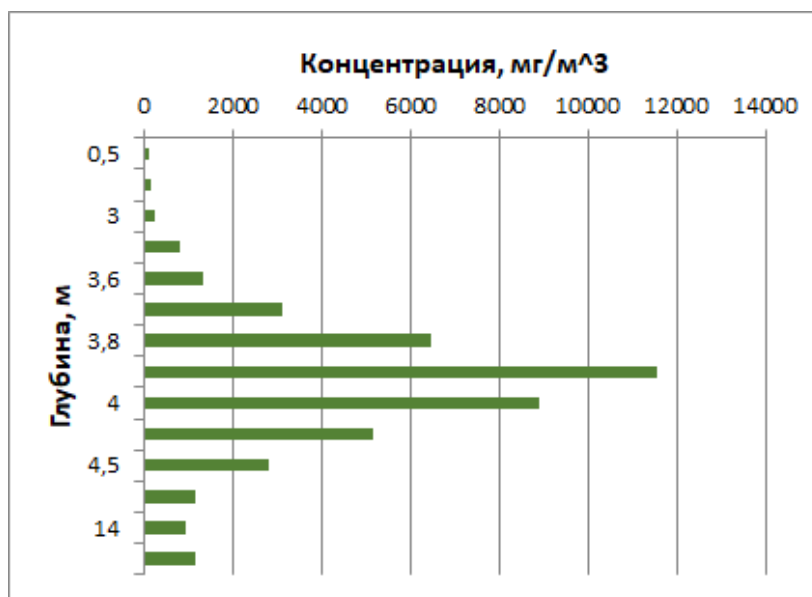


Рис. 6. Распределение концентрации Бхл по глубине в оз. Б. Хрусломены (отбор проб погружаемым насосом, сентябрь 2018 г.).

Заключение

Уточнён метод определения концентрации бактериохлорофиллов ЗСБ в природной воде методом спектроскопии поглощения, без экстрагирования пигментов. Определены эмпирические параметры формулы расчёта концентрации Бхл для проб природной воды из меромиктических водоёмов, отделяющихся от Белого моря. По новому методу рассчитаны концентрации Бхл в пробах, отобранных в сентябре 2018 г., и построены вертикальные профили распределения концентраций Бхл. Распределение пигментов по глубине согласуется с типичными наблюдениями распределения анаэробных микроорганизмов по глубине водоёма – максимум в области хемоклина и асимметричное распределение: выше хемоклина концентрация клеток быстро убывает с высотой из-за наличия кислорода и увеличения освещённости, ниже хемоклина – концентрация клеток уменьшается не так быстро, как в противоположном направлении, и не достигает нуля возле дна. Для озера Трёхцветного определена тонкая структура хемоклина – распределение концентрации фотосинтетических пигментов анаэробных бактерий в зоне хемоклина с шагом 5 см.

Благодарности

Работа поддержана РФФИ (грант № 16-05-00548-а). Разработка методической части, вошедшей в спецпрактикум кафедры общей физики физического факультета МГУ, поддержана грантом Фонда развития теоретической физики и математики «БАЗИС». Благодарим руководство и сотрудников Беломорской биологической станции имени Н.А. Перцова МГУ за организацию полевых работ и дружеское участие. Большое спасибо организаторам и участникам конференции «Поздне- и постгляциальная история Белого моря: геология, тектоника, седиментационные обстановки, хронология», поддержанной грантом РФФИ 18-05-20050.

Список литературы

- Kharcheva A., Zhiltsova A., Emelyantsev P., Lunina O., Krasnova E., Voronov D., Savvichev A., Patsaeva S.* Spectrophotometric quantification of chlorosomal bacteriochlorophyll in intact cells of green sulphur bacteria: monocultures and natural water // EARSel eProceedings. – 2018 – Vol. 17. – No 1. – P. 7-15.
- Overmann J., Tilzer M.M.* Control of primary productivity and the significance of photosynthetic bacteria in a meromictic kettle lake Mittlerer Buchensee, West-Germany // Aquatic Sciences. – 1989. – Vol. 51. – No 4. – P. 261-278.

Сезонные изменения спектральных и физико-химических характеристик воды меромиктических озер Кандалакшского залива Белого моря

Жильцова А.А.¹, Емельянцева П.С.¹, Краснова Е.Д.², Воронов Д.А.^{3,4},
Харчева А.В.¹, Пацаева С.В.¹

¹МГУ им. М.В. Ломоносова, физический факультет

²МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

³Институт проблем передачи информации имени А.А. Харкевича РАН, г. Москва

⁴Институт физико-химической биологии имени А.Н. Белозерского МГУ им. М.В. Ломоносова

Введение

В процессе отделения водоемов от моря (за счет природных факторов или из-за человеческой деятельности, строительства мостов, дамб, гидротехнических сооружений) их внутреннее устройство претерпевает колоссальные изменения. Меняется не только структура водоема, что выражается в возникновении вертикальной стратификации слоев воды, но и населяющие акваторию организмы и микроорганизмы. Водоемы, которые образуются в результате поднятия берега и отделения заливов от Белого моря, являются уникальными природными экосистемами, микробное сообщество которых представляет особый интерес для изучения. Обитателями хемоклина отделяющихся озер являются зеленые серные бактерии (ЗСБ), которые признаны самыми древними фотосинтезирующими организмами, существующими в настоящее время (Горленко, Рожнов, 2011). ЗСБ способны жить в анаэробных условиях при чрезвычайно низкой интенсивности света, недостаточной для фотосинтеза других фототрофов (Oostergetel, 2010). Фотосинтез в клетках ЗСБ возможен благодаря присутствию в их клетках фотосинтетических пигментов – бактериохлорофиллов *d* и *e* (Бхл *d* и *e*), поглощающих свет определенного спектрального диапазона. Сообщество ЗСБ представляет собой естественный биологический фильтр, препятствующий проникновению сероводорода в верхние слои водоемов, и тем самым сохраняющий баланс между аэробными и анаэробными водами. В настоящей работе проведен сравнительный спектральный и химический анализ проб воды из нескольких отделяющихся водоемов Кандалакшского залива Белого моря в летнее и зимнее время, сделаны выводы об изменениях в устройстве экосистем в зависимости от сезона.

Отбор проб и методы измерения

Пробы воды были отобраны с помощью погружного насоса в летний и зимний период с 2016 по 2018 гг. с разных глубин отделяющихся от Белого моря озер: оз. Трехцветного, оз. Большие Хрусломены, оз. Нижнего Ершовское, оз. Елового и лагуны на Зеленом мысе. Одновременно с отбором проб производились гидрохимические и гидрологические исследования воды, данные регистрировались с помощью кондуктометра WTWCond 315i, оксиметровззондов Марк 302 Э и YSIProODO, люксметра AR813A, модернизированного для погружения в воду, pH- и Eh-метра WaterLinerWMM-73. Образцы воды с разных глубин изучались методами абсорбционной и флуоресцентной спектроскопии в лаборатории физического факультета МГУ. Были измерены спектры оптической плотности проб природной воды при помощи спектрофотометра SolarPB2201, спектры испускания и возбуждения флуоресценции регистрировались на флуориметре SolarCM2203. В эксперименте использовались стандартные кварцевые кюветы с длиной оптического пути 10 мм для флуориметрии, 10 и 30 мм для измерения спектров поглощения. Спектры поглощения проб воды или суспензий клеток регистрировали по отношению к дистиллированной воде.

Для подсчета концентрации Бхл в природной воде готовились ацетон-метаноловые экстракты, которые также изучались методами абсорбционной спектроскопии. Для получения аце-

тон-метаноловых экстрактов проб воды с ЗСБ и к 1 мл пробы добавляли 4 мл смеси ацетона с метанолом (7:2 соответственно). Таким же образом из дистиллированной воды и смеси ацетона с метанолом (7:2) готовили стандарт для вычитания базовой линии спектрофотометра. С помощью значений, полученных при измерении спектров поглощения в различных образцах, была рассчитана суммарная концентрация бактериохлорофиллов d и e (мг/м^3) по эмпирической формуле из работы (Overmann, 1989):

$$C(\text{Бхл}(d+e)) = (1,315 \cdot E_{655}' - 0,643 \cdot E_{667}' + 0,005) \cdot v \cdot 10^6 / (V \cdot d \cdot \epsilon),$$

где

$E_{655}' = E_{655} - E_{850}$, $E_{667}' = E_{667} - E_{850}$ – величины оптической плотности экстракта пигментов при длинах волны 655 и 667 нм соответственно (исключая мутность при E_{850}),

$v = 5$ мл – объем ацетон-метанолового экстракта,

$V = 1$ мл – объем пробы озерной воды

$d = 1$ см – ширина кюветы,

ϵ – коэффициент экстинкции Бхл d ($\epsilon = 98 \text{ мг/см}$ (Overmann, 1989)).

Сравнение распределения в летний и зимний сезоны гидрологических, спектральных параметров воды по глубине

В зависимости от времени года распределение гидрологических параметров воды (температуры, солености, концентрации растворенного кислорода, значений окислительно-восстановительного потенциала, водородного показателя), а также концентрации Бхл и флуоресцентных характеристик ЗСБ меняется. В сентябре 2018 года во всех озерах концентрация кислорода в поверхностных слоях была значительно выше, чем концентрация, зарегистрированная в марте 2017 года. Кроме того, для сентябрьских образцов воды наблюдалось значительно более резкое уменьшение концентрации кислорода по глубине по сравнению с мартовскими пробами из тех же озер (Рис. 1).

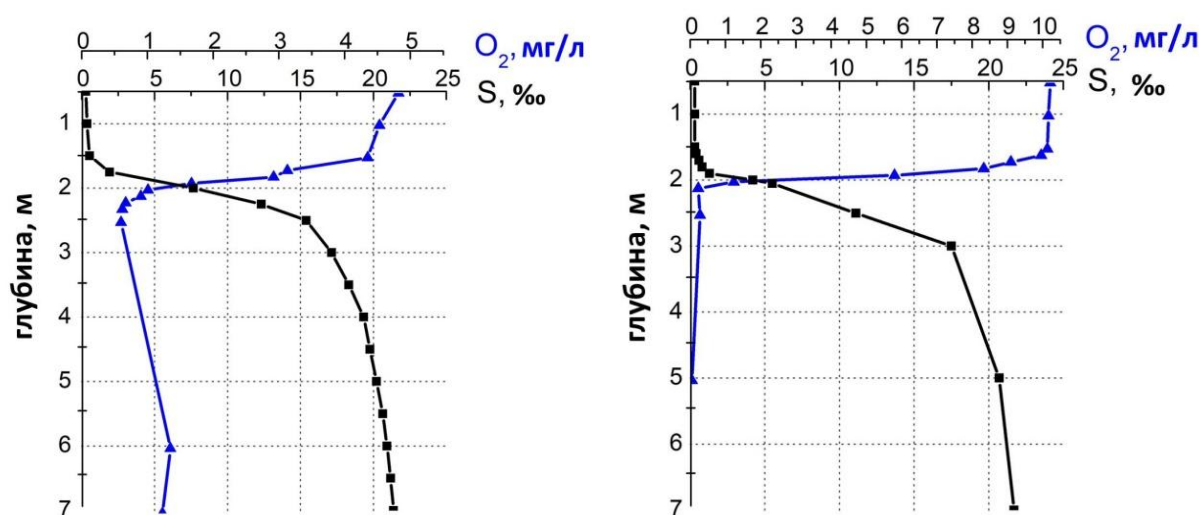


Рис 1. Диаграммы распределения концентрации кислорода и солености по глубине в оз. Трехцветное в марте 2017 г. (слева) в сентябре 2018 г. (справа).

Исходя из рассчитанной концентрации Бхл, было показано, что в образцах воды, взятых в сентябре 2016, 2017 и 2018 гг., цветной слой воды с ЗСБ имел более четкие границы и включал в себя в разы большее число микроорганизмов по сравнению с ситуацией в марте 2017 и 2018 гг. (см.: Харчева и др., 2018, Жильцова и др., 2018 и данная работа).

Обнаружено интересное явление, показывающее тонкую стратификацию фототрофных бактерий в хемоклине в соответствии с их физиологическим состоянием (возможно связанным с различной фотосинтетической активностью клеток в разных стратах). А именно, нами было про-

демонстрировано явление тушения флуоресценции в верхних слоях хемоклина, более выраженное в летний период (июль), чем в осенний (сентябрь) или зимний (март) периоды (Харчева и др., 2018). Для всех исследуемых озер по эмпирической формуле была рассчитана концентрация Бхл. В верхней части хемоклина концентрация пигмента всегда высока, однако интенсивность флуоресценции меньше по сравнению с нижней частью хемоклина при одинаковой концентрации пигмента. На глубинах ниже хемоклина при той же концентрации Бхл интенсивность флуоресценции возрастает (Рис. 2). На практике это выглядит как смещение горизонта с максимальной флуоресценцией Бхл примерно на 10 см вниз по отношению к горизонту с максимальной концентрацией пигментов. Такое явление резко проявляется в летний период (июль), чем в зимний (март месяц), и иногда заметно в сентябре.

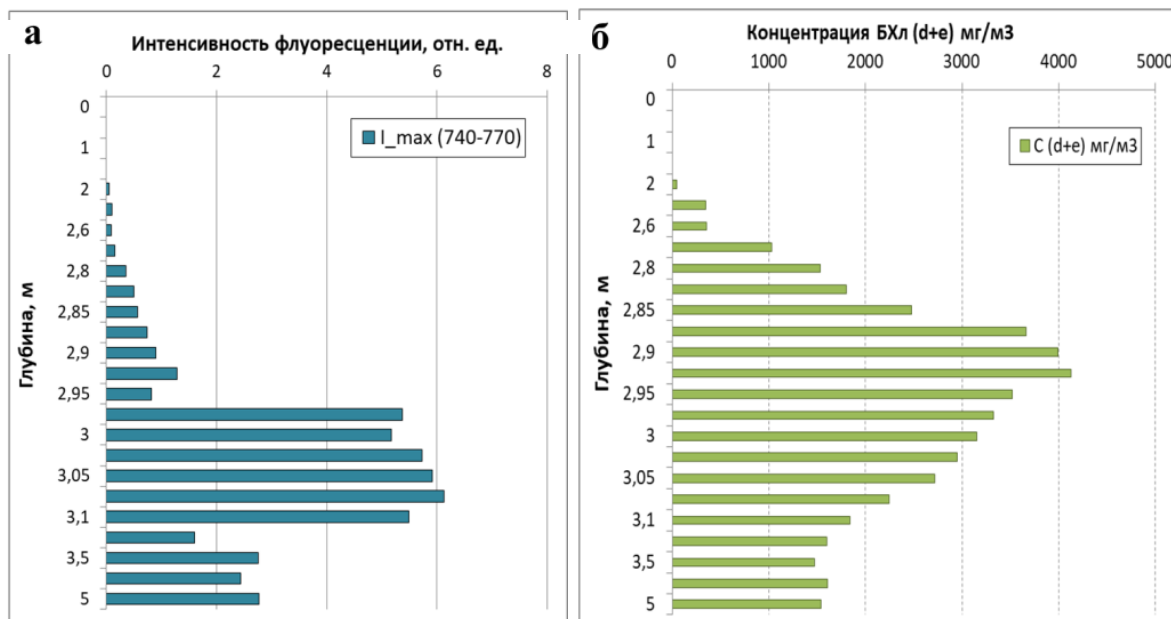


Рис. 2. Диаграммы распределения интенсивности флуоресценции Бхл (а) и концентрации Бхл (б) по глубине в оз. Еловом в июле 2016 г.

Этот факт может быть объяснен большей освещенностью в верхних слоях хемоклина в осенне-летний период при одновременном наличии в небольших концентрациях кислорода. Дополнительные эксперименты по облучению проб УФ и синим светом в течение 20-30 минут подтвердили наши предположения о тушении флуоресценции Бхл аноксигенных фототрофов. При облучении образца воды с ЗСБ разными длинами волн возбуждающего света было зарегистрировано тушение флуоресценции, при этом зарегистрированы случаи, когда интенсивность флуоресценции хлоросомных Бхл *d* и *e* уменьшалась в 2 раза, а флуоресценция Бхл *a* практически оставалась неизменной (Рис. 3).

Поскольку уменьшение интенсивности флуоресценции Бхл происходит при неизменной концентрации пигмента, но коррелирует с уменьшением концентрации кислорода и значения окислительно-восстановительного потенциала, и эти явления частично обратимы, мы делаем вывод об изменении физиологического состояния клеток аноксигенных фототрофов под действием света. Однако это явление требует дополнительных лабораторных исследований как с пробами природной воды, содержащей микроорганизмы, так и с культурами ЗСБ, выращенными в различных условиях освещенности.

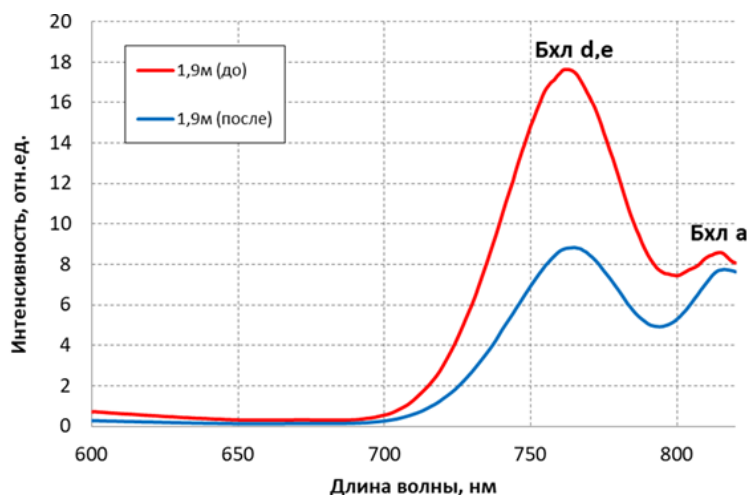


Рис. 3. Сравнение спектров испускания флуоресценции воды с ЗСБ до и после облучения образца светом в течение 20 минут (оз. Трехцветное, 1.9 м, март 2018 г.), длина волны возбуждающего света равна 440 нм.

Заключение

На основании полученных результатов можно сделать вывод о том, что водоемы, отделяющиеся от Белого моря, являются саморегулирующимися экосистемами, микробное сообщество которых способно приспосабливаться к условиям окружающей среды, в том числе менять свое физиологическое состояние (свою фотосинтетическую активность) в зависимости от внешних условий. В данной работе показана возможность наблюдать за процессами, происходящими в водоемах с помощью спектральных методов.

Благодарности

Работа поддержана РФФИ (грант № 16-05-00548-а).

Благодарим руководство и сотрудников Беломорской биологической станции имени Перцова Н.А. МГУ за организацию полевых работ и дружеское участие.

Список литературы

- Жильцова А.А., Харчева А.В., Краснова Е.Д., Лунина О.Н., Воронов Д.А., Саввичев А.С., Горшкова О.М., Пацаева С.В. Спектральное исследование зеленых серных бактерий в стратифицированных водоемах Кандалакшского залива Белого моря // *Оптика атмосферы и океана*. – 2018. – Т. 31. – № 3. – С. 233-239.
- Проблемы ранней эволюции фотосинтеза / Отв. ред. В.М. Горленко, С.В. Рожнов. Сер. «Геобиологические процессы в прошлом». – М.: ПИН РАН, 2011. – 218 с
- Харчева А.В., Жильцова А.А., Лунина О.Н., Краснова Е.Д., Воронов Д.А., Саввичев А.С., Пацаева С.В. Флуоресценция бактериохлорофиллов зеленых серных бактерий в анаэробной зоне двух природных водоемов // *Вестник Московского университета*. – 2018. – Сер. 3: Физика, астрономия. – № 4. – С. 40-45.
- Oostergetel G., van Amerongen H., Boekema E. The chlorosome: a prototype for efficient light harvesting in photosynthesis // *Photosynth Research*. – 2010. – Vol. 104. – P. 245–255.
- Overmann J., Tilzer M.M. Control of primary productivity and the significance of photosynthetic bacteria in a meromictic kettle lake Mittlerer Buchensee, West-Germany // *Aquatic Sciences*. – 1989. – Vol. 51. – N 4. – Pp. 261-278.

Метагеномный анализ эукариотической микробиоты меромиктических водоёмов побережья Кандалакшского залива Белого моря

Исаев С.В.^{1,2}, Воронов Д.А.^{2,3}, Неретина Т.В.^{1,4}, Логачева М.Д.³, Краснова Е.Д.⁴

¹МГУ им. М. В. Ломоносова, факультет биоинформатики и биоинженерии

²Институт проблем передачи информации им А.А. Харкевича РАН, Москва

³НИИ физ-хим биологии им. А.Н. Белозерского МГУ им. М. В. Ломоносова

⁴МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет

Введение

В последние годы на Беломорской биостанции МГУ развернуты комплексные исследования прибрежных меромиктических водоемов на разных стадиях изоляции от Белого моря (Краснова и др., 2016). Одна из задач этих исследований – описание нового варианта экологической сукцессии, в ходе которой морской залив с равномерно перемешанной водой постепенно превращается в пресное озеро. В ходе экологической эволюции такой водоем проходит через меромиктическую стадию, когда в нем одновременно сосуществует поверхностный постепенно опресняемый слой, унаследованная морская водная масса, в нижней части которой складываются анаэробные условия, а между аэробной и анаэробной зонами – прослойка с повышенной продуктивностью – хемоклин. В каждом из слоев развивается свое сообщество живых организмов. Особенно важную роль в них играют микроорганизмы (в широком понимании этого термина), очень мощным инструментом в исследовании которых является метагеномика, причём микробиоту хемоклина, как правило, изучают именно этим методом.

Целью данной работы был метагеномный анализ эукариотической микробиоты двух меромиктических водоёмов побережья Кандалакшского залива Белого моря: озера Кисло-Сладкого и лагуны у Зелёного мыса.

Материалы и методы

Работа выполнена на Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова МГУ им. М.В. Ломоносова. Выбранные водоемы, лагуна на Зеленом мысе и озеро Кисло-Сладкое, находятся в ближайших окрестностях биостанции. Оба водоема представляют начальные стадии изоляции от моря, сообщаются с морем, имеют соленый эпилимнион, гиполимнион обоих водоемов подразделяется на аэробную и анаэробную зоны, с хемоклином между ними. Хемоклин обоих водоемов характеризуется резкими физико-химическими градиентами – скачком температуры, солености, pH, окислительно-восстановительного потенциала, и маркируется красноватой прослойкой с массовым развитием криптофитовых водорослей *Rhodomonas* sp.

С помощью погружного насоса были отобраны пробы воды с разной глубины. Из каждой пробы небольшую порцию воды (15 мл) концентрировали центрифугированием в течение 10 минут при скорости 3000 об./мин и просматривали под люминисцентным микроскопом. При микроскопировании выявляли наиболее массовые легко идентифицируемые виды и различали фотосинтезирующие и гетеротрофные формы.

Для метагеномного анализа пробу воды фильтровали через «сэндвич» из двух фильтров: сверху лежал фильтр для выделения эукариотных простейших с диаметром пор 1,5 мкм (WhatmanGF/A Glass microfibre filters Cat# 1820-047), и под ним – фильтр для прокариот с порами 0,22 мкм (Millepore, TYPEGSWP). Объем профильтрованной воды зависел от количества взвеси. Из прозрачных поверхностных слоев фильтровали 300-1000 мл воды, из слоев с богатым фитопланктоном – 100-150 мл, а из анаэробной зоны с массовым развитием бактерий и кристаллами серы – 50 мл.

Выделение ДНК проводили на колонках фирмы «Promega» согласно протоколу производителя. Для секвенирования использовали участок V9 гена 18S РНК. Высокопроизводительное секвенирование проводили на приборе Illumina HiSeq 1000

Фильтрация прочтений по качеству, а также их дальнейший анализ проводился при помощи пайплайна MetaAmp (Dong et al., 2017), который использует программы USEARCH (Edgar, 2010), UPARSE (Edgar, 2013), а также программный пакет Mothur (Schloss et al., 2009) с тренировочной базой данных SILVAv123 (Quast et al., 2013). Верификация определения таксономии проводилась при помощи программного пакета BLAST по базе nr. Постобработка данных, а также визуализация проводилась при помощи скриптов на языке программирования Python с использованием пакетов Seaborn, Matplotlib и Pandas. Вся статистика приведена в значениях, составляющих % от числа последовательностей в данной пробе.

Результаты микроскопирования

В озере Кисло-Сладком:

- 0,5 м (зона ветрового перемешивания) – много мелких кокков; немного мелких гетеротрофных жгутиконосцев; единичны зелёные жгутиконосцы и криптофитовые водоросли;
- 1,2 м (это верхняя часть хемоклина над редокс-переходом) – массовое развитие *Rhodomonas* sp., *Oxyrhis marina*, *Thalassiomena nitzchioides*; некоторое количество инфузорий нескольких видов; единичные гетеротрофные динофлагелляты;
- 1,3 м (нижняя часть хемоклина с отрицательным Eh). Результаты микроскопирования схожи с пробой на глубине 1.2 м;
- 1,5 м (аэробная зона ниже уровня ветрового перемешивания) – массовое развитие мелких кокков и динофлагеллят *O. marina*; некоторое количество инфузорий нескольких видов;
- 2,2 м (верхняя часть хемоклина над редокс-переходом) – массовое развитие *Rhodomonas* sp.; немного *Oxyrhis marina* и много инфузорий нескольких видов;
- 2,5 м (нижняя часть хемоклина с отрицательным Eh) – единичные *Rhodomonas* sp.; единичные *Oxyrhis marina*; много инфузорий двух видов;
- 4 м (придонный слой воды) – единичные неподвижные *Rhodomonas* sp.; много живых бесцветных жгутиконосцев; единичные инфузории.

В лагуне на Зелёном мысе:

- 0,5 м (зона ветрового перемешивания) – разнообразный фитопланктон с невысокой численностью: диатомовые водоросли, различные жгутиконосцы, кокки;
- 2 м (солёный аэробный слой ниже уровня ветрового перемешивания) – массовое развитие автотрофных динофлагеллят *Gymnodinium* sp. и диатомей; большое разнообразие динофлагеллят;
- 3,5 м (аэробный слой с повышенной солёностью) – массовое развитие мелких зелёных кокков, динофлагеллят *Gymnodinium* sp. и *Dinophysis acuminata* и диатомей;
- 4,3 м (верхняя часть хемоклина над редокс-переходом) – массовое развитие динофлагеллят *Katadinium glaucum*; высокое разнообразие и численность других представителей динофлагеллят и диатомей;
- 5,5 м (афотическая анаэробная зона) – бактерии и немногочисленные инфузории двух видов.

Результаты метагеномного анализа

После объединения парных прочтений, а также их очистки от адаптерных и праймерных последовательностей для дальнейшего анализа было взято 1 043 050 ридов (38.13% от изначального числа). Общее число оснований выборки – 125 166 000. После кластеризации оказалось, что в пробах суммарно определилось 1875 операционных таксономических единиц (ОТЕ). Распределение по вкладам таксономических супергрупп представлено на рисунке 1. В целом результаты метагеномного анализа верифицируются микроскопией. Важным представляется отметить обильное наличие протиста *Picochlorum* sp. в большом количестве проб – никак иначе, кроме как

метагеномным методом, этот организм не обнаруживается, и в это же время (из-за своей обильности) может играть важную роль в экологических сообществах.

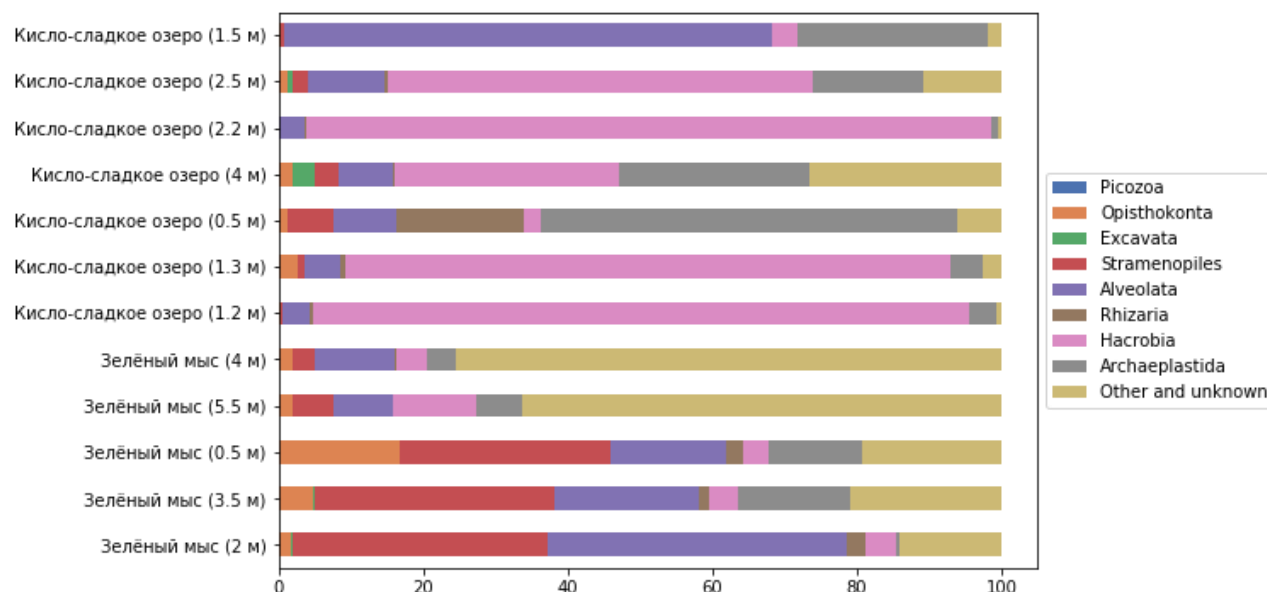


Рис. 1. Распределение таксономических супергрупп, к которым были отнесены ОТЕ, по образцам (в процентах).

По метагеномным данным были проанализированы параметры α - и β -разнообразия проб (α -разнообразие является метрикой для сообщества исключительно внутри какой-то пробы; параметры же β -разнообразия показывают взаимосвязи между сообществами из разных проб). В таблице 1 приведены основные параметры α -разнообразия изучаемых проб.

Таблица 1. Индексы α -разнообразия различных проб, а также некоторые другие их характеристики (КС – Кисло-Сладкое озеро; ЗМ – Зелёный мыс).

Проба	Число ОТЕ	Индекс Шеннона	Индекс Симпсона	ChaoI	ACE
КС (0,5 м)	507	2,17	0,253866	62245	85085
КС (1,2 м)	218	0,96	0,632549	344	435,08
КС (1,3 м)	365	1,26	0,581312	495,25	645,54
КС (1,5 м)	229	1,45	0,361364	309,53	437,1
КС (2,2 м)	106	0,51	0,809242	184,23	316,21
КС (2,5 м)	426	2,2	0,284673	622	643,56
КС (4 м)	515	2,77	0,145498	637,52	657,94
ЗМ (0,5 м)	889	4,48	0,027381	1022,13	1034,53
ЗМ (2 м)	580	3,35	0,100946	663,45	688,30
ЗМ (3,5 м)	384	3,4	0,080117	411,8	416,57
ЗМ (4 м)	325	2,1	0,274174	387,2	390,35
ЗМ (5,5 м)	179	2,11	0,205837	237,54	361,53

Для оценки различий между пробами были рассчитаны дистанции между векторами, соответствующими видовым составам проб, после чего иерархически кластеризованы при помощи UPGMA (мера сходства Брэя-Кёртиса). Результат в виде тепловой карты представлен на рисунке 2.

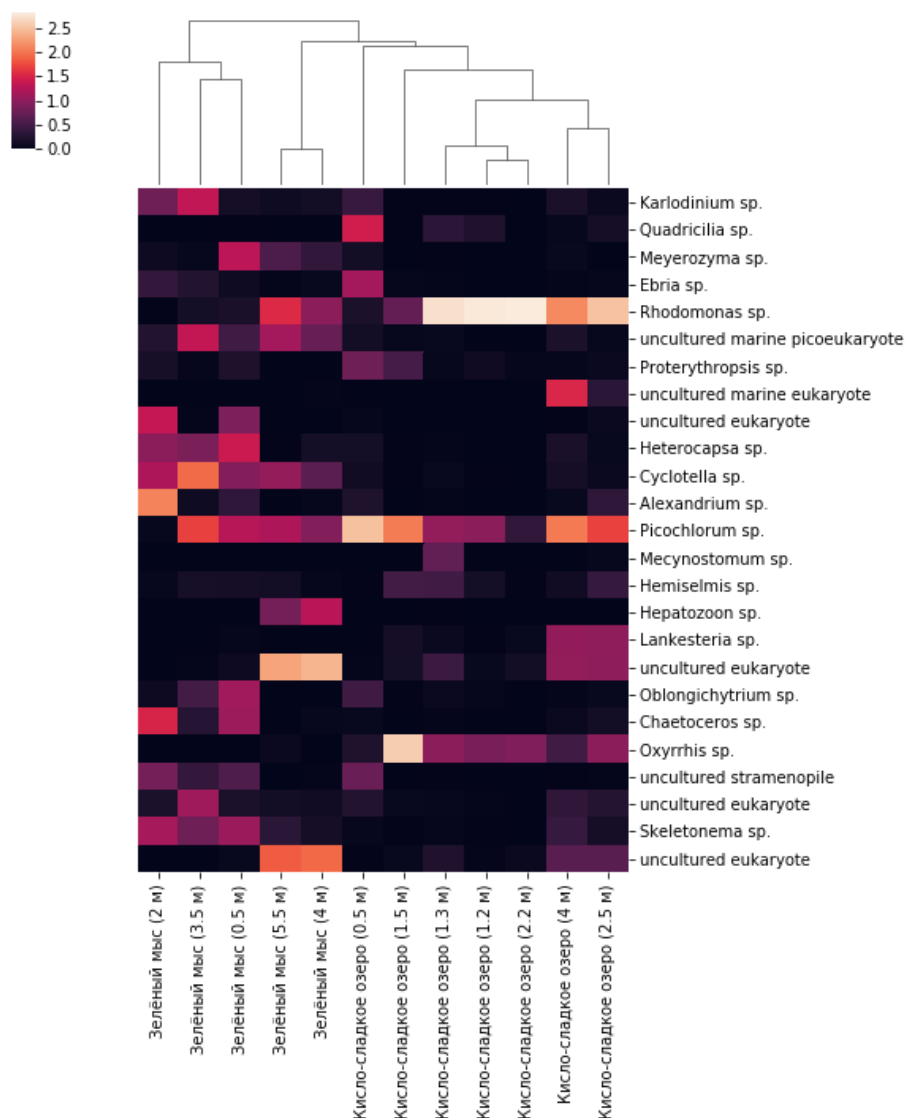


Рис 2. Тепловая карта распределения видов (первые пять по численности в каждой пробе). Цветовая гамма построена логарифмически.

Выводы

В ходе работы методами метагеномики были проанализированы основные характеристики эукариотических сообществ в различных слоях меромиктических водоёмов побережья Белого моря. Как видно из результатов, метагеномный подход даёт более чёткое разрешение структуры сообщества, позволяя качественно и количественно оценить разнообразие видового состава.

Несмотря на схожесть экологических характеристик некоторых слоёв различных водоёмов, из кластеров на рисунке 2 видно, что по видовому составу протистов конвергенция между такими слоями не наблюдается, а схожесть существует в пределах физической близости различных слоёв. Это видно по объединению проб из аэробной зоны каждого озера (0,5–3,5 м в лагуне на Зеленом мысе и 1,2–2,2 м в оз. Кисло-Сладком), хемоклина с анаэробной зоной (4–5,5 м в лагуне на Зеленом мысе и 2,5–4 м в Кисло-Сладком). Проба из эпилимниона оз. Кисло-Сладкого (0,5 м) выделяется в отдельную группу. Некоторой неожиданностью стало отличие пробы с глубины 1,5 м от соседних слоев. Возможно, это объясняется тем, что она была отобрана в другой день, когда в результате заброса свежей морской воды сообщество микроорганизмов претерпело

изменения. Интересно, что в придонном слое оз. Кисло-Сладкого на глубине 4 м обнаружилась высокая степень биологического разнообразия с большим количеством ОТЕ, что может говорить как об ошибках пробоподготовки, так и о том, что там могут обитать ранее не изученные протисты и формироваться необычные экологические связи.

В ходе дальнейших исследований запланирован метагеномный анализ прокариотических сообществ описанных выше водоёмов, а также изучение микробиоты других меромиктических водоёмов побережья Белого моря.

Благодарности

Работа поддержана РФФИ (грант № 16-05-00548-а).

Литература

- Краснова Е.Д., Воронов Д.А., Демиденко Н.А., Кокрятская Н.М., Пантюлин А.Н., Рогатых Т.А., Самсонов Т.Е., Фролова Н.Л., Шапоренко С.И.* К инвентаризации реликтовых водоемов, отделяющихся от Белого моря // Комплексные исследования Бабьего моря, полу-изолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота – изменения на фоне трансгрессии берегов, сер.«Труды Беломорской биостанции МГУ». – Т. 12. – М.: КМК, 2016. – С. 211-241.
- Dong X., Kleiner M., Sharp C.E., Thorson E., Li C., Liu D., Strous M.* Fast and Simple Analysis of MiSeq Amplicon Sequencing Data with MetaAmp // *Front. Microbiol.* – 2017. – Vol. 8. – P.: 1461.
- Edgar R.C.* Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST // *Bioinformatics.* – 2010. – Vol. 26. – P. 2460-2461.
- Edgar R. C.* UPARSE: highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads // *Nat. Methods.* – 2013. – Vol. 10. – P. 996-998.
- Quast C., Pruesse E., Yilmaz P., Gerken J., Schweer T., Yarz P. et al.* The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools // *Nucleic Acids Res.* – 2013. – Vol. 41. – D590-D596.
- Schloss P.D., Westcott S.L., Ryabin T., Hall J.R., Hartmann M., Hollister E.B., et al.* Introducing mothur: open-source, platform-independent, community-supported software for describing and comparing microbial communities // *Appl. Environ. Microbiol.* – Vol. 75. – P. 7537-7541.

Новые данные об озере Могильном (о. Кильдин, Баренцево море): результаты экспедиций 2018 года

Краснова Е.Д.¹, Василенко А.Н.², Воронов Д.А.^{3,4}, Ефимов В.А.², Кокрятская Н.М.⁵,
Косенков А.В.⁶, Пацаева С.В.⁷, Федюк М.Л.⁷, Фролова Н.Л.², Стрелков П.П.⁸

¹МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

²МГУ им. М.В. Ломоносова, географический факультет

³Институт проблем передачи информации РАН, Москва

⁴НИИ физ-хим. биологии им. Белозерского МГУ им. М.В. Ломоносова

⁵Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. акад. Н.П. Лаверова РАН, Архангельск

⁶МГУ им. М.В. Ломоносова, физический факультет

⁷СПбГУ, биологический факультет

Аннотация

В июле и августе 2018 г. состоялось две экспедиции на реликтовое озеро Могильное (Баренцево море, о. Кильдин) для изучения его нынешнего состояния. Действительно ли исчез пресный верхний слой воды? Изменилось ли положение границы распространения сероводорода? Почему это могло произойти? Есть ли розовый бактериальный слой, который защищал аэробную зону от ядовитого сероводорода, и какие фототрофные микроорганизмы отвечают за его цвет сегодня? Доклад посвящен результатам исследований, выполненных совместной экспедицией Московского и Санкт-Петербургского государственных университетов.

Summary

In July and August 2018, two expeditions were organized to the relict lake Mogilnoye (Barents Sea, island Kildin) to study its current condition. Has the top fresh water layer really disappeared? Has the position of the hydrogen sulfide distribution boundary changed? Why could this happen? Is there a pink bacterial layer that protected the aerobic zone from toxic hydrogen sulphide, and what kind of phototrophic microorganisms are responsible for its color today? The report is devoted to the results of research carried out by a joint expeditions of Moscow and St. Petersburg State Universities. Petersburg State Universities.

Введение

В июле и августе 2018 г. состоялись две экспедиции на остров Кильдин к озеру Могильному – меромиктическому водооёму, отделившемуся от Баренцева моря около 1-1,5 тысяч лет назад после образования каменистой перемычки. В озеро поступает пресная вода из водосборного бассейна, а сквозь перемычку при каждом приливе в озеро поступает вода из моря, благодаря чему поддерживается многослойная вертикальная структура из верхнего опресненного и нижележащего соленого слоя, который, в свою очередь, делится на верхнюю аэробную часть, нижнюю анаэробную и промежуточный слой с водой розового цвета, обусловленного массовым развитием анаэробных фототрофных бактерий.

Из меромиктических озер России Могильное имеет самую большую историю изучения (Широкова, 2004). Она восходит к 1887 г., когда в ходе зоологических исследований в Баренцевом море С.М. Герценштейн выловил в этом пресноводном, как тогда считалось, озере треску. Анализ привезенной им воды показал, что «озерная вода представляла собой смесь одной части океанской и приблизительно 13 частей снеговой, дождевой и ключевой воды», то есть чуть более 2%. При повторном посещении выяснилось, что под пресным слоем находится соленый, где и обитает треска, и озеро было признано реликтовым. В 1893-1899 гг. на оз. Могильном проводили

исследования Н.М.Книпович, Б.Л.Риппас; в 1899, 1909 и 1921 гг. оно было подробно изучено экспедицией К.М.Дерюгина, завершившейся выпуском первой монографии об этом озере (Дерюгин, 1925). Эта работа заложила точку отсчета для последующего мониторинга озера. Повторные подробные исследования были выполнены во второй половине XX века Мурманским морским биологическим институтом и Полярным научно-исследовательским институтом морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича, что дало материал для еще двух монографий под одинаковыми названиями – «Реликтовое озеро Могильное», вышедших в 1975 г. и 2002 г.

Еще в 1960-х годах заметили, что сероводородный слой стал больше; в конце 1990-х это подтвердили и связали с загрязнением водоема бытовыми стоками. Последующие наблюдения за этим водоемом, организованные Санкт-Петербургским университетом в 2003-2007 гг. (Strelkov et al., 2014), показали, что граница распространения сероводорода продолжает подниматься, тогда как любая хозяйственная деятельность в той части острова, где находится озеро, прекращена, и его окрестности безлюдны. Кроме того, озеро осолоняется, оттого что поверхностный олигогалинный слой всё тоньше. Если в конце XIX века Книпович отмечал, что пресная зона распространяется до глубины 5,5-6,5 м, то сто лет спустя ее толщина уменьшилась до 2-3 м. Розовый слой, который находился на глубине 13 м (Исаченко, 1906), поднялся к отметке 10 м.

Повышение минерализации миксолимниона в меромиктических водоемах может приводить к исчезновению плотностного градиента, который поддерживает их структуру и, как следствие, к исчезновению меромиксии, как это только что случилось с озером Шира в Хакасии (Rogozin et al., 2017). Этому предшествовала малоснежная зима, из-за чего весной в озеро поступило мало пресного стока. К следующей осени плотностная стратификация была настолько слабой, что при зимнем охлаждении поверхностного слоя конвекция смогла проникнуть на большую глубину и разрушила анаэробный слой.

Применительно к оз. Могильному это опасно по следующим причинам. В момент смешения аэробной и анаэробной вод сероводород на некоторое время распространится по всему объему водоема, и возможен замор гидробионтов, в том числе занесенной в Красную Книгу кильдинской трески, которая не встречается больше нигде в мире). Это означает безвозвратную потерю уникальных генофондов, сформировавшихся в специфических условиях озера за 1000 лет изоляции. На их восстановление потребуются века. Озеро утратит свою гидрологическую уникальность, закрепленную статусом гидрологического памятника природы федерального значения.

Для выяснения причин наблюдаемых изменений Русское географическое общество выделило грант на проект «Колыбельная трескового озера. Документация экосистемы озера Могильного (о. Кильдин, Баренцево море)», в котором приняли участие представители трех вузов: МГУ им. М.В. Ломоносова, Санкт-Петербургского университета и Мурманского арктического государственного университета. Проект предусматривает четыре экспедиции, которые должны исследовать озеро в разные сезоны.

Результаты

Первые два экспедиции подтвердили существование негативной тенденции. Соленость поверхностного слоя до глубины 2 м в июле 2018 г. была 5,4‰, в августе – 7,1‰ (рис. 1). Во время предыдущих исследований 2003-2007 гг. соленость в том же слое составляла 3-5‰, следовательно, за прошедшие 14 лет она увеличилась на две единицы. При этом мощность опресненного миксолимниона уменьшилась: в 2004 г. скачок солености начинался под глубиной 3 м, а в 2018 – под 2 м.

Отмечены некоторые изменения в стратификации оз. Могильного между июлем и августом. За прошедший месяц, кроме солености, которая увеличилась на две единицы, изменилось положение границы сероводорода и розовой прослойки: они опустились на 30 см. Параллельно вниз отступил сероводород, который в верхнем слое хемоклина мог быть был окислен анокси-

генными фототрофными бактериями или за счёт поступления кислорода с притоком аэрированной воды из моря. Измерения освещенности на разной глубине озера показали, что вода в озере очень прозрачная, но взвесь из бактерий в розовом слое полностью поглощает свет, и ниже него условия афотические. В связи с опусканием розового слоя, в августе свет проникал на большую глубину, хотя из-за низкого стояния солнца общая освещенность уменьшилась.

Измерения концентрации растворенного кислорода показали наличие слоя с его пересыщением до 133% (14 мг/л) на глубине 4,5-5 м. В этом же слое отмечено локальное повышение pH до 8,5, которое свидетельствует о падении концентрации иона карбоната при активном фотосинтезе.

В профилях солености обращают на себя внимание два скачка: один крутой и широкий между 3 м и 7 м, где соленость возрастает более, чем на 20 единиц, и второй небольшой между 10 м и 12 м с увеличением солености на 1,5 единицы. Второй скачок позволяет выделить еще одну водную массу, придонную, с максимальной для озера соленостью 29,9. Интересно, что по всему столбу воды, включая придонный слой, соленость меньше, чем в море (33‰). В аналогичных Могильному меромиктических водоемах, частично изолированных от Белого моря, соленость придонного слоя часто равна или даже превышает соленость прилегающей морской акватории (Краснова и др., 2014).

Наблюдаемые различия могут быть объяснены тем, что, в беломорские водоемы вода из моря поступает не через фильтрующую дамбу, а переливается через порог поверху и попадает в озеро неизменной. Фильтрующая дамба озера Могильного служит своего рода смесителем, где свежая морская вода смешивается с той, что уже есть в теле дамбы, и поступает в озеро разбавленной. Подтверждением служит результат определения солености воды из струй между камнями дамбы, поступающих в озеро во время прилива. Это исследование было выполнено с помощью водолазного метода. Соленость в струе оказалась 14,4-19‰, вместо ожидаемых 33‰. Из внешней стороны дамбы во время отлива вытекает вода с соленостью 16-28,5‰, что говорит как о существовании градиента солености внутри тела дамбы, так и о смешении в ней вод с разной соленостью.

Химический анализ проб воды с разной глубины показал, что сероводород в небольших количествах появился на глубине 7,7 м, и его концентрация постепенно возрастала. Наибольшие значения концентрации иона сульфида 104-136 мг/л зарегистрированы в придонной воде с наибольшей соленостью на глубине 11-15 м. По сравнению с 1999-2001 гг. (Реликтовое озеро..., 2002) его уровень остался прежним.

Мы также задались вопросом, какие бактерии придают окраску розовому слою. Первый микробиолог, который исследовал бактериальное сообщество оз. Могильного, Б.Л.Исаченко, обнаружил в этом слое, который тогда находился на глубине 13 м, подвижных пурпурных серных бактерий (Исаченко, 1914). Это представление закрепилось в научной среде. Однако в ходе исследований Института микробиологии им. С.Н. Виноградского (Горленко и др., 1975) было показано, что в хемоклине оз. Могильного в массовом количестве развиваются коричнево-окрашенные зеленые серные бактерии, среди которых доминировали *Chl. phaeovibrioides*, с максимальной численностью до 10^6 кл./мл на глубине 8,75 м. Пурпурных серобактерий *Thiocystis violacea* и *Thiocapsa roseopersicina* там было на два порядка меньше. Исследования 1999 и 2001 гг. подтвердили доминирование в хемоклине озера Могильное коричнево-оркрашенных зеленых серных бактерий, а пурпурные встречались лишь в виде единичных клеток (Лунина и др., 2005). Таким образом, за прошедшие сто лет произошла смена доминантов. Как пурпурные, так и зеленые серные бактерии играют в водоеме одну и ту же роль: они используют сероводород для фотосинтеза, окисляют его, и тем самым защищают вышележащую аэробную экосистему от диффузии этого ядовитого агента. Важные экологические различия между ними состоят в том, что: 1) пурпурным бактериям нужно больше света (50-300 люкс), тогда как зеленые могут довольствоваться считанными люксами; 2) пурпурные могут выдерживать присутствие кислорода в

небольших количествах, тогда как зеленые – строгие анаэробы. Вопрос о том, какие именно бактерии придают розовому слою окраску сейчас, не только таксономический, но и экологический: бактерии служат индикаторами конкретных абиотических условий.

Мы выполнили экспресс-анализ методом спектрофлуориметрии, отработанном прежде на беломорских меромиктических водоемах (Krasnova et al., 2015; Zhiltsova et al., 2018). При возбуждении флуоресценции светом с длиной волны 440 или 525 нм, первый максимум полосы испускания флуоресценции бактериохлорофила (Бхл) приходился на диапазон 740-750 нм, что однозначно указывает на присутствие коричнево-окрашенных зеленых серных бактерий. В спектрах поглощения проб воды наблюдали пик поглощения с максимумом 726 нм, что типично для хлоросомного Бхл зеленых серных бактерий. При этом полос поглощения Бхл *a* с длинами волн более 830-890 нм, характерной для пурпурных бактерий, мы не зарегистрировали. Концентрации фототрофных бактерий в пробе выше и ниже хемоклина (глубина 7,8 и 8,0 м) различаются на порядок – выше хемоклина количество бактерий существенно снижается.

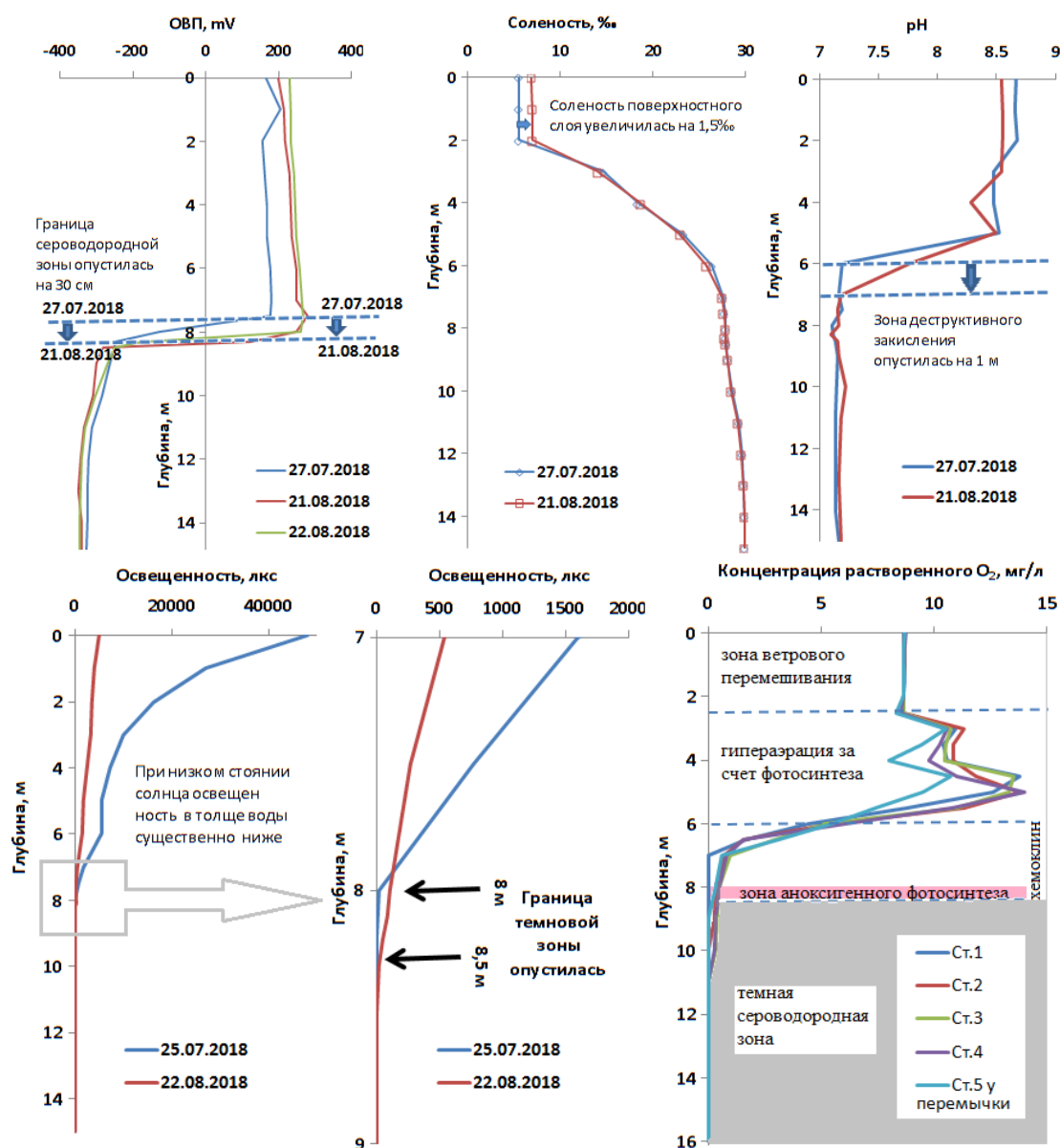


Рис. 1. Сравнение вертикальных профилей физико-химических параметров в июле и августе 2018 г.

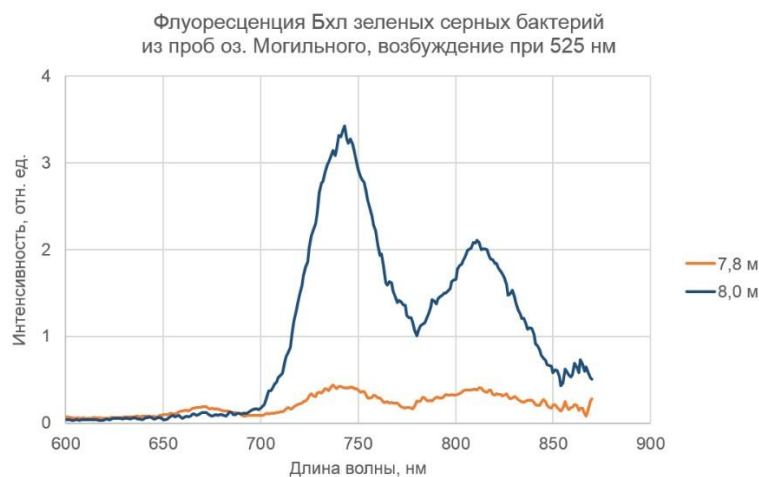


Рис. 2. Спектры флуоресценции в области свечения бактериохлорофилла (Бхл) для проб из оз. Могильного с глубины 7,8 м и 8 м.

Обсуждение

Устойчивость многослойной структуры прибрежных меромиктических озер обеспечивается балансом между пресным стоком с водосборного бассейна и поступлением воды из моря. Если последний источник, определяемый приливами и отливами, действует единообразно в течение года, то распределение верхнего слоя в основном приурочено к весеннему сезону за счёт вешних вод и таяния льда (в отличие от Баренцева моря озеро зимой покрывается толстым слоем льда). Летом солёность поверхностного слоя воды постепенно увеличивается («Реликтовое озеро Могильное...», 1975). Лето 2018 г. выдалось особенно засушливым, ручьи и родники пересохли, поэтому солёность поверхностного слоя возросла по сравнению с другими годами, когда проводились наблюдения. Участникам экспедиции не удалось найти ни одного водотока, который бы питал бы озеро пресной водой. Более того, некоторые ручьи, вытекающие из другого озера, пресного, расположенного на водоразделе, не формируют русла, а напрямик уходят в грунтовые воды. При такой ситуации озеро явно испытывает дефицит пресной воды.

Существенную роль также могут играть ветра: усиление ветровой активности может привести к увеличению зоны перемешивания. И, наконец, штормовая активность, усиление которой в последнее регистрируют во всех морях, в том числе в арктических, может влиять на проницаемость отгораживающей озеро перемычки. Во всем этом еще предстоит разобраться.

Благодарности

Работа поддержана Русским Географическим обществом (проект «Колыбельная трескового озера. Документация экосистемы озера Могильного (о. Кильдин, Баренцево море)», № 13/2018-Р) и РФФИ (гранты № 16-05-00548 и 16-04-00723).

Список литературы

- Дерюгин К.М. Реликтовое озеро Могильное (остров Кильдин в Баренцовом море) // Труды Петергофского естественно-научного института. – №2. – Л.: 1925.
- Горленко В.М., Вайнштейн М.Б., Качалкин В.И. Микробиологические процессы // Реликтовое озеро Могильное/ Под ред. Гуревича В.И., Цеев Р.Я. – Л.: Наука, 1975. – С. 188-197.
- Исаченко Б.Л. Исследование над бактериями Северного Ледовитого океана // Тр. Мурманской научной промысловой экспедиции 1906 г. – СПб., 1914.
- Краснова Е.Д., Демиденко Н.А., Пантюлин А.Н., Фролова Н.Л., Ефимова Л.Е., Широкова В.А. Термический и ледовый режим реликтовых водоемов, отделяющихся от Белого моря // Динамика и термика рек, водохранилищ и прибрежной зоны морей. VIII Международная

научно-практическая конференция (Москва, РУДН, 24-27 ноября 2014 г. – Т. 1. – М.: 2014. – С. 430-443.

Лунина О.Н. Биоразнообразие аноксигенных фототрофных бактерий и их роль в продукции органического вещества в меромиктических водоемах: автореферат дис. кандидата биологических наук: Ин-т микробиологии РАН. – М., 2008. – 26 с.

Лунина О.Н., Горленко В.М., Попова О.А., Акимов В.Н., Русанов И.И., Пименов Н.В. Сезонные изменения структуры сообщества аноксигенных фототрофных бактерий реликтового озера Могильное (о. Кильдин, Баренцево море). // Микробиология. – 2005. – Т. 74, №5. – С. 677-686.

Реликтовое озеро Могильное (исследования 1997–2000 гг.). – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2002. – 163 с.

Реликтовое озеро Могильное. – Л.: Наука, 1975. – 250 с.

Широкова В.А. Карл Шмидт и загадка озера Могильного (гидробиологический аспект) // Современная биогеография. Материалы Второй всероссийской научной телеконференции / Под ред. А.А.Лиховида, В.К.Рахилина. – М.–Ставрополь: ИИЕТ РАН; Изд-во СГУ, 2004. – С. 24-29.

Krasnova E.D., Kharcheva A.V., Milyutina I.A., Voronov D.A., Patsaeva S.V. Study of microbial communities in redox zone of meromictic lakes isolated from the White Sea using spectral and molecular methods // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. – 2015. – Vol. 95, No. 8. – P. 1579-1590.

Rogozin D.Y., Tarnovsky M.O., Belolipetskii V.M., Degermendzhi A. Disturbance of meromixis in saline Lake Shira (Siberia, Russia): Possible reasons and ecosystem response // *Limnologica – Ecology and Management of Inland Waters*. – 2017. – Vol. 66. – P. 12-23.

Strelkov P., Shunatova N., Fokin M., Usov N., Fedyuk M., Malavenda S., Korsun S. (). Marine Lake Mogilnoe (Kildin Island, the Barents Sea): one hundred years of solitude // *Polar Biology*. – 2014. – Vol. 37, No. 3. – P. 297-310.

Zhiltsova A.A., Kharcheva A.V., Krasnova E.D., Lunina O.N., Voronov D.A., Savvichev A.S., Gorshkova O.M., Patsaeva S.V. Spectroscopic study of green sulfur bacteria in stratified water bodies of the Kandalaksha gulf of the White Sea // *Atmospheric and Oceanic Optics*. – 2018. – Vol. 31, No. 4. – P. 390-396.

Феномен питания ветвистоусых рачков *Bosmina longirostris* аноксигенными фототрофными бактериями из хемоклина в меромиктическом озере Трёхцветном (Ругозерская губа, Кандалакшский залив, Белое море)

Краснова Е.Д.¹, Жильцова А.А.², Пацаева С.В.²

¹МГУ им. М.В. Ломоносов, биологический факультет

²МГУ им. М.В. Ломоносова, физический факультет

Аннотация

В июле 2017 г. в момент массового развития пресноводных ракообразных *Bosmina longirostris* в аэробной зоне меромиктического озера Трёхцветного Белое море, Кандалакшский залив), в их пищеварительной системе обнаружено содержимое зеленого цвета. В спектре экстракта из рачков выявлен узкий невысокий пик поглощения света с максимумом на 655 нм, соответствующий пику поглощения бактериохлорофилла зеленых серных бактерий, обитающих в анаэробной части хемоклина. Это первое свидетельство питания зоопланктона из аэробной зоны аноксигенными фототрофными бактериями из анаэробной зоны хемоклина меромиктических озер. Оно подтверждает большое значение сообщества микроорганизмов хемоклина для экосистемы водоема.

Введение

В экологической структуре меромиктических водоемов особая роль принадлежит хемоклину – градиентной зоне между аэробной и анаэробной зонами. Это самая продуктивная зона в водоеме, к которой приурочены скопления микроорганизмов и некоторых планктонных беспозвоночных. Во многих прибрежных меромиктических водоемах, которые образовались в результате отделения от Белого моря, с хемоклином ассоциировано высокоплотное сообщество зеленых серных бактерий – аноксигенных фототрофных бактерий (АФБ), которые при фотосинтезе используют сероводород, поступающий снизу из анаэробной водной массы (Krasnova et al., 2015; Kharcheva et al., 2016). Первичная продукция аноксигенного фотосинтеза в таких водоемах существенно превышает таковую от оксигенного, выполняемого фитопланктоном в аэробной зоне (Иванов и др., 2001; Саввичев и др., 2014). Сверху, в микроаэробной части хемоклина, вплотную к бактериальному сообществу нередко прилегает слой с массовым развитием миксотрофных эукариотных микроорганизмов. В одних водоемах это криптофитовые жгутиконосцы, в других – эвгленовые, в роли миксотрофных организмов могут выступать инфузории с фотосинтезирующими эндосимбионтами внутри. Соседство слоя миксотрофов с бактериальным слоем вряд ли случайно. В гетеротрофной фазе питания миксотрофы могут использовать первичную продукцию АФБ. Обладая более крупными, по сравнению с бактериями, размерами, они представляют интерес как источник пищи для зоопланктона, который тоже концентрируется вблизи хемоклина, сверху от него. Пищеварительная система коловраток и ракообразных в беломорских меромиктических водоемах нередко бывает заполнена зелеными гранулами съеденных эвглен или красными зернами криптофитовых водорослей. Таким образом, продукция АФБ передается вверх по трофической цепи и служит основным источником для вышележащего аэробного сообщества.

Если питание зоопланктона миксотрофными простейшими – зарегистрированный факт, то передача органических веществ от бактерий к эукариотам в каждом конкретном водоеме требует доказательств.

Результаты

Одно из таких доказательств мы получили в июле 2017 г. при работе на оз. Трёхцветном – прибрежном меромиктическом водоеме с солеными монимолимином, который содержит серо-

водород в рекордных для природных водоемов концентрациях (Losyuk et al., 2015) и пресным миксолимнионом, населенным пресноводными организмами (Мардашова и др., 2015). Этот водоем находится в Пеккелинской губе в 7 км от Беломорской биологической станции МГУ им.М.В. Ломоносова. На глубине 1,9 м в нем расположен мутно-зеленый слой с высокоплотным сообществом зелено-окрашенных зеленых серных бактерий *Chlorobiumphaeovibrioides*, численность которых может достигать десятков млн клеток в мл (Savvichev et al., in press). Вплотную к нему на глубине 1,8 м находилось богатое сообщество эукариот, состоящее из нескольких видов инфузорий, неидентифицированных очень мелких зеленых жгутиконосцев и криптофитовых жгутиконосцев. А еще на 10 см выше, на глубине 1,7 м, бы обнаружили слой с пресноводными ракообразными *Bosmiuna longirostris*, которые достигали там необычайно высокой численности. В пробе объемом 50 мл мы насчитали 467 особей.

Пищеварительная система рачков была наполнена зеленым содержимым с красной флуоресценцией (рис. 1). В слое с босминами фитопланктон практически отсутствовал, вероятно, он был съеден рачками (рис. 2). При этом на 10 см выше и ниже фитопланктон был богатым и многочисленным. «Провал» численности в зоне обитания босмин выявлен также у инфузорий.

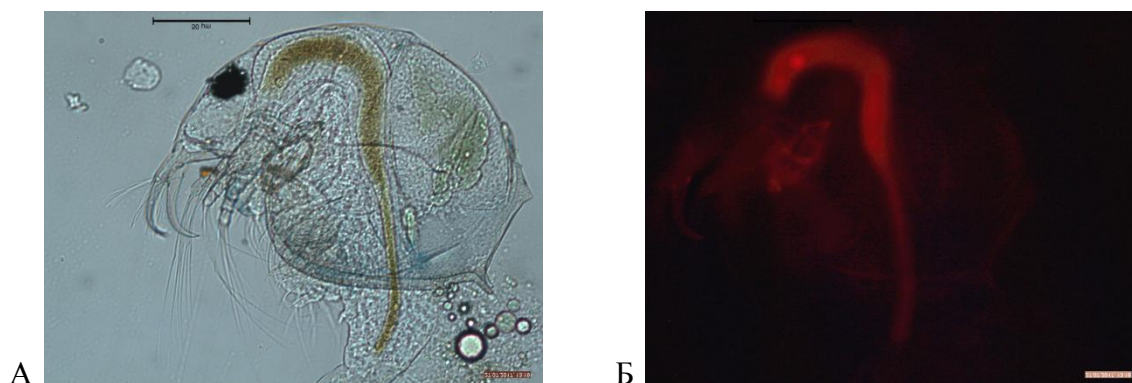


Рис. 1. Ветвистоусый рачок *B. longirostris* (А) из оз. Трехцветного с глубины 1,7 м и флуоресценция хлорофилла в его пищеварительной системе (Б).

Ветвистоусые рачки способны к активному передвижению, однако в меромиктическом водоеме они, возможно, не могут перемещаться по вертикали из-за градиента плотности, доступные ими пищевые ресурсы также ограничены узким слоем плотности. Для понимания структуры экосистемы этого водоема важно, что ракообразные концентрировались в нижней части зоны фитопланктона вблизи хемоклина, где содержание кислорода находится на нижнем пороге возможностей аэробных организмов. Столь необычное для босмин место нахождения может быть связано с обилием пищевых ресурсов вблизи хемоклина, через который происходит миграция биогенов из богатого ими монимолимниона вверх, что стимулирует размножение одноклеточных водорослей. Возможно также, что рачки собрались там, где они недоступны для более крупных хищников, в данном водоеме – колюшек. В любом случае выигрыш, должно быть, превышал риск гипоксии.

В пищеварительной системе рачков *B. longirostris* мы увидели содержимое зеленого цвета с красной флуоресценцией, характерной для фотосинтезирующих организмов с хлорофиллом *a*.

Мы сняли спектры поглощения света с ацетоновых экстрактов пробы воды из слоя обитания этих ракообразных, из слоя с зелеными серобактериями и из ацетоновой вытяжки отфильтрованных рачков (рис. 3).

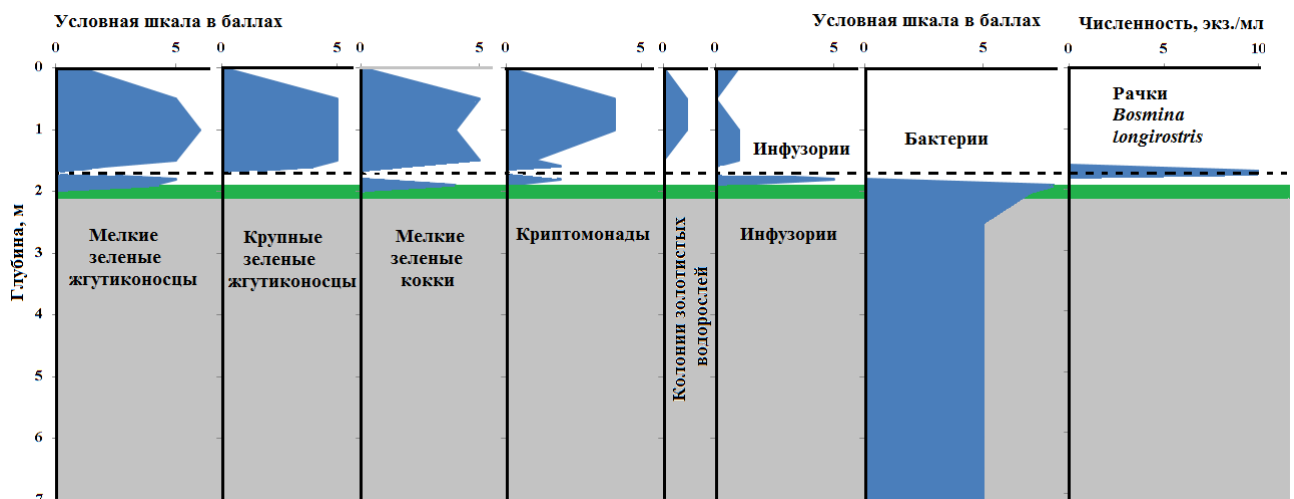


Рис. 2. Вертикальное распределение массовых организмов и ветвистоусых рачков *B. longirostris* в оз. Трёхцветном в 26.07.2017 г. Зеленым показан слой зеленых серных бактерий, серым – нижележащая сероводородная водная масса, синим – распределение организмов. По горизонтали – условная шкала обилия в баллах; для рачков *B. longirostris* – численность в 1 мл. Черная штриховая линия – горизонт с рачками.

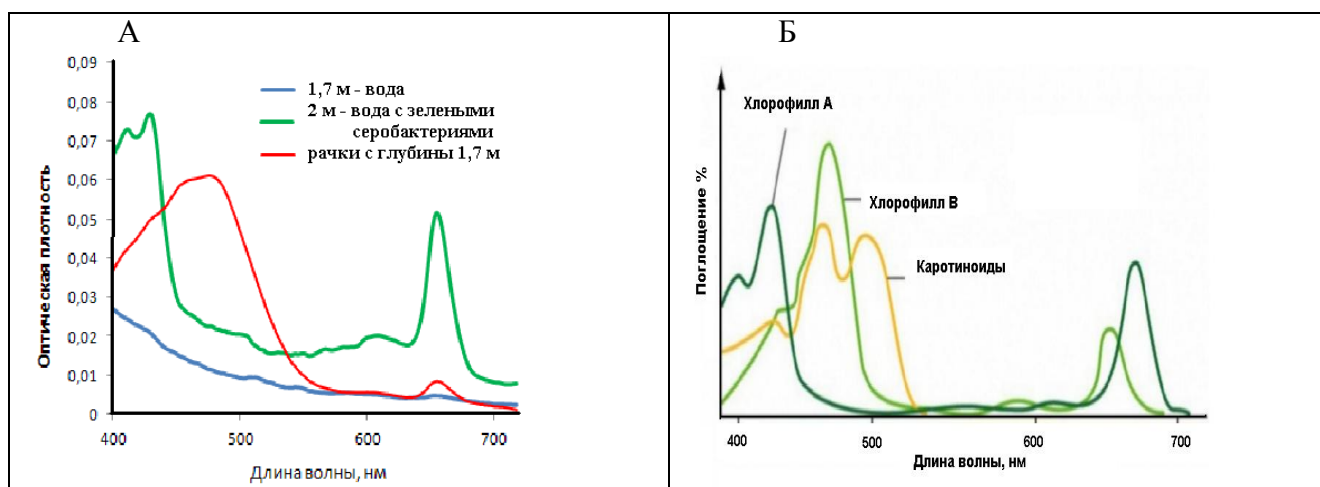


Рис. 3. Спектры поглощения света ацетоновых экстрактов воды из зоны обитания рачков, из бактериального слоя и ацетонового экстракта из рачков *B. longirostris* (А) из оз. Трёхцветного с глубины 1,7 м. Справа (Б) – спектры поглощения основных пигментов растений.

Судя по спектрам, в воде из зоны обитания рачков фотосинтезирующих организмов практически не было. В спектре экстракта из рачков было две отчетливые полосы: 1) широкая полоса в синей области, которая напоминает соответствующую полосу поглощения каротиноидов, суммированную с хлорофиллами *a* и *b*; 2) узкий невысокий пик поглощения света с максимумом на 655 нм, соответствующий пику поглощения бактериохлорофилла зеленых серных бактерий с глубины 2 м. У ацетоновых экстрактов хлорофиллов *a* и *b* длинноволновой пик поглощения приходился на другие длины волн – 663 и 645 нм соответственно.

Из этого следует, что, во-первых, в зоне обитания рачков действительно очень мало фитопланктона, во-вторых, внутри рачков есть остатки фитопланктона, и, в-третьих, кроме фитопланктона в них есть заметное количество бактериохлорофилла. Судя по высоте пика поглощения бактериохлорофилла, бактерии составляют заметную часть пищевого комка.

Способность *B. longirostris* питаться бактериями известна. Оптимальный размерный диапазон пищевых частиц, активно отфильтровываемых босминами и пригодных для использования при массовом культивировании 0,25-10 мкм (Вербицкий, 1984), наиболее доступной пищей этого размера обычно являются мелкие протококковые и зеленые водоросли, а также бактерии. *B. longirostris* рассматривают как индикатор эвтрофикации водоемов, поскольку она нередко сопровождается массовым развитием мелких форм планктона, в том числе бактерий. Этот вид может играть ключевую роль в цикле углерода в микробной пищевой цепи (Adamczuk, 2016).

Новизна нашего наблюдения заключается в том, что ветвистоусые рачки способны питаться АФБ из анаэробной части хемоклина меромиктического озера и, таким образом, осуществлять передачу первичной продукции аноксигенного фотосинтеза в вышележащую аэробную зону.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 16-05-00548-а).

Список литературы

- Вербицкий В.Б. Биолого-продукционная характеристика и эколого-физиологические аспекты культивирования *Bosminalongirostris* O. F. Muller как стартового живого корма для личинок рыб. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. – М., 1984. – 179 с.
- Иванов М.В., Русанов И.И., Пименов Н.В., Байрамов И.Т., Юсупов С.К., Саввичев А.С., Леин А.Ю., Сапожников В.В. Микробные процессы цикла углерода и серы в озере Могильном // Микробиология. – 2001. – Т. 70. – № 5. – С. 675-686.
- Мардашова М.В., Косенков А.В., Крылова М.А., Изъюров И.В., Виноградов Д.С., Краснова Е.Д. Макрозообентосное сообщество озера Трехцветного // IX международная научная конференция молодых ученых и талантливых студентов Водные ресурсы, экология и гидрологическая безопасность. Институт водных проблем РАН (ИВП РАН), Москва, 30 ноября – 1 декабря 2015 г. – М.: ИВП РАН, 2015. – С. 66–68.
- Саввичев А.С., Лунина О.Н., Русанов И.И., Захарова Е.Е., Веслополова Е.Ф., Иванов М.В. Микробиологические и изотопно-геохимические исследования озера Кисло-Сладкое – меромиктического водоема в Кандалакшском заливе Белого моря // Микробиология. – 2014. – Т. 83. – № 2. – С. 191-203.
- Adamczuk, M. Past, present, and future roles of small cladoceran *Bosmina longirostris* (O. F. Muller, 1785) in aquatic ecosystems // Hydrobiologia. – 2016. – Vol. 767. – P. 1–11. DOI 10.1007/s10750-015-2495-7
- Kharcheva A.V., Krasnova E.D., Gorlenko V.M., Lunina O.N., Savvichev A.S., Voronov D.A., Zhiltsova A.A., Patsaeva S.V. 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 – The International Society for Optical Engineering*. – 2016. – 9917:99170Q–1–99170Q–16.
- Krasnova E.D., Kharcheva A.V., Milyutina I.A., Voronov D.A., Patsaeva S.V. Study of microbial communities in redox zone of meromictic lakes isolated from the White Sea using spectral and molecular methods // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. – 2015. – Vol. 95. – № 8. – P. 1579-1590.
- Losyuk G., Kokryatskaya N., Krasnova E. Formation of hydrogen sulfide in isolated basins at the Karelian of the White Sea coast // *EARSeL eProceedings*. – 2015. – Vol. 14. – P. 49-54.
- Savvichev A.S., Babenko V.V., Lunina O.N., Letarova M.A., Boldyreva D.I., Veslopolova E. F., Demidenko N.A., Kokryatskaya N.M., Krasnova E.D., Gaysin V.A., Kostryukova E.S., Gorlenko V.M., Letarov A.V. Sharp water column stratification with an extremely dense microbial population in a small meromictic lake, Trekhtzvetnoe // *Environmental Microbiology and Environmental Microbiology Reports*. Inpress. DOI: 10.1111/1462-2920.14384

Коричнево-окрашенные зеленые серные бактерии меромиктического озера Трехцветное (Кандалакшский залив Белого моря)

Лунина О.Н.¹, Саввичев А.С.¹, Краснова Е.Д.², Кокрятская Н.М.³, Воронов Д.А.^{4,5},
Летарова М.А.¹, Горленко В.М.¹

¹Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского, Федеральный исследовательский центр «Фундаментальные основы биотехнологии» Российской академии наук, Москва

²МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова

³Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. акад. Н.П. Лаверова РАН, Архангельск

⁴Институт проблем передачи информации им. А.А.Харкевича РАН, Москва

⁵Институт физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского МГУ им. М.В. Ломоносова

Введение

Известно, что в зоне хемоклина водной толщи меромиктических озер формируется многослойное микробное сообщество, состоящее из фототрофных, хемотрофных и гетеротрофных микроорганизмов. Видовой состав и структура сообществ анаэробных фототрофных бактерий (АФБ) разных озер сильно различаются, однако пурпурные серобактерии (ПСБ) обычно встречаются в верхней части хемоклина, поскольку не выдерживают большой концентрации сероводорода. Зеленые серобактерии (ЗСБ) являются строгими анаэробами, и часто образуют слой под слоем ПСБ. Коричнево-окрашенные (к/о) ЗСБ, приспособленные к жизни в условиях низкого освещения, обычно развиваются на нижней границе фотического слоя: на большой глубине (Черное море, оз. Гек-Гель) или в условиях сильного затенения (оз. Вейсово, оз. Могильное).

Начиная с 2012 г. нами были проведены исследования микробного сообщества меромиктического оз. Трехцветное, сохранившего связь с Кандалакшским заливом Белого моря. Нами было показано, что в зоне хемоклина озера в составе сообщества АФБ доминировали зеленоокрашенные (з/о) зеленые серобактерии *Chlorobium phaeovibrioides* (Savvichev et al., 2018). Дальнейшие подробные исследования сообщества АФБ показали, что в озере развиваются также к/о ЗСБ, которые в летние сезоны занимают необычное положение: над слоем з/о ЗСБ в верхней части сообщества.

Методы

Отбор проб воды осуществляли в точке с наибольшей глубиной 5–7.5 м. Пробы воды отбирали, с помощью силиконовой трубки, закрепленной на калиброванном тросе и портативного насоса Whale Premium Submersible Pump GP 1352 (США).

Общую соленость воды определяли в свежих образцах, используя кондуктометр WTW Condi 3110 (Германия).

Концентрацию кислорода и сероводорода измеряли непосредственно после отбора проб с использованием тест-наборов Aquamerck “Merck” (Германия).

Освещенность измеряли люксметром AR813A (Китай), модифицированным для погружения регистрирующего элемента под воду, с калиброванным тросом.

Накопительные культуры анаэробных фототрофных бактерий (АФБ) во флаконах получали, добавляя 100 мкл 10% дрожжевого экстракта на 30 мл свежееотобранной озерной воды, и герметично закрывая с пузырьком воздуха, диаметром не более 0,5 см. Для подавления оксигенного фотосинтеза добавляли диурон в концентрации 50 мг л⁻¹. Также, для получения накопительных культур АФБ в герметично закрытые стеклянные флаконы с питательной средой объемом 30 мл стерильными шприцами вводили пробы озерной воды объемом 5 мл. Использовали среду

следующего состава (г л^{-1} дистиллированной воды): KH_2PO_4 – 0,7; NaCl – 15; $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,5; NH_4Cl – 0,7; KCl – 0,33; NaHCO_3 – 0,15; CaCl_2 – 0,1; $\text{Na}_2\text{S}_2\text{O}_3 \cdot 5 \text{H}_2\text{O}$ – 1; $\text{Na}_2\text{S} \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ – 0,5; Na -ацетат – 0,5; Na -пируват – 0,5; дрожжевой экстракт – 0,1; раствор микроэлементов – 1 мл (Pfennig, Lippert, 1966); витамин B_{12} – 20 мкг, диурон – 50 мг; pH среды 7,0.

Культивирование проводили анаэробно в течение месяца в люминостане при освещенности 2000 люкс и температуре 20–25°C. Выделение и очистку культур проводили методом предельных разведений посевного материала с использованием жидких и агаризованных сред.

Пигментный состав озерной воды и полученных культур АФБ исследовали в препаратах целых клеток в 50% глицерине, а также в ацетоновых и ацетон-метанольных (7:2) экстрактах.

Микрофотографии клеток получали стандартными методами (Лунина с соавт., 2014).

Описание оз. Трехцветное

Меромиктическое оз. Трехцветное (66° 35,53' N, 32° 59,97' E) расположено в Пеккелинской губе, входящей в состав Ругозерской губы Кандалакшского залива Белого моря, в 12 км от Беломорской биологической станции МГУ. Его размеры: площадь – 3,2 га, средняя глубина 1–1,5 м, максимальная глубина 7,5 м. Озеро названо Трехцветным из-за различных по цвету слоев воды: пресный поверхностный слой – бурый за счет гуминовых веществ, средний солоноватый слой – изумрудно-зеленый в результате развития ЗСБ, нижний еще более соленый слой – желтый вследствие присутствия полисульфидов. Озеро образовалось на месте древнего морского залива, отгороженного от моря островом, который в ходе поднятия берега присоединился к матерiku. Площадь водосборного бассейна в 20 раз превышает площадь самого озера, сток с водосбора собирается вблизи поверхности озера и формирует пресный слой глубиной 1,5–1,7 м (Краснова и др., 2014; Краснова и др., 2016). Озеро изолировано от моря; в летнее время уровень воды в нем на 1,20–1,26 м выше уровня моря, зимой абсолютная отметка поверхности льда 1.25 м. С учетом скорости регрессии моря, которую оценивают в 3,25–4.00 мм в год (Романенко, Шилова, 2012), приливы, по всей вероятности, перестали поступать в этот водоем 3–4 столетия назад. Однако при сильных нагонных ветрах на максимуме сизигийного прилива уровень воды в море может подниматься настолько, что морская вода затекает в озеро, вызывая перемешивание верхних слоев озерной воды. Это случается крайне редко, с перерывом в несколько десятилетий. Один такой эпизод был зарегистрирован осенью 2011 г. (Краснова и др., 2013).

Результаты

Последствия заплеска морской воды и последующее восстановление стратификации

В марте 2012-го года, соленость поверхностного слоя озера возросла на несколько единиц, а сероводород поднялся к самой поверхности льда (рис. 1А). Кислород в воде не обнаруживался, галоклин и термоклин совпадали и находились между 1,0 и 3,5 м. В этот сезон вся водная толща озера была окрашена в зеленый цвет из-за присутствия в ней з/о ЗСБ, содержащих бактериохлорофилл d (Бхл d).

В последующие годы мы наблюдали постепенное восстановление стратификации (рис. 1 Б–Г). Слой поверхностной воды опреснялся и расширялся, галоклин становился все более резким и залегал все ниже. Появилась и все глубже распространялась кислородная зона, содержание сероводорода у дна возрастало. Профиль pH, выровненный перемешиванием до 7.5 по всей глубине в марте 2012 г., к сентябрю 2013 г. полностью восстановился. Зеленая окраска воды оказывалась все больше приуроченной к зоне хемоклина, содержание пигментов ЗСБ (Бхл d+e) и численность бактериальных клеток в верхней части сероводородной зоны постепенно увеличивалось. Чрезвычайно большая общая численность микроорганизмов $2,0\text{--}2,3 \times 10^8$ кл мл^{-1} , была зафиксирована в сентябре 2014 г. в 10-см слое на глубине 2–2,1 м (сразу под хемолином), что свидетельствовало о присутствии в оз. Трехцветное высокоплотного сообщества микроорганизмов (рис. 2 Г). Ниже плотного слоя з/о ЗСБ свет полностью отсутствовал.

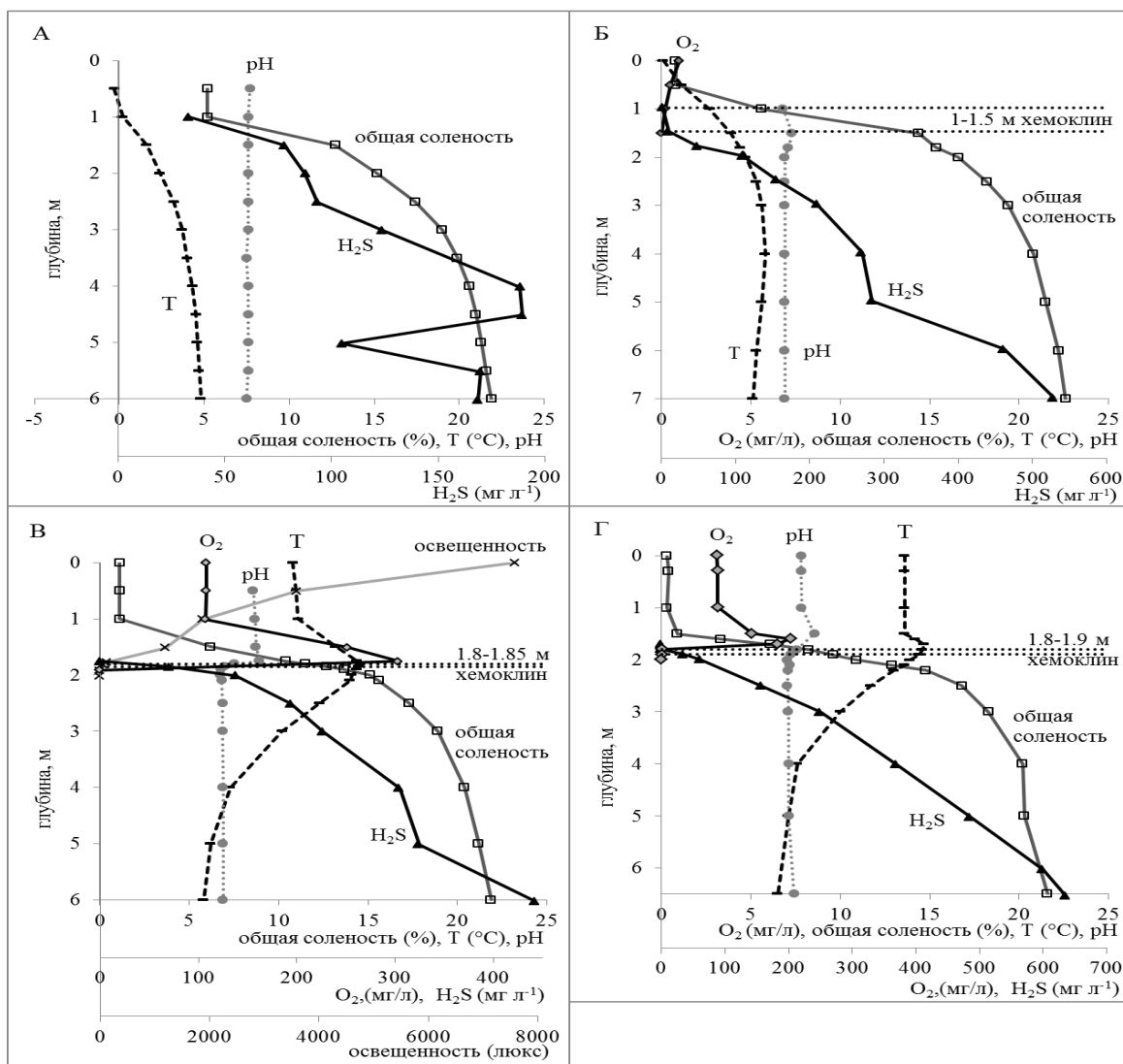


Рис. 1. Гидрохимические показатели воды оз. Трехцветное. А – март 2012, Б – март 2013 г., В – сентябрь 2013, Г – сентябрь 2014.

Развитие коричнево-окрашенных ЗСБ в сообществе хемоклина

В марте 2012 г., когда вследствие осеннего перемешивания воды сероводород присутствовал даже подо льдом, в воде озера развивались з/о ЗСБ (рис. 2 А-В, рис.3 А). Пики Бхл *d* з/о ЗСБ наблюдались, начиная с поверхности и до дна озера. На спектрах поглощения света озерной водой в этот сезон не было признаков развития к/о ЗСБ.

В марте 2013 г., сентябре 2013 и 2014 гг. в пробах воды и в посевах на выделение АФБ наряду с з/о ЗСБ, содержащими каротиноид хлоробактин и Бхл *d*, нами были обнаружены к/о ЗСБ, содержащие Бхл *e* и коричневый каротиноид изорениератин (рис.2 Г, Д, рис. 3 Б).

Зимой 2013 г. в связи с отдалением зоны хемоклина от поверхности льда, недостаток поверхностного освещения начинал сдерживать развитие з/о форм ЗСБ, и в верхней части сероводородной зоны создавались благоприятные условия для развития к/о ЗСБ. Однако, несмотря на глубокую адаптацию к чрезвычайно низкому освещению, развитие к/о ЗСБ в зимние сезоны в озере не достигало такого размаха, как развитие з/о ЗСБ в летние сезоны, что, вероятно, связано с низкой скоростью роста к/о ЗСБ при слабом освещении.

После таяния льда, з/о клетки с присущей им г-стратегией развития очень быстро достигали высокой плотности, и слой к/о ЗСБ оказывался запертым в чрезвычайно неблагоприятных для него условиях между плотным слоем з/о ЗСБ и хорошо освещенным кислородным слоем. Далее происходило постепенное вытеснение к/о клеток в кислородную зону, где к/о ЗСБ, будучи строгими анаэробами, быстро теряли жизнеспособность. Единичные жизнеспособные клетки к/о ЗСБ сохранялись внутри высокоплотного зеленого слоя, что подтвердилось посевами образцов воды на агаризованную питательную среду.

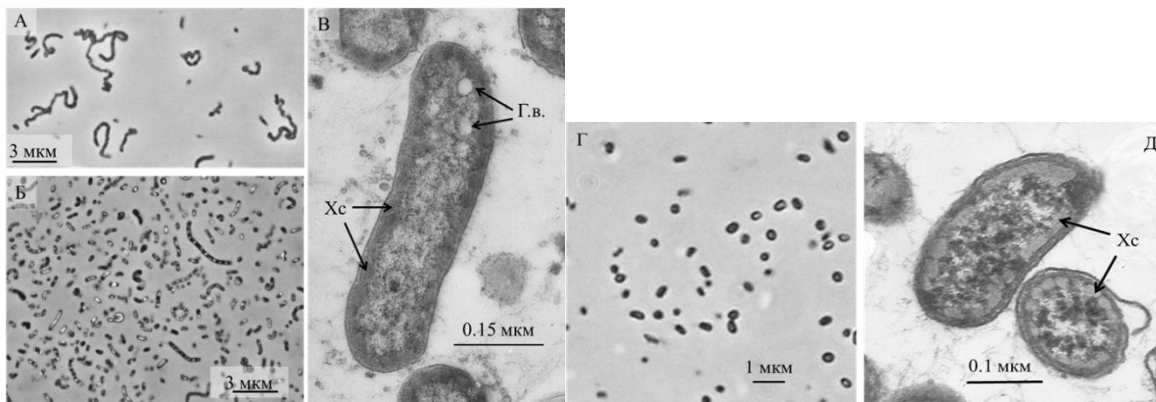


Рисунок 2. Морфология и ультратонкое строение клеток аноксигенных фототрофных ЗСБ из оз. Трехцветное: штамм GrTcv12 (А–В), BrTcv-s14 (Г, Д). Световой микроскоп, фазовый контраст (А, Б, Г), электронные микрофотографии ультратонких срезов клеток бактерий (В, Д). Обозначения: Г.в. – газовые вакуоли, Хс – хлоросомы.

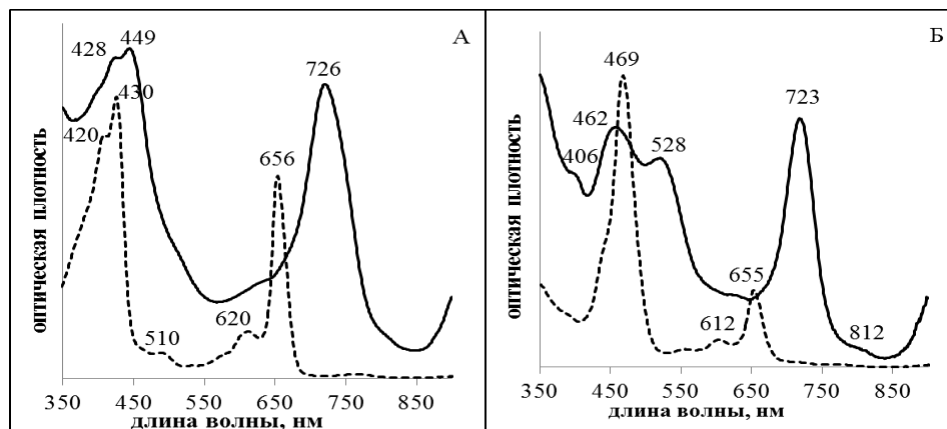


Рисунок 3. Спектры поглощения света культурами аноксигенных фототрофных бактерий из оз. Трехцветное. А – зеленоокрашенные ЗСБ штамм GrTcv12, Б – коричнево-окрашенные ЗСБ штамм BrTcv-s14. Сплошная линия – спектр живой культуры в глицерине, пунктирная линия – спектр ацетон-метанольного экстракта пигментов (7:2).

Закключение

В процессе исследования сообщества АФБ оз. Трехцветное обнаружилось, что это озеро отличается от других ранее исследованных меромиктических водоемов сразу двумя уникальными чертами: образованием высокоплотного слоя зеленых серобактерий и необычным положением коричнево-окрашенных ЗСБ в верхней части сообщества.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность директору Беломорской биологической станции МГУ им. Н.А. Перцова А.Б. Цетлину, водителям катеров и снегоходов В.В. Сивонену, В.Т. Колбыко, коллегам по летним и зимним экспедициям Н.А. Демиденко, А.Н. Пантюлину, С.В. Пацаевой, Лосюк Г.Н. за помощь в проведении полевых исследований. Работа выполнена по теме госзадания № госрегистрации 01201350937, а также с использованием финансовых средств проектов РФФИ: 16-05-00548 и 17-04-01263.

Список литературы

- Краснова Е.Д., Пантюлин А.Н., Белевич Т.А., Воронов Д.А., Демиденко Н.А., Житина Л.С., Иль-
яш Л.В., Кокрятская Н.М., Лунина О.Н., Мардашова М.В., Прудковский А.А., Саввичев
А.С., Филиппов А.С., Шевченко В.П. Комплексные исследования отделяющихся водоемов
на разных стадиях изоляции от Белого моря в марте 2012 г. // *Океанология*. – 2013. –
Т. 53. С. 714-717.
- Краснова Е.Д., Воронов Д.А., Демиденко Н.А., Кокрятская Н.М., Пантюлин А.Н., Рогатых Т.А.,
Самсонов Т.Е., Фролова Н.Л., Шапоренко С.И. К инвентаризации реликтовых водоемов,
отделяющихся от Белого моря // В сб.: Комплексные исследования Бабьего моря, полу-
изолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота – изменения на фоне
трансгрессии берегов, сер. Труды Беломорской биостанции МГУ. – М.: КМК, 2016. –
Т. 12. – С. 211-241.
- Краснова Е.Д., Демиденко Н.А., Пантюлин А.Н., Фролова Н.Л., Ефимова Л.Е., Широкова В. А.
Термический и ледовый режим реликтовых водоемов, отделяющихся от Белого моря // Ди-
намика и термика рек, водохранилищ и прибрежной зоны морей. VIII Международная
научно-практическая конференция (Москва, РУДН, 24-27 ноября 2014 г.). – М., 2014. –
Т. 1. – С. 430-443.
- Лунина О.Н., Саввичев А.С., Кузнецов Б.Б., Пименов Н.В., Горленко В.М. Аноксигенные фото-
трофные бактерии стратифицированного озера Кисло-Сладкое, (Кандалакшский залив Бе-
лого моря) // *Микробиология*. – 2014. – Т. 83. – С. 90-108.
- Романенко Ф.А., Шилова О.С. Последледниковое поднятие Карельского берега Белого моря по
данным радиоуглеродного и диатомового анализов озерно-болотных отложений п-ова Кин-
до // *Докл. РАН*. – 2012. – Т. 442. – С. 544-48.
- Pfennig N., Lippert K.D. Über das Vitamin B₁₂-Bedürfnis phototropher Schwefelbakterien // *Arch. Mik-
robiol.* – 1966. – V. 55. – P. 245-256.
- Savvichev A., Babenko V., Lunina O., Letarova M., Boldyreva D., Weslopolova E., Demidenko N.,
Kokryatskaya N., Krasnova E., Gaysin V., Kostryukova E., Gorlenko V., Letarov A. Sharp water
column stratification with an extremely dense microbial population in a small meromictic lake
Trekhtzvetnoe // *Environmental Microbiology and Environmental Microbiology Reports*. – 2018.
DOI: 10.1111/1462-2920.14384.

Наблюдения за популяцией уховника обыкновенного (*Ophioglossum vulgatum* L.) вокруг оз. Кисло-Сладкого (окрестности ББС МГУ, 2014-2018 гг.)

Мардашова М.В.¹, Косенков А.В.², Локтева В.³, Афентьева Д.³, Агафонов И.³,
Смоленцева Д.³, Иванова А.³, Проэнса Гарсия А.³, Яковлева Е.³, Килина А.³,
Азаров А.³, Кущенко Ю.³, Анисимов М.³, Равинский Д.³, Спирихина Л.³, Смирнов А.³,
Меньшенина Л.Л.³, Воронов Д.А.^{4,5}, Краснова Е.Д.⁶

¹Центр морских исследований МГУ им. М.В. Ломоносова

²ООО «Солвекс»

³МГУ им. М.В. Ломоносова физический факультет

⁴Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, Москва

⁵НИИ физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского МГУ им. М.В. Ломоносова

⁶МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова

Начиная с августа 2014 г., ведется регулярное картирование популяции уховника обыкновенного на территории Киндо-полуострова и соседнего с ним Зеленого мыса. Показано, что пятна произрастания уховника приурочены к отделяющимся водоемам – наибольшая плотность популяции отмечена по берегам озера Кисло-Сладкого, а также пятна обнаружены вблизи оз. Нижнего Ершовского и лагуны на Зеленом Мысу. На протяжении пяти лет ведутся мониторинг состояния популяции и наблюдения за гидрологическими характеристиками в ближайших точках водоема. Примечательно, что летом 2016 г. уховник не был обнаружен на северном берегу оз. Кисло-Сладкого, где прежде его плотность популяции была наибольшей. Это событие совпало с аномальным гидрологическим состоянием озера Кисло-Сладкого. 2017 г. отличался необычным отставанием фенофаз, и пятна уховника обнаружились лишь в нескольких местах по берегам оз. Кисло-Сладкого, а на других озерах найти папоротник удалось только к осени. Лето 2018 г. было аномально засушливым, однако популяция уховника полностью восстановилась вокруг Кисло-Сладкого озера. В настоящей работе рассматриваются изменения распространения спорозонных побегов на протяжении периода мониторинга.

Введение

Уховник обыкновенный (*Ophioglossum vulgatum* L.) представляет собой многолетний травянистый папоротник растение из семейства Уховниковые (Ophioglossaceae). Несмотря на широкое распространение, уховник редко формирует обширные колонии, чаще встречаясь небольшими пятнами (Kosenkov, Mardashova, 2015). В России это растение включено во многие региональные красные книги. В районе карельского берега Белого моря и на Соловецких островах отмечен в основном на сырых приморских лугах, где встречается очень редко (Любезнова, Мардашова, 2015). Побережье озера Кисло-Сладкого – одно из немногих местообитаний уховника в окрестностях ББС МГУ (Соколов, Филин, 1998; Чесунов и др., 2008). Небольшая группа особей наблюдалась там Н.В. Любезновой в 1986 году, с тех пор возросла численность особей и занимаемая уховником площадь (Любезнова, Мардашова, 2015). В августе 2014 г. мы начали мониторинг распространения уховника в окрестностях ББС МГУ с ежегодным картированием пятен поселения папоротника (Косенков, Мардашова, 2014). Установлено, что уховник обыкновенный в условиях Киндо-полуострова и прилегающих территорий произрастает на лугах пологих берегов близ отделяющихся водоемов, в местах с хорошей освещённостью, умеренной увлажнённой почвой при солёности почвенных вод от 0,5 до 5,0‰ и рН 7,37-8,65. Уховнику сопутствуют мятлик луговой (*Poa pratensis* L.),

блисмус рыжий (*Blysmus rufus* (Huds.) Link.), погремек малый (*Rhinanthus minor* L.), белозор болотный (*Parnassia palustris* L.), полевица соломенно-желтая (*Agrostis straminea* Hartm.), очанка холодная (*Euphrasia frigida* Pugsley), триостренники болотный и морской (*Triglochin palustre* L., *T. maritimum* L.). С одной стороны узовник ограничен полосой гвоздики пышной (*Dianthus superbus* L.), а с другой – полосой чины японской (*Lathyrus japonicas* Willd.) и дерева шведского (*Cornus suecica* L.) (Косенков, Мардашова, 2014; Любезнова, Мардашова, 2017).

Показано, что на Соловецких островах популяция узовника подвергается существенным колебаниям численности, вплоть до полного исчезновения в отдельные годы (Киселева и др., 2005). Предполагается, что на Киндо-полуострове уровень колебаний будет ниже, чем на Соловках, в силу более стабильных условий (Любезнова, Мардашова, 2015).

Материал и методы

В августе 2014-2018 гг. регистрировали расположение пятен папоротника по берегам озера Кисло-Сладкого.

Результаты

В 2014 г., когда мы начали мониторинг популяции, узовник был широко распространен на побережье озера Кисло-Сладкого (рис. 1). Больше всего узовника обнаружилось на северном берегу, практически на всем его протяжении. В 2015 г. картина распределения практически не изменилась, однако общее количество растений несколько снизилось. Интересно, что в эти два года узовник отмечался в том числе и за порогом озера на восточном побережье бывшего острова, ныне представляющего собой северный берег водоема. В 2016 г. популяция узовника ограничилась тремя пятнами на южном и западном берегах; на северном же берегу узовник не обнаружен вовсе. 2017 г. характеризовался повышенным количеством осадков, холодным началом лета и общим отставанием фенофаз до двух недель. В этот год папоротника также было довольно мало, однако на северном берегу уже снова появились три пятна. 2018 г. был аномально сухим и довольно теплым, что сопровождалось многочисленными пожарами, в том числе и на Киндо-полуострове. Узовник восстановился на северном берегу озера; общая картина распределения весьма походила на таковую 2014-2015 гг. Однако за порогом в восточной части водоема папоротник встречен не был.

Таким образом, показано, что на территории Киндо-полуострова популяция узовника может претерпевать значительные колебания плотности год от года, как и на Соловецких островах (Киселева и др., 2005). В настоящее время судить о причинах изменений численности растений преждевременно. Популяция требует дальнейших наблюдений вкупе с исследованием абиотических факторов среды.

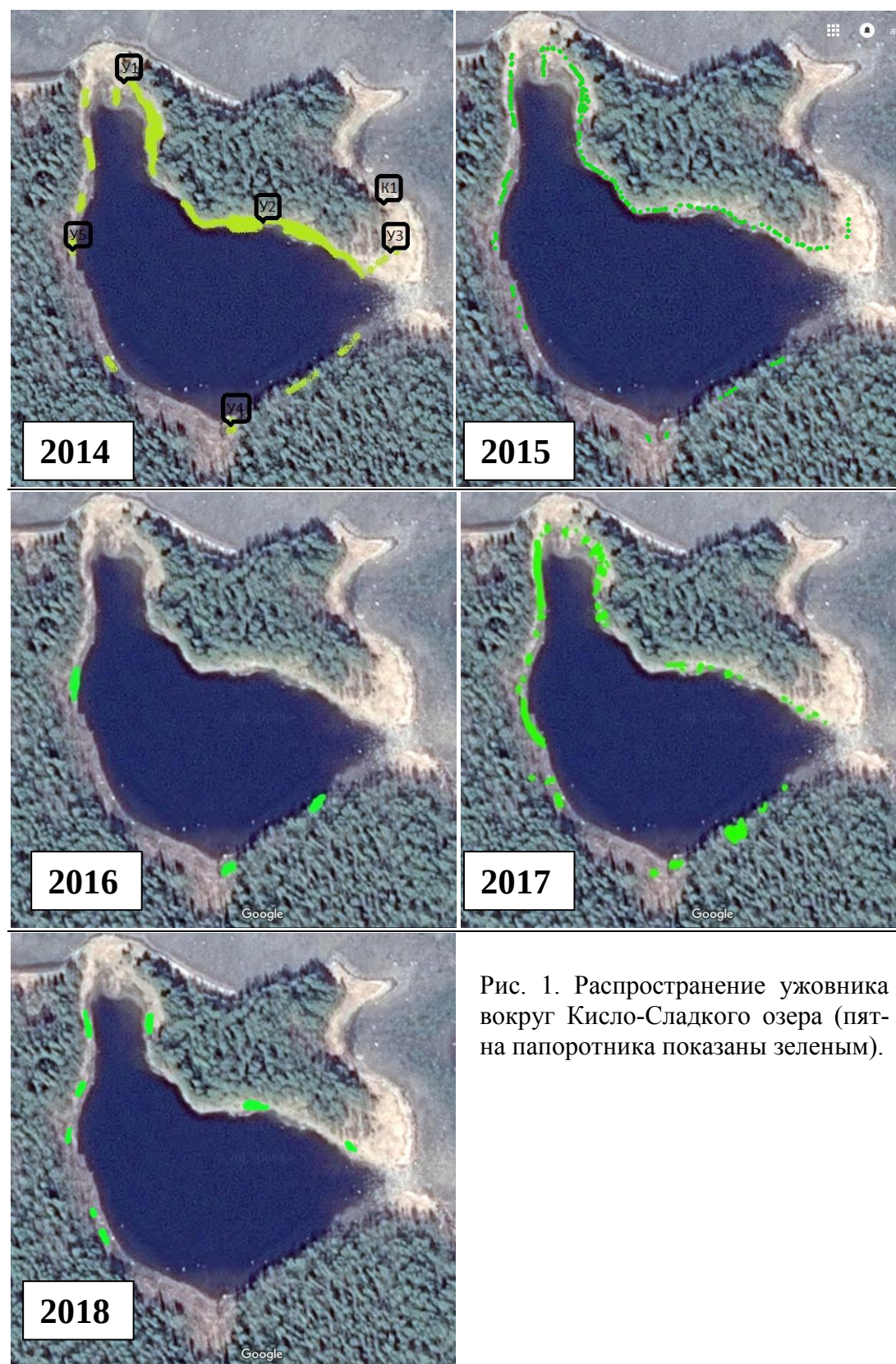


Рис. 1. Распространение узовника вокруг Кисло-Сладкого озера (пятна папоротника показаны зеленым).

Благодарности

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 16-05-00548а).

Список литературы

- Киселева К.В., Новиков В.С., Октябрева Н.Б., Черенков А.Е. Определитель сосудистых растений Соловецкого архипелага. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. – 175 с.
- Косенков А.В., Мардашова М.В. Распространение уховника обыкновенного (*Ophioglossum vulgatum* L.) в окрестностях ББС МГУ // Материалы III Международной молодежной научно-практической конференции «Морские исследования и образование» (Москва, 22-24 октября 2014 г.). – Москва, 2014. – С. 200-203.
- Любезнова Н.В., Мардашова М.В. Почему уховник обыкновенный (*Ophioglossum vulgatum* L.) характерен для сообществ берегов отделяющихся от Белого моря водоемов // Сборник тезисов IV международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование»: MARESEDU-2015, Москва, Россия. – Москва, 2015. – С. 158-160.
- Любезнова Н.В., Мардашова М.В. Особенности произрастания *Ophioglossum vulgatum* L. на побережье Белого моря // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2017. – Т. 11, № 1. – С. 74-80.
- Соколов Д.Д., Филин В.Р. Изменение флоры окрестностей Беломорской Биологической станции МГУ за последние 30 лет // Юбилейная научная конференция Беломорской биологической станции имени Н.А. Перцова МГУ им. М.В. Ломоносова: Материалы. Москва, 1998. – С.87-89.
- Чесунов А.В., Калякина Н.М., Бубнова Е.Н. (ред.) Каталог биоты Беломорской Биологической станции МГУ. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 384 с.
- Kosenkov A., Mardashova M. Distribution of Adder's Tongue (*Ophioglossum vulgatum* L.) in the vicinity of the White sea Biological station of Moscow State University (Kandalaksha gulf) // EARSel eProceedings. – 2015. – Vol. 14, no. S1. – P. 37-42.

Донная фауна сублиторали кута Кислой губы (Белое море, Кандалакшский залив)

Мардашова М.В.¹, Локтева В.², Афентьева Д.², Агафонов И.², Смоленцева Д.²,
Иванова А.², Проэнса Гарсия А.², Яковлева Е.², Килина А.², Азаров А.², Кущенко Ю.²,
Анисимов М.², Равинский Д.², Спирихина Л.², Смирнов А.²,
Меньшенина Л.Л.², Воронов Д.А.^{3,4}, Краснова Е.Д.⁵

¹Центр морских исследований МГУ им. М.В. Ломоносова

²МГУ им. М.В. Ломоносова физический факультет

³Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, Москва

⁴НИИ физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского МГУ им. М.В. Ломоносова

⁵МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова

В августе 2018 г исследован макрозообентос кутовой части Кислой губы и ее акваторий, прилегающих к меромиктическому Нижнему Ершовскому озеру и соленой лагуне на Зеленом мысу. Район исследования приходится на диапазон глубин от 1,1 до 11 м. Всего в материале обнаружено 78 видов донных беспозвоночных. В целом сообщество можно отнести к биоценозу *Macoma balthica*, характерному для илисто-песчаных грунтов соответствующих глубин в окрестностях ББС МГУ. Выделены сообщества глубоководное (6-10 м), мелководное и сообщество узкого мелководного пролива, отделяющего кут Кислой губы от ее юго-восточной части. В работе приведено сравнение фауны Кислой губы с таковой соленой лагуны на Зеленом мысу, ковшовой губой Бабье море и отделяющимися водоемами Сон-острова. Кислая губа является ковшовым водоемом с морской гидрологической структурой и фауной и может служить фоном для сравнения водоемов на ранней стадии отделения от Белого моря.

Введение

Кут губы Кислой представляет собой ковшовую губу с максимальной глубиной 11 м, слабой стратификацией водной толщи и аэрированной водой до самого дна. Губа имеет хорошее сообщение с морем и населена типичной морской фауной (Мардашова и др., 2017) и может выступать в качестве фона для сравнения с отделяющимися от Белого моря водоемами на ранних стадиях отделения. С юго-восточной стороны губы располагается лагуны на Зеленом мысу, соединенная с Кислой губой каменистой протокой; в юго-западной части впадает ручей из меромиктического озера Нижнего Ершовского. Ее кут частично отделен от основной части губы порогами, что затрудняет водообмен с внешней акваторией. В северо-восточной части губы, особенно на ее литорали, проводились многочисленные исследования донной фауны и макрофитов (Кондратова, Цетлин, 1979; Калякина, 1980; Чусова, 1980; Вехов, 1995; Zhadan, 1998; Бек, 2001; Краснова, 2007; Мокиевский, 2009 и др.). В юго-западной же части губы, ставшей предметом настоящей работы, донные сообщества изучены крайне слабо. Единственная опубликованная работа, охватывающая донную фауну сублиторали кута Кислой губы, выполнена в 2015 г. (Столяров, Мардашова, 2017).

В настоящей работе исследован материал дночерпательных проб сублиторали южной части Кислой губы и проведено сравнение с аналогичными водоемами окрестностей ББС МГУ.

Материалы и методы

Работа выполнена на базе Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова МГУ им. М.В. Ломоносова. В августе 2018 г. 66 проб макрозообентоса с 35 станций в двух повторностях собирали дночерпателем Экмана-Берджи площадью 210,25 см².

Отобранные пробы донного грунта промывали на сите с размером ячеек 1 мм. В лаборатории из проб вручную извлекали донных животных. Беспозвоночных в живом виде определяли с максимально возможной точностью. В ходе видовой идентификации определяли численность каждого таксона. Организмы одного вида взвешивали совместно на весах Jewelry-ScaleML-CF3 с точностью до 1 мг. Животных, формирующих вокруг себя секреторные защитные структуры (известковые, белковые и хитиновые раковины и трубочки), взвешивали вместе с домиками; агглютинированные защитные структуры (песчаные трубочки Pectinariidae, Spionidae и др.) перед взвешиванием удалялись. Биомасса мшанок не определялась. Биомасса соответствует сырому весу животных. Для определения доминирующих форм использовали индекс функционального обилия, определяемый как $ИФО = N^{0,25} * B^{0,75}$, где N – численность вида, B – его биомасса. Для статистической обработки полученных данных использовали программу Past 3 (Hammer et al., 2003).

Результаты

Район исследования приходится на диапазон глубин от 1,1 до 10,2 м. Всего в материале обнаружено 78 видов донных беспозвоночных животных, среди которых наиболее представлены многощетинковые черви Polychaeta (31 вид), ракообразные Crustacea (14 видов), двустворчатые моллюски Bivalvia (9 видов), брюхоногие моллюски Gastropoda (7 видов). Прочие таксоны представлены небольшим числом видов: Bryozoa (1), Echinodermata (1), Nematoda (1), Nemertea (4), Porifera (1), Annelida (1), Diptera (4), Acari (1), Turbellaria (1), Oligochaeta (1), Ascidiacea (1). В среднем на пробу приходится 8 ± 3 вида при большом разбросе от 0 до 16 видов в пробе. Наиболее часто встречаются *Macoma balthica* (69,4%) *Scoloplos gr. armiger* (62,9%), Nematoda (59,7%), *Hydrobia ulvae* (56,5%), *Micronephthys minuta* (54,8%), *Crassikorophium bonnellii* (53,2%), *Pholoe asmilis* (51,6%).

Средняя плотность макрозообентоса составляет 8000 ± 1000 экз./м²; биомасса – 120 ± 20 г/м². По численности в пробах преобладают нематоды – в среднем 48% от общей численности макрозообентоса. Вторыми по вкладу оказываются полихеты (26%), далее ракообразные (11%) и двустворчатые моллюски (9%). Наибольший вклад вносят массовые виды полихет: *M. minuta* (477 экз./м²), *S. gr. armiger* (398 экз./м²), *Capitella capitata* (348 экз./м²), амфиподы *C. bonnellii* (537 экз./м²), *Pontoporeia femorata* (285 экз./м²) и двустворчатые моллюски *M. balthica* (597 экз./м²). Основу биомассы составляют двустворчатые моллюски (64%), в основном *M. balthica* (95%), а также *Mya truncata* (1,5%), *Mytilus edulis* (1,5%), *Tridonta borealis* (1%).

По результатам съемки в Кислой губе выделены три сообщества донной фауны (рис. 1):

- глубоководное (4-11 м) сообщество с доминированием полихет *Terebellides stroemi*, *S. gr. armiger*, полухордового *S. mereschowskii* и двустворчатого моллюска *Nicania montagui*. располагается в центральной части котловины кута Кислой губы. Сообщество включает 55 видов ($12,3 \pm 0,9$ на станцию); средняя плотность бентоса составляет 3400 ± 500 экз./м²; биомасса – 40 ± 10 г/м².
- мелководное (1-5 м) сообщество восточной части губы близ лагуны на Зеленом мысу с доминированием нематод *Pontonema vulgare*, *Enoplus communis* и олигохеты *Tubificoides benedeni*. Видовое разнообразие минимально – 43 вида (8 ± 1 на станцию); плотность организмов, напротив, наибольшие на акватории – 12500 ± 3000 экз./м²; биомасса составляет 180 ± 30 г/м².
- промежуточное сообщество *Scoloplos gr. armiger* – *Pectinaria koreni* – *P. femorata*. Располагается на мелководье (1-6 м) кутовой части и в узком проливе на выходе из нее. Всего обнаружено 53 вида ($15,2 \pm 0,9$ на станцию) средняя плотность бентоса составляет 9000 ± 2000 экз./м²; биомасса – 190 ± 20 г/м².

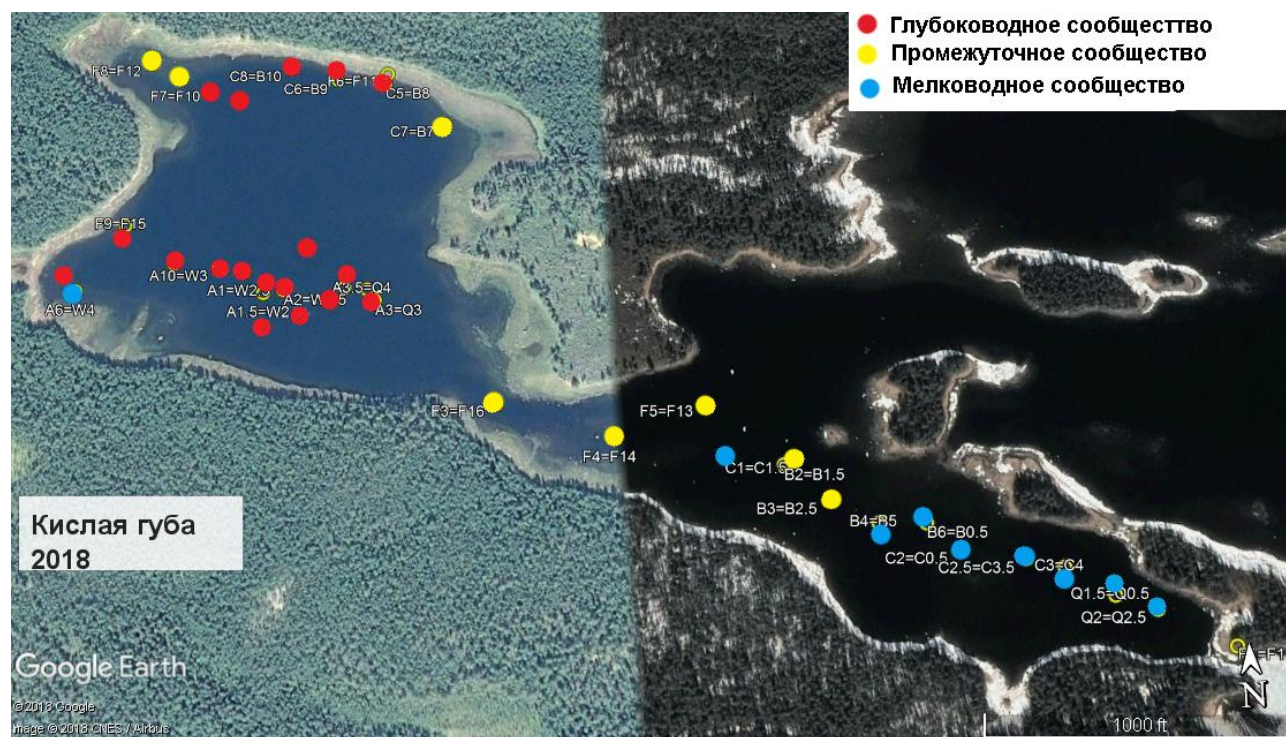


Рис 1. Расположение станций трех выделенных сообществ на снимке Кислой губы. Красным цветом показано глубоководное сообщество *Terebellides stroemi* – *Scoloplos* gr. *armiger* – *Saccoglossus mereschowskii* – *Nicania montagui*; синим – мелководное сообщество восточной части губы близ лагуны на Зеленом мысу Nematoda – *Tubificoides benedeni*; желтым – промежуточное сообщество *Scoloplos* gr. *armiger* – *Pectinaria koreni* – *Pontoporeia femorata*.

В целом видовой состав донной фауны и отдельные количественные характеристики согласуются с данными предыдущих исследований в Кислой губе (Столяров, Мардашова, 2017), в ковшовой губе Бабье море (Наумов и др., 2016) и в лагуне на Зеленом мысу (Грачев и др., 2015).

В отличие от северо-восточной части Кислой губы (Столяров, Мардашова, 2017), в куту отмечаются двустворчатые моллюски *M. arenaria* и *Nicania montagui*, поухордовое *S. mereschowskii*. Именно эти формы сближают сообщество кута с таковыми Бабьего моря (Наумов и др., 2016). Также в куту в массе встречены бокоплав *Crassikorophium bonnellii* и полихета *Capitella capitata*, как и в лагуне на Зеленом мысу (Грачев и др., 2015), в противоположность северо-восточной части губы. Дополнительное сходство с бентосом сублиторали Бабьего моря придает массовое развитие бокоплава *P. femorata* и арктической полихеты *M. minuta*. Напротив, в Кислой губе не отмечаются многочисленные в бабьем море бокоплавы *Calliopius laevisculus*, *Gammarus zaddachi* и полихеты семейства Syllidae (Наумов и др., 2016).

P. femorata встречается только в наиболее прибрежных областях Кислой губы, максимум их численности приходится на вершину кута залива, наиболее удалённую от Белого моря. Напротив, более глубоководные формы *Mysis oculata*, *Michteimysis mixta*, *Nicania montagui*, *Serripes groenlandicus*, *T. borealis* отмечаются в центральной части котловины.

Полихеты *Aricidea nolani* и *Terebellides stroemi* распределены равномерно по кутовой части и в мелководной протоке, однако за протокой в юго-восточной части, прилегающей к лагуне на Зеленом мысу, их биомасса резко снижается. В самой лагуне эти формы не отмечаются. Биомасса *Aricidea nolani* и кумовых раков *Diastylis* spp. возрастает с глубиной в с максимумом в кутовой части; максимум численности *T. stroemi* приходится на глубину 5 м; *S. meresckowski* – 7 м. *M. minuta* в основном встречается в интервале глубин от 4 до 8 метров. Глубины 9–10 метров мало заселены и характеризуются лишь небольшой численностью *M. minuta*.

Интересно, что в сравнении с прилегающей частью Кислой губы, фауна лагуны на Зелёном мысу оказывается не уникальной, а представляет собой обеднённую фауну Кислой губы. Общие для этих водоемов виды являются литоральными и верхними сублиторальными формами, за исключением асцидии *Molgula* sp. Хотя глубина лагуны Зеленого мыса в некоторых местах достигает 6 метров, граница пригодного для жизни большинства организмов кислородного слоя находится существенно выше (Грачев и др., 2015). Уникальными для лагуны на Зелёном мысу формы оказались исключительно пресноводными насекомыми (ручейник *Limnephilus* sp., хирономиды и пр.), в восточной части водоема, где впадает небольшой пресный ручей.

Сообщество мелководной юго-восточной части Кислой губы сходной не только с таковым прилегающей лагуны на Зеленом мысу, но и с аналогичными водоемами Сон-острова. В оз. Вонючка на о. Тонисоар доминируют те же три формы: нематоды *P. vulgare* (44%) и *E. communis* (15%) и олигохета *T. benedeni* (15%; Мардашова и др., 2017).

Заключение

Исследована донная фауна кута Кислой губы. Средняя плотность макрозообентоса составляет 8000 ± 1000 экз./м²; биомасса – 120 ± 20 г/м². Выделены три сообщества: глубоководное с доминированием *Terebellides stroemi*, *Scoloplos* gr. *armiger*, *Saccoglossus mereschowskii* и *Nicania montagui*; мелководное сообщество восточной части губы близ лагуны на Зеленом мысу *Nematoda* – *Tubificoides benedeni*; и промежуточное сообщество *Scoloplos* gr. *armiger* – *Pectinaria koreni* – *Pontoporeia femorata*. В целом фауна сходна с таковой ковшовой губы Бабье море и лагуны на Зеленом мысу, а также оз. Меролампина. Кислая губа может служить фоном для сравнения с отделяющимися от Белого моря водоемами на ранней стадии изоляции, обладая аэрированной до самого дна водой и богатым видовым разнообразием.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 16-05-00548а).

Список литературы

- Бек Т.А. Инфауна литорали: субстраты и циклические сукцессии // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. VIII региональная научно-практическая конференция 16-18 апреля 2001г. Тезисы докладов. Архангельск, 2001, с.62-64.
- Вехов В.Н. Современное состояние зостеры в Белом море // Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. – СПб., 1995. – С. 176-88.
- Грачев Д.И., Лялина Е.М., Ситников К.М., Трифанов П.В., Крылова М.А., Мардашова М.В. Количественное распределение моллюсков и других массовых беспозвоночных по глубинам в лагуне на Зеленом мысу (Белое море) // Водные ресурсы, экология и гидрологическая безопасность: Сборник трудов IX Международной научной конференции молодых ученых и талантливых студентов, 30 ноября – 2 декабря 2015 г. – Москва, 2015. – С. 24–27.
- Калякина Н.М. Сезонные и возрастные особенности распределения пескожила *Arenicolamarina* (Polychaeta) в Кислой губе Кандалакшского залива Белого моря. // Биология Белого моря, 1980. – Т. 5. – С. 77-92.
- Кондратова М.А., Цетлин А.Б. Распределение полихет в Белом море // Зоологический журнал, 1979. – Т. 58. – С. 643–647.
- Краснова Е.Д. Жизненный цикл свободноживущей нематоды *Metachromadora* (*Chromadoropsis*) *vivipara* на литорали Белого моря // Зоологический журнал, 2007. – Т. 86, № 5. – С. 515–525.
- Мардашова М.В., Краснова Е.Д., Воронов Д.А. Характеристика бентосных сообществ отделяющихся водоемов окрестностей ББС МГУ (Кандалакшский залив Белого моря) // Труды VI

- Международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование (MARESEDU – 2017)». – ПолиПРЕСС Москва, 2017. – С. 427–431.
- Мокиевский В.О. Экология морского мейобентоса – М.: Т-во научных изданий КМК, 2009. – 286 с.
- Наумов А.Д., Мокиевский В.О., Исаченко А.И. и др. Сублиторальные сообщества макробентоса Бабьего моря // Комплексные исследования Бабьего моря, полу-изолированной беломорской лагуны: геология, гидрология, биота – изменения на фоне трансгрессии берегов. – Т. 12. Труды Беломорской биостанции МГУ. – 2016. – Т. 12. – С. 122–143.
- Столяров А.П., Мардашова М.В. Особенности структуры и разнообразие сообществ макробентоса в прибрежных лагунных экосистемах (Кандалакшский залив, Белое море) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2017. – Т. 122, № 3. – С. 18–27.
- Чусова Е.А. Микрораспределение разных стадий *Mesochra lilljeborgi* Boeck и *Stenhelia palustris* Brady (Harpacticoida) в верхнем горизонте песчаной литорали Кислой губы Кандалакшского залива Белого моря // Биология Белого моря, 1980. – Т.5. – С. 93-102.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST – Palaeontological Statistics, ver. 1.18, November 27, 2003. [http: // folk.uio.no/ohammer/past](http://folk.uio.no/ohammer/past).
- Zhadan A.E. Taxonomy of the genus *Scoloplos* (Orbiniidae) in the White, Barents and North Seas // Zoologicheskii zhurnal. – 1998. – Vol. 77, no. 2. – P. 177–190.

Комплексные исследования водных объектов побережья Белого моря в период летних практик и зимних экспедиций НСО

Фролова Н.Л.¹, Краснова Е.Д.², Ефимова Л.Е.¹

¹МГУ им. М.В.Ломоносова, географический факультет

²МГУ им. М.В.Ломоносова, биологический факультет, Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова

Аннотация

В докладе рассматриваются результаты комплексных исследований малых озер западного побережья Белого моря, проводившихся студентами и сотрудниками географического и биологического факультетов МГУ в 2014-2017 гг. При проведении зимних экспедиций НСО и летних гидрологических практик была расширена география уникальных водных объектов, отделяющихся от моря. Впервые получены научные результаты, касающиеся особенностей гидрологического и гидрохимического режима озер, их изотопного состава, связи прибрежных озер и моря, пространственной изменчивости характеристик снежного покрова, распределения макрозообентоса, фототрофных микроорганизмов, растворенного органического вещества и белковых комплексов в водной толще озер. Получены новые данные о показателях химического состава воды сложившегося меромиктического водоема.

Введение

Поднятие береговой зоны Белого моря приводит к постепенному отделению от моря небольших водоемов, в которых формируется уникальный гидролого-гидрохимический режим. Данные натурных наблюдений помогают параметризовать процессы, протекающие в водных объектах естественного и техногенного происхождения. Малые озера естественного происхождения служат моделью при изучении более крупных водоемов, гидрологический режим которых зачастую представляет собой сжатый во времени техногенный вариант отделения морских акваторий, в которых часто возникает сероводородное заражение – одно из экологических последствий строительства мостов и приливных электростанций (Кокрятская и др., 2011; Демиденко и др. 2013) Гидрологическая же изученность этих объектов и процессов, протекающих в них, явно недостаточна.

Получение новых натурных данных о неизученных или малоизученных водоемах – сложная и трудоемкая задача, решение которой невозможно без выполнения комплексных исследований, в которых активно участвуют студенты и аспиранты географического, биологического и физического факультетов МГУ. Эти исследования удобно проводить в ходе студенческих практик и экспедиций.

Цель проводимых исследований – подробное изучение внутригодового режима водных объектов побережья Белого моря, включая морские заливы и озера на разной стадии отделения. Особенности микроклиматических условий в районе исследований, необычный химический состав водоемов, их разнообразная гидрологическая структура с разными вариантами сезонной изменчивости обусловили проведение самых разнообразных гидролого-гидрохимических, гидро-биологических и метеорологических исследований.

Комплексные исследования водных объектов в разные гидрологические сезоны 2014-2017 гг. (зимняя межень, спад половодья, летне-осенний период), впервые позволили довольно подробно выявить внутригодовые особенности гидролого-гидрохимических, гидробиологических и метеорологических показателей. Была также расширена география уникальных водных объектов, отделяющихся от моря.

Объекты и методы исследования

Для изучения пространственно-временной изменчивости в окрестностях ББС комплексные исследования ведутся на восьми водоемах, объединенных в группы с разной степенью изолированности от моря (Ефимова и др., 2015). Одна группа водоемов давно утратила связь с морем, трансформировавшись в пресноводные озера, в питании которых основная роль принадлежит атмосферным осадкам, диффузионному поверхностному и подземному стоку. Другая группа водоемов расположена в котловинах, наследующих мелководные морские заливы. Прекращение проникновения в них морских вод при приливах и отсутствие перемешивания приводит к расслоению водной толщи и возникновению в придонных понижениях застойных зон с более высокой соленостью и постоянной температурой. Изолированность и устойчивая плотностная стратификация вод в этих водоемах усиливают контрастность слоев, а в барьерной зоне происходит смена хорошо аэрированных вод на воды с восстановительными условиями и высоким содержанием сероводорода. Прекращение перемешивания и возникновение слоев воды, резко различающихся по физическим и гидрохимическим параметрам, создает условия для увеличения плотности бактериальных сообществ, а фотосинтезирующие сообщества сменяются хемосинтезирующими. Третья группа водных объектов находится под воздействием морских вод, приток которых максимален во время высоких приливов и ветровых нагонов. В водоемах третьей группы (озеро-лагуна на Зеленом мысе, озера в окрестностях острова Соностров) могут наблюдаться колебания уровня воды, периодическая смена водных масс и отсутствие их смены в застойных зонах придонных слоев.

В сентябре 2017 г. впервые проведенные комплексные исследования отделяющихся от моря водоемов, расположенных на юго-восточном побережье Кандалакшского залива, позволили подтвердить общие черты отделяющихся водоемов беломорского побережья и дополнить базу данных ББС.

Результаты

Важнейшее направление в комплексных исследованиях – это **геодезические и картографические работы**, выполняющиеся с помощью высокоточного современного оборудования. Выполненные исследования позволили определить высотные отметки изучаемых озер и получить данные об их уровнях в труднодоступных местах полуострова Киндо. В настоящее время для большинства водоемов получены морфометрические характеристики, анализ которых помог не только выделить различные группы озер, но объяснить внутригодовые особенности их гидрологической структуры. Например, различия морфометрических показателей озер возле о. Соностров обуславливают различия в положении в них хемоклина.

Многолетние сезонные наблюдения во время экспедиций и практик невозможны без **метеорологических работ**, которые проводятся с помощью автоматических метеорологических станций, установленных на пирсе ББС МГУ и на Ругозерской горе. На пирсе ББС в разные сезоны были также установлены температурный профилемер МТР-5 и высокочастотный анализатор метана Licor-7700. Это позволило, в частности, изучить турбулентный режим приземного слоя воздуха над небольшим окруженным лесом озером и оценить содержания метана и углекислого газа в водоемах различных типов.

Собранные ежесуточные данные об атмосферных осадках для периода 2005–2015 гг. позволили вычислить за каждый год модульный коэффициент (отношение суммы осадков за рассматриваемый год к среднему за весь период). Полученные значения свидетельствуют о том, что период с 2012 по 2015 год можно назвать более обильным в отношении атмосферных осадков (значения модульных коэффициентов от 1,11 до 1,34) по сравнению с 2005–2011 гг. (значения модульных коэффициентов менее 1,00). Наибольшее количество осадков отмечено в 2014 и 2015

гг. и приходилось на период с мая по октябрь. Увеличение атмосферных осадков способствовало усилению устойчивости вертикальной структуры в озерах.

Океанологические исследования были посвящены определению влияния приливных процессов на термохалинную структуру вод Белого моря, описанию термической структуры озер, а также определению содержания углеводов (УВ), хлорофилла, микроэлементов в подледной воде, горизонтах льда, снеге. Анализ результатов показал, что с 2010 по 2015 гг. содержание УВ возле пирса ББС выросло почти в 20 раз (4,3 мкг/л – 83,7 мкг/л) и в 2015 г. превысило ПДК в 1,5 раза, что уже говорит об углеводородном загрязнении. Для станции возле озера Кисло-Сладкого в морской акватории в 2015 г. такого значительного роста не наблюдается, однако в нижнем горизонте льда и в подледной воде также наблюдается тенденция увеличения концентраций УВ.

Гидролого-гидрохимические исследования

Оценка внутригодовых изменений вертикальной структуры водоемов базируется на гидролого-гидрохимических синхронных съемках озер. Для каждого водоема определялись следующие характеристики: электропроводность, температура, соленость, величина рН воды, содержание растворенного в воде кислорода, главных ионов и биогенных элементов. Для оценки возможной гидравлической связи моря и озера использовались датчики уровня, температуры и солености воды, которые устанавливались непосредственно около перемычки, соединяющей озеро и море. Запись проводилась логгерами LevelloggerEdge и Star-ODDI с дискретностью в 10 минут. Для каждого водоема исследования проводились на репрезентативных вертикалях, а также на продольных и поперечных гидрологических разрезах.

Известно (Шапоренко и др., 2005), что большинство отделяющихся прибрежных водоемов проходит в своем развитии через «меромиктическую» стадию, при которой создается специфическая гидрологическая структура, включающая в себя опресненный атмосферными осадками и склоново-поверхностными водами, менее плотный верхний слой и нижний слой соленой морской воды. Наиболее ярко меромиктическая структура проявляется в озерах Трехцветное, Еловое и Кисло-Сладкое, которые находятся на разных стадиях отделения от моря.

Сезонные и межгодовые изменения гидрологической структуры отделившихся водоемов ярко проявляются в основном в поверхностных горизонтах. Развитие водоема в направлении осолонения, опреснения или формирования меромиктической структуры зависит от морфометрических характеристик, величины водообмена, соотношения объемов пресной и морской воды. Увеличение атмосферных осадков в период 2012-2015 гг. и отсутствие поступления морских вод привело к разрушению гидрологической структуры оз. Н. Ершовское, которое в настоящий момент стало пресным водоемом.

Общей чертой исследованных озёр является низкое содержание в воде растворённого кислорода, его полное отсутствие в гипolimнии. Высокие концентрации минерального фосфора в гипolimнии обусловлены отсутствием потребления и поступлением из донных отложений в условиях аноксии. Натурный эксперимент (методом трубок Романенко), проведенный в сентябре 2017 г. на озерах *Тонисоар*, *Мероламбина* и в лагуне *Глубокая*, показал, что потоки минерального фосфора направлены из донных отложений в воду, но их величина обусловлена особенностями гидрологической структуры водоемов (Ефимов В.А. др., 2017). Максимальная скорость этого процесса (10,5 мг/л в сут.) – отмечена в озере на острове *Тонисоар*, и, как и в лагуне, расположенной в вершине губы *Глубокой*, обусловлена наличием аноксии в условиях устойчивой стратификации.

Гидробиологические и микробиологические исследования

В Кисло-Сладком озере – одном из модельных и наиболее изученных объектов, в течение нескольких лет проводится мониторинг гидрологических, гидрохимических, микробиологических характеристик, изучение бактериальных и фитопланктонных сообществ.

В зимний период гидрологическая и гидрохимическая структура озера заметно отличаются от летних, что сказывается на составе и распределении планктонных организмов. Для гидрологической характеристики пробы бентоса в данном озере были собраны с помощью дночерпателя Экмана-Берджи в зимний и летний периоды на 18 станциях с трех трансект (Базилова и др., 2015; Krasnova et al., 2015). Летом биомасса бентоса в озере Кисло-Сладком варьировала от 0,6 до 200 г/м², что сопоставимо с летней биомассой в море – 9-279 г/м², зимой средняя биомасса в озере снижается почти в четыре раза, составив: 12 г/м² против 45 г/м² летом при разбросе от 0,9 до 54 г/м².

Микробиологические исследования были проведены в 2017 г. в стратифицированных водоемах, расположенных на юго-восточном побережье Кандалакшского залива. Исследования показали, что величина микробного числа варьирует в диапазоне 3-5*10⁵ кл./мл.

Физико-химические и спектрально-оптические исследования

Цель исследований – измерение относительного количества зеленых серных бактерий (ЗСБ) в водоемах на разной глубине, а также разделение вкладов зеленоокрашенных и коричневоокрашенных ЗСБ с помощью комплекса спектрально-оптических методов. Анализ проб озерной воды проведен методами оптической спектроскопии – флуоресцентной и абсорбционной спектроскопии, а также спектроскопии комбинационного рассеяния (КР) света. По спектрам поглощения и флуоресценции изучалось вертикальное распределение фототрофных микроорганизмов (по полосам хлорофилла и бактериохлорофилла), растворенного органического вещества и белковых комплексов, проведено сравнение распределений концентраций пигментов в летний и зимний период (Жильцова и др., 2018).

Заключение

Исследуемые озера стали уникальными объектами, где проводится регулярный гидрологический и гидробиологический мониторинг. Выполнена инвентаризация стратифицированных водоемов на западном побережье Белого моря. Впервые получены научные результаты, касающиеся особенностей гидрологического и гидрохимического режима озер, их изотопного состава, связи прибрежных озер и моря, пространственной изменчивости характеристик снежного покрова, распределения макрозообентоса, фототрофных микроорганизмов, растворенного органического вещества и белковых комплексов в водной толще озер. Получены новые данные о показателях химического состава воды сложившегося меромиктического водоема.

Важным и полезным результатом является знакомство студентов – участников практик и экспедиций с современными приборами, технологиями, способами получения и обработки гидрометеорологической информации.

Работа поддержана РФФИ (грант № 16-05-00548) и РНФ (№ 14-17- 00155).

Список литературы

Базилова В.О., Балабин Ф.А., Белоусова В.Н., Беляев Б.М., Василенко А.Н., Гусева С.П., Ефимов В.А., Захарченко Д.И., Калмацкая О.А., Косенков А.В., Кораблина А.Д., Корпушенков И.А., Кошутин Р.А., Кравчук Г.А., Лаптинский К.А., Мардашова М.В., Моисеев А.И., Осипов А.М., Полюхов А.А., Сазонов А.А., Телегина А.А., Телегина Е.А., Терский Петр Н., Титова А.М., Турмачев Н.В., Харламов М.А., Харчева А.В. Комплексное исследование состояния водных объектов и динамики приземного слоя атмосферы на примере западного побережья

Белого моря в зимний период // Исследования молодых географов: сборник статей участников секции «Экспедиционные исследования» Международной молодежной научной конференции «Ломоносов-2015». Москва: АПР, 2015. С. 36-52.

Демиденко Н.С. Природные и искусственные морские бассейны Севера европейской части России на разных этапах изоляции // Материалы научной конференции «Морская биология, геология, океанология – междисциплинарные исследования на морских стационарах» М. – 2013. – С.85-90

Ефимова Л.Е., Фролова Н.Л., Краснова Е.Д., Телегина Е.А., Телегина А.А., Ефимов В.А. Гидрохимические особенности водоемов западного побережья Белого моря: от морских лагун – к меромиктическим озерам // Материалы научной конференции Современные проблемы гидрохимии и мониторинга качества поверхностных вод. Ростов-на-Дону. – Т. 1. Ростов-на-Дону. – 2015 –. С. 39-43.

Жильцова А.А., Харчева А.В., Краснова Е.Д., Лунина О.Н., Воронов Д.А., Саввичев А.С., Горшкова О.М., Пацаева С.В. Спектральное исследование зеленых серных бактерий в стратифицированных водоемах Кандалакшского залива Белого моря // Оптика атмосферы и океана. – 2018. – Т.31. – № 3. – С.233-239.

Кокрятская Н.М., Краснова Е.Д., Титова К.В., Лосюк Г.Н. Формирование сероводородного заражения отшнуровавшихся от моря озер (Кандалакшский залив Белого моря) // В сб. «Геология морей и океанов: Материалы XIX Международной научной конференции (Школы) по морской геологии». М. – 2011. – Т. III. – С.123-125.

Шапоренко С.И., Корнеева Г.А., Пантюлин А.Н., Перцова Н. М. Особенности экосистем отшнуровывающихся водоемов Кандалакшского залива Белого моря // Водные ресурсы. Т.32. – №5. – М. – 2005. – С. 517-32.

Krasnova E.D., Frolova N.L., Belevich T.A., Demidenko N.A., Efimova L.E., Gorlenko V.M., Kharcheva A.V., Mardashova M.V., Patsaeva S.V., Pantyulin A.N., Samsonov T.E., Savvichev A.S., Voronov D.A. Evolution of reservoirs of the White Sea coast: from sea lagoons to the meromictic lakes // Book of abstracts of International Geographical Union Regional Conference «Geography, Culture and Society for Our Future Earth», 17–21 August 2015, Moscow, Russia, Thematic Session "Cultural Regionalism and Regional Identity". Moscow: Publishing House of Moscow State University, 2015. Vol. 3701. P. 1401.

Диатомовые водоросли в поверхностных осадках озера Трехцветного

Шилова О.С.

МГУ им. М.В. Ломоносова, географический факультет

Введение

Диатомовые водоросли – одна из основных групп микроорганизмов, населяющих водоемы с различной соленостью, и одна из немногих, способных длительное время сохраняться в донных осадках благодаря наличию у диатомей кремниевого панциря. При изучении разрезов отложений в прибрежной зоне диатомовые водоросли являются хорошими индикаторами изменения уровня моря. В то же время, при смешанном составе диатомовых ассоциаций зачастую бывает трудно интерпретировать данные диатомового анализа и выводы зависят от позиции исследователя. Поэтому крайне важно иметь представление о пространственно-временных особенностях изменения состава диатомовых водорослей в грунте отделяющихся от моря водоемов. Меромиктические озера являются важным объектом с методической точки зрения. Однако работы, посвященные составу диатомей в меромиктических озерах единичны и, как правило, представляют собой систематические списки диатомовых водорослей (Гогорев, Ланге, 2014; 2015, 2016, 2018) или палеорекострукции на основе диатомового анализа колонок донных отложений (Jones et al., 1984; Roberts et Mc Minn, 1999; Балобанщикова и др., 2015), тогда как формированию субфоссильных диатомовых ассоциаций в меромиктических озерах до настоящего времени уделялось крайне мало внимания. Поскольку меромиктические водоемы отличаются резкой контрастностью условий существования микроорганизмов из-за наличия слоев с различной соленостью и анаэробного слоя, имеющих к тому же временную изменчивость своих физико-химических свойств и глубин залегания, состав диатомей в поверхностных осадках из разных частей водоема может существенно различаться.

Данные и методы

В апреле и сентябре 2018 г. исследованы 6 меромиктических водоемов в районе Беломорской биологической станции МГУ имени Н.А.Перцова, находящихся на разной стадии изоляции от моря: озера Нижнее Ершовское, Трехцветное, Еловое, Большие Хрусломены и Кисло-Сладкое и лагуна на Зеленом мысе. Были заложены профили через озера, вдоль которых с помощью дночерпателя отобраны образцы поверхностного слоя донного грунта (0-1 см). В данной работе представлены первые результаты диатомового анализа поверхностных отложений озера Трехцветного.

Озеро Трехцветное в Пеккелинской губе – стабильный меромиктический водоем (Краснова и др., 2016). Пресный миксолимнион располагается до глубины 1 м, застойная соленая водная масса (монимолимнион, ~22 ‰) начинается с глубины 1,5 м, а между ними находится узкий пикноклин с резкими физико-химическими градиентами. Сероводород отмечается с глубины 1.5 м и у дна достигает очень высоких концентраций (до 600 мг/л).

Диатомовые ассоциации поверхностного слоя донных отложений изучены в 13 пробах. Глубина воды в местах их отбора от 0,6 до 7,5 м в наиболее глубокой части озера. В каждой пробе определялось 500 створок и рассчитывалась концентрация диатомей в 1 г воздушно-сухого осадка. Кроме того, подсчитывались цисты золотистых водорослей и определялось значение C/D-индекса (отношение количества цист к числу панцирей диатомей (Smol, 1985)).

Результаты

Концентрация диатомей высокая во всех пробах: 100-280 млн. ств./г. Таксономическое разнообразие также велико: в каждой пробе определено порядка 100-130 видов диатомей. Их со-

став близок во всех пробах, в том числе практически идентичен состав доминантных и субдоминантных видов. В массе встречаются виды семейства Fragilariaceae *Stauroforma exiguiformis* (Lange-Bertalot) Flower&Jones, *Fragilaria sopotensis* Witkowski & Lange-Bertalot, *Pseudostaurosira* sp. – мелкие колониальные формы, обрастатели камней и макрофитов. На их долю приходится 65-85% всех створок. *F. sopotensis* классифицируется как галофильный или мезогалобный вид, обычный для марша (Witkowski et al., 2000), в то время как *S. exiguiformis* – пресноводный вид, широко распространенный в северных водоемах, традиционно относится к галофобам (Krammer et Lange-Bertalot, 1991, Hoffmann et al., 2011). Для озера Трехцветного характерно преобладание мелких форм *S. exiguiformis*, по размеру близких к нижней границе диагноза.

В составе субдоминантов преобладают пресноводно-соленоватоводные (галофильные) и соленоватоводные (мезогалобные) виды: *Ctenophora pulchella* (Ralfs) Kützing D.M. Williams & Round, *Amphora copulata* (Kützing) Schoeman & Archibald, *Mastogloia smithii* Thwaites, *Navicula rhynchotella* Lange-Bertalot, *Ulnaria danica* (Kützing) Compère & Bukhtiyarova и другие. Из пресноводных индифферентных видов к наиболее часто встречающимся в пробах относятся *Epithemia adnata* (Kützing) Brébisson и *Rhopalodia gibba* (Ehrenberg) O. Müller – виды, весьма характерные для различных прибрежно-морских биотопов. Последнюю группу пресноводных видов с высокими оценками обилия составляют эвритопные виды, встречающиеся практически повсеместно: *Navicula radiosa* Kützing, *Calone issilicula* (Ehrenberg) Cleve, *Neidium bisulcatum* (Lagerstedt) Cleve. Во всех пробах, в том числе на мелководье, в поверхностных осадках в значительном количестве встречается *Paralia sulcata* (Ehrenberg) Cleve, широко распространенный вид, традиционно считающийся морским, но широко распространенный в прибрежных частях морей и по недавним исследованиям переносящий распреснение до 1‰ (Уланова, 2003).

Почти все вышеуказанные виды относятся к донным формам, прикрепленным или подвижным. Разнообразны меропланктонные виды, живущие как в планктоне, так и на субстрате: *P. sulcata*, *Odontella aurita* (Lyngbye) Agardh, *Cyclotella meneghiniana* Kützing, *Melosira* spp., но за исключением *P. sulcata* все они имеют невысокие оценки обилия. Истинно планктонные виды немногочисленны. Из пресноводных единично встречается *Aulacoseira* sp. Морские планктонные диатомеи появляются ниже пикноклина и представлены *Thalassiosira* spp., *Coscinodiscus* spp., *Hyalodiscus* spp., *Thalassionema nitzschioides* (Grunow) Mereschkowsky, *Ehrenbergiulva granulosa* (Grunow) Witkowski, Lange-Bertalot & Metzeltin и другими видами с оценками встречаемости «единично».

Концентрация цист золотистых водорослей высокая, от 3 до 44 млн./г. Их разнообразие и количество существенно ниже в поверхностных осадках прибрежной мелководной части озера. Значение C/D-индекса низкое в пределах миксолимниона и пикноклина (0,03-0,07) и существенно возрастает с глубиной (до 0,31).

Заключение

Таким образом, для диатомовых ассоциаций поверхностных отложений озера Трехцветного прежде всего следует отметить хорошее осреднение по площади озера и единство состава доминантов и субдоминантов во всех изученных пробах несмотря на резкие градиенты среды. Абсолютно доминируют донные и меропланктонные виды, в то время как истинно планктонные имеют небольшое разнообразие и невысокие оценки обилия. Массового развития достигают мелкие колониальные бесшовные диатомеи семейства Fragilariaceae. По отношению к солености преобладают галофильные и мезогалобные виды, в том числе на мелководье, соответствующем верхнему пресному слою. Весьма разнообразны цисты золотистых водорослей, при этом значение C/D-индекса существенно возрастает в пробах, отобранных ниже редокс-зоны.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность Е.Д. Красновой, Д.А. Воронову, Ф.А. Балабину, А.В. Косенкову и сотрудникам Беломорской биологической станции МГУ имени Н.А.Перцова.

Работы выполнены по теме ГЗ АААА-А16-116032810055-0.

Список литературы

- Болобанищкова Г.Н., Rogozin Д.Ю., Фирсова А.Д., Родионова Е.В., Дегерменджи Н.Н., Шабанов А.В. Анализ диатомовых водорослей водной толщи и донных отложений озера Шира (Хакассия, Россия) // Сибирский экологический журнал. – 2015. – Т. 22. – № 2. – С. 215-228.
- Гогорев Р.М., Ланге Е.К. Центрические и пеннатные пеннатные диатомовые (Bacillariophyta) водной толщи реликтового озера Могильное (остров Кильдин, Баренцево море) // Новости систематики низших растений. – 2014. – Т. 48. – С. 66-80.
- Гогорев Р.М., Ланге Е.К. Ахнатоидные пеннатные диатомовые (Bacillariophyta) реликтового озера Могильное (остров Кильдин, Баренцево море) // Новости систематики низших растений. – 2015. – Т. 49. – С. 13-31.
- Гогорев Р.М., Ланге Е.К. Цимбеллоидные пеннатные диатомовые (Bacillariophyta) реликтового озера Могильное (остров Кильдин, Баренцево море) // Новости систематики низших растений. – 2016. – Т. 50. – С. 43-55.
- Гогорев Р.М., Ланге Е.К. Навикулоидные пеннатные диатомовые (Bacillariophyta) реликтового озера Могильное (остров Кильдин, Баренцево море) // Новости систематики низших растений. – 2018. – Т. 52. – № 1. – С. 13-32.
- 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. 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. – 2016. – С. 211-241.
- Уланова А.А. 2003. Водоросли водоемов с нестабильной соленостью побережий Белого и Баренцева морей, Автореф. дисс. канд. биол. наук. СПб. – С. 1-19.
- Hofman, G., Werum M., Lange-Bertalot H. Diatomeen im Süßwasser-Benthos von Mitteleuropa. Koeltz Scientific Books, Königstein. – 2011. – 908 p.
- Jones R., Dickman M.D., Mott R.J., Ouellet M. Late Quaternary diatom and chemical profiles from meromictic lake in Quebec, Canada // Chemical Geology. – 1984. – 44. – P. 267-286.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H. & Mollenhauer, D. (Eds.). Süßwasserflora von Mitteleuropa. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart, Germany. – 1991. – 2(3). – P. 1-576.
- Roberts D., McMinn A. A diatom-based palaeosalinity history of Ace Lake, Vestfold Hills, Antarctica // The Holocene. – 1999. – 9. – P. 401-408.
- Smol J.P. The ratio of diatom frustules to chrysophycean statospores: A useful paleolimnological index // Hydrobiologia. – 1985. – 123. – P. 199-204.
- Witkowski A., Lange-Bertalot H. & Metzeltin D. 2000: Diatom Flora of Marine Coasts I. pp. A.R.G. Gantner, Ruggell. – 2000. – 925 p.

Междисциплинарные исследования / Interdisciplinary research

ГИС «Геология и геоморфология островов Белого моря»

Косевич Н.И.¹, Аляутдинов А.Р.², Новикова М.А.¹

¹МГУ им. М.В. Ломоносова, геологический факультет

²МГУ им. М.В. Ломоносова, географический факультет

Белое море характеризуется разнообразием природных процессов (разнообразная морская жизнь, рыбные ресурсы и неповторимые по красоте прибрежные пейзажи, которые привлекают туристов) и сложной геологической историей. В акватории Белого моря расположено множество островов, которые могут служить моделью изучения взаимодействия эндогенных и экзогенных факторов рельефообразования. Неравномерное распределение островной суши связано с неоднородностью геолого-геоморфологического строения Беломорского региона. Поэтому изучение островов – одно из приоритетных направлений морской геоморфологии.

Наше исследование направлено на создание геоинформационной системы «Геология и геоморфология островов Белого моря». В ходе экспедиционных исследований на островах Кандакшского залива Белого моря в 2007-2018 гг. была собрана следующая геолого-геоморфологическая информация: контуры геолого-геоморфологических объектов, высотное положение объектов, ландшафтные характеристики, состав подстилающей поверхности и т.д.

На данный момент ГИС «Геология и геоморфология островов Белого моря» разрабатывается по двум направлениям:

- сбор, экспертиза и подготовка к вводу картографических, литературных, архивных материалов и новых данных, собранных и представленных участниками проекта;
- создание специализированного программного обеспечения для ввода, редактирования и хранения картографической информации, построения цифровых моделей, создания карт рельефа островов и прилегающей материковой суши, а также рельефа дна акватории исследуемых участков, т.е. для визуализации данных.

Основой нашего ГИС-проекта стала пространственная база данных, состоящая из 10 тематических разделов (блоков), отражающих основные компоненты среды Белого моря (Таблица 1).

География. В блоке содержится общая информация о Беломорском регионе, отраженная на обзорных картах разного масштаба, которые представлены в растровом виде с пространственной привязкой.

Орогидрография. В результате анализа обзорных карт региона была проведена векторизация основных параметров среды для дальнейшего тематического и пространственного анализа.

Геология. Серия карт геологического строения разного масштаба даёт достаточно детальное представление об истории развития и процессах, сформировавших акваторию и побережья Белого моря и происходящих в настоящее время.

Тектоника. Блок содержит информацию о тектоническом и неотектоническом строении региона исследования, представленной в растровом виде (карты разного масштаба с пространственной привязкой) и векторизованными основными элементами для дальнейших анализов.

Батиметрия. Основой данного блока стала серия навигационных карт, отдельные участки с которых были переведены в цифровой формат.

Морфоструктура. Блок представляет собой результат морфоструктурного анализа топографических и батиметрических карт региона исследования.

Таблица 1. Структура геолого-геоморфологической базы данных.

Тематические блоки	Состав слоев
География	Набор обзорных карт
Орогидрография	Набор топографических карт разного масштаба
	Векторизованные данные: 1) Точечные объекты (отметки высот, отметки урезов воды), 2) Линейные объекты (горизонтالي, береговая линия, реки, ручьи), 3) Площадные объекты (озера, море, водохранилища, заболоченные территории)
Геология	Набор специализированных карт геологической информации разного масштаба
	Векторизованные данные: 1) Линейные объекты (границы геологических тел, разрывные нарушения и т.д.), 2) Площадные объекты (геологические структуры), 3) Точечные объекты (опорные скважины и т.д.)
Тектоника	Набор специализированных карт тектонической и неотектонической информации разного масштаба
	Векторизованные данные: 1) Площадные объекты (тектонические структуры и комплексы), 2) Линейные объекты (границы комплексов, простирающие структур фундамента, важнейшие разломы и зоны разломов, изопахиты и т.д.)
Батиметрия	Набор навигационных карт
	Векторизованные данные: 1) Точечные объекты (промеры глубин, надводные и подводные объекты), 2) Линейные объекты (изобаты, береговая линия, мели)
Морфоструктура	Векторизованные данные: 1) Площадные объекты (морфоструктурные блоки, каменные хаосы), 2) Линейные объекты (границы морфоструктурных элементов, линеаменты)
Геоморфология	Векторизованные данные: 1) Линейные объекты (границы геоморфологических тел/поверхностей, абразионно-тектонические уступы, гряды, малые эрозионные формы, древние береговые валы, валунные отмостки), 2) Площадные объекты (геоморфологические тела/поверхности – террасы, склоны и т.д., ледниково-тектонические ложбины и т.д.), 3) Точечные объекты (места опробования, новейшие сейсмодислокации)
Палеогеоморфология	Набор специализированных карт
Морфометрия	Набор специализированных карт
Вспомогательные данные	Данные из открытых источников (ArcGISServer, WMS)
	Цифровая модель рельефа

Геоморфология. Блок является результатом экспедиционных исследований на островах Белого моря в 2007-2018 гг. – серия геоморфологических карт островов разного масштаба.

Палеогеоморфология. Серия палеогеоморфологических карт отражает главные элементы поверхности островов на определенных этапах плейстоцена и голоцена.

Морфометрия. Основой данного блока стала серия карт построенных в ходе морфометрического анализа топографических карт, батиметрических карт и данных дистанционного зондирования.

Вспомогательные данные. Данный блок содержит информацию, полученную из открытых источников – цифровая модель рельефа, геологические карты, тектонические карты и т.д.

Обработка материалов на регион исследования производится в среде программного обеспечения ArcGIS 10 фирмы ESRI. Таким образом, в едином картографическом масштабе можно визуализировать собранные данные (интерактивное представление), проводить анализ данных методом геообработки и редактировать эти данных (создание, обновление и поддержание геопространственной информации). Применение современных методов геоинформационных технологий позволяет проводить мониторинговые исследования геологической среды.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-35-00666.

GIS "White Sea islands: Geology and Geomorphology"

Kosevich N.I.¹, Alyautdinov A.R.², Novikova M.A.¹

¹*Faculty of Geology, Lomonosov Moscow State University*

²*Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University*

At present, the northern regions attract attention of scientists and politicians all over the world. The White Sea is characterized by the ecological diversity (various sea life, fish resources and coastal landscapes, unique on beauty, which attract tourists) and complex geological history. Numerous islands of the White Sea are a good model for studying the interaction of endogenic and exogenic factors of landform (relief) formation. The irregular distribution of islands reflects also the heterogeneity of the geological and geomorphologic structure of the White Sea region. Therefore, the study of islands morphology and history of their development is one of the priorities in marine geomorphology.

Our research is directed to creation of a geographic information system "White Sea islands: Geology and Geomorphology". During the forwarding researches on islands of Kandalaksha Bay of the White Sea in 2007-2018 the following geological and geomorphological information was collected: contours of geological and geomorphological objects, the high-rise provision of objects, landscape characteristics, structure of the spreading surface, etc.

At the moment GIS "White Sea islands: Geology and Geomorphology" is developed in two directions:

- collecting, examination and preparation for input of the cartographic, literary, archival materials and new data collected and submitted by participants of the research project;
- creation of the specialized software for input, editing and storages of cartographical information, creation of digital elevation models, creations of maps of islands relief and the adjacent continental land and also a bottom landforms of the explored sites of the water area, i.e. for visualization of data.

The spatial database consisting of 10 thematic sections (blocks) reflecting the main components of the environment of the White Sea (Table 1) became a basis of our GIS-project.

Geography. The block contains the general information on the White Sea region, which reflected in overview maps of different scale. This maps are presented in the raster data with a spatial reference.

Orohydrography. Key parameters of the environment were vectored during the analysis of overview maps of the region for the further thematic and spatial analysis.

Geology. A series of maps of a geological structure of different scale gives detailed view of history of development and the processes, which created the water area and coasts of the White Sea and happening now.

Tectonics. The block contains information on a tectonic and neotectonic structure of the research regions, presented in the raster form (maps of different scale with a spatial reference) and vectored basic elements for further analyses.

Bathymetry. A series of navigation maps from which certain sites were transferred to a digital format became a basis of this block.

Morphostructure. The block represents result of the morphostructural analysis of topographic and bathymetric maps of the research region.

Geomorphology. The block is result of forwarding researches on White Sea islands in 2007-2018 – a series of geomorphological maps of islands of different scale.

Paleogeomorphology. A series of paleogeomorphological maps reflect the main elements of the islands' surface at a certain stage of the Pleistocene and Holocene periods.

Morphometry. A series of the maps constructed during the morphometric analysis of the topographical maps, bathymetric maps and this remote sensing became a basis of this block.

Auxiliary materials. This block contains information obtained from open sources – digital terrain model, geological maps, tectonic maps, etc.

Table 1. The structure of geologic-geomorphologic dataset

Thematic block	Layer
Geography	Data set of overview maps
Orohydrography	Data set of topographical maps
	Digital data: 4) Point (altitude mark, water's edge), 5) Polyline (contour line, coastline, river, streams), 6) Polygon (lakes, sea, reservoir, bog)
Geology	Data set of specialized maps
	Digital data: 4) Polyline (geological boundary, faults and etc.), 5) Polygon (geological structure), 6) Point (key wells and etc.)
Tectonics	Data set of specialized maps
	Digital data: 3) Polygon (tectonic structure and complex's), 4) Polyline (boundary of complex, course structure of foundation, important faults and zones of faults, isopach and etc.)
Bathymetry	Data set of navigation maps
	Digital data: 3) Point (depth survey, above-water and underwater objects), 4) Polyline (isobath, coastline, shoal's)
Morphostructure	Digital data: 3) Polygon (morphostructural bloks, chaos of stones), 4) Polyline (boundary of morphostructural elements, linear structure)
Geomorphology	Digital data: 4) Polyline (geomorphological boundary, abrasion-tectonic steps, ridges, erosive landforms, ancient offshore bar, boulder pavement), 5) Polygon (geomorphological surface – terrace, slopes and etc., glacial landforms and etc.), 6) Point (the sample positions, seismic dislocation and etc.)
Paleogeomorphology	Data set of specialized maps
Morphometry	Data set of specialized maps
Auxiliary materials	Data from bare source (ArcGIS Server, WMS)
	Digital terrain model

Processing of materials on the research region is made in the environment of the software of ArcGIS 10 ESRI. Thus, in uniform cartographical scale it is possible to visualize collected data (interactive representation), to carry out the analysis of data by method of geoprocessing and to edit these data (creation, updating and maintenance of geospatial information). Application of modern methods of geoinformation technologies allows to conduct monitoring researches of the geological environment.

Aknolegments

The reported study was funded by RFBR according to the research project № 18-35-00666.

Эволюция рельефа фиардово-шхерных побережий по данным крупномасштабного геоморфологического картографирования дна и берегов в окрестностях ББС имени Н.А. Перцова (Кандалакшский залив Белого моря)

Репкина Т.Ю., Аляутдинов А.Р., Корзинин Д.В., Луговой Н.Н., Романенко Ф.А, Энтин А.Л.

МГУ имени М.В.Ломоносова, географический факультет

Исследования рельефа зоны перехода между морским дном и сушей – одна из наиболее сложных задач морской геоморфологии. В ходе учебных практик студентов 2 курса кафедр геоморфологии и палеогеографии и картографии и геоинформатики географического факультета МГУ на ББС имени Н.А. Перцова разрабатывается методика комплексного геоморфологического картографирования морского дна, береговой зоны и прибрежной суши. Цель работ – выявить механизмы трансформации морского дна в береговой зоне и определить тенденции развития рельефа побережья. Район исследования охватывает Еремеевский порог с примыкающими участками губы Ругозерская на западе и пролива Великая Салма на востоке, а также их берега – п-ов Киндо на юге и о. Великий на севере (рис. 1).

На северном побережье п-ова Киндо проведены тахеометрическая и геоморфологическая съемки и аэрофотосъемка прибрежной полосы с беспилотного летательного аппарата (БПЛА); на примыкающих участках губы Ругозерской и пролива Великая Салма, а также в озере Кисло-Сладком – батиметрическая съемка. Выполнен гранулометрический анализ образцов современных донных осадков, наносов пляжей и приливных осушек и отложений прибрежных террас. На о. Великом проведены вдольбереговые маршруты и геоморфологическое профилирование. Тахеометрическая съемка и аэрофотосъемка с помощью БПЛА выполнены в 2011–2018 гг. студентами-картографами, батиметрическая и съемка и геолого-геоморфологические работы – в 2009–2018 гг. студентами-геоморфологами. Методика работ изложена в (Репкина и др., 2016).

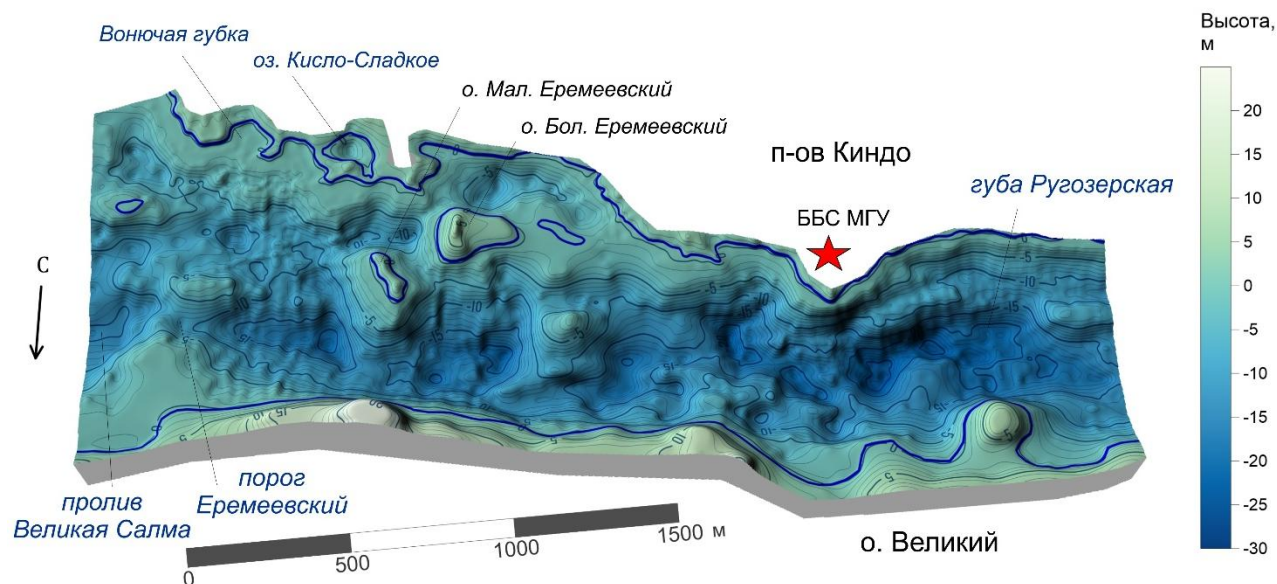


Рис. 1. Блок-диаграмма рельефа побережья и дна Еремеевского порога и сопредельных акваторий (составил А.Л. Энтин)

В качестве основы геоморфологического картографирования составлена совмещенная цифровая модель рельефа (ЦМР) побережья и дна (рис. 1), объединившая разнородные данные. Для создания модели было использовано около 120 тыс. точек промеров глубин, материалы та-

хеометрической съёмки, покрывающие 34 га прибрежной полосы северного берега п-ова Киндо, материалы топографических карт, покрывающие 52 га островов и прибрежной полосы южного берега о. Великого. ЦМР получена путём интерполяции глубин в точках промеров, горизонталей с топографического плана масштаба 1:500 и топографической карты масштаба 1:25 000, а также контуров береговой линии, соответствующей фазе полной воды (сизигий). Обработка участков модели, соответствующих рельефу суши, подводному рельефу морских акваторий и озера Кисло-Сладкого производилась отдельно. Фрагмент модели, соответствующий рельефу суши, был получен на основе горизонталей с топографических карт и контуров береговой линии путём их интерполяции в среде ArcGIS (алгоритм *Topo to Raster*). Фрагменты модели, соответствующие подводным участкам, построены на основе промеров глубин, дополненных сведениями о положении береговой линии, с использованием сплайн-интерполяции с различными параметрами для разных участков дна. Полученные фрагменты соединены и обработаны осредняющим фильтром с использованием скользящего окна в форме круга радиусом 5 ячеек. Визуализация построенной ЦМР выполнена в пакете Surfer версии 13.03.

В результате комплексного анализа топографических и геолого-геоморфологических данных установлены закономерности преобразования рельефа дна в береговой зоне.

Глубже зоны волнового воздействия рельеф дна участка съёмки, как и пролива Великая Салма (Репкина и др., 2018), представляет собой сочетания форм, наследующих строение кристаллического фундамента, и ледниковых форм, в той или иной мере изменённых голоценовыми и современными субаквальными процессами. На западе участка дно губы Ругозерской имеет облик структурно предопределённого желоба с неровным днищем (глубины 18–26 м) и крутыми (до 10–20°), прямолинейными склонами. Южный склон осложнен ступенями шириной 100–150 м (глубины 8–10 м), видимо структурной природы, примыкает к скальному береговому уступу урочища Черные Щели. На днище и северном склоне по морфологическим признакам и присутствию на дне валунных отмосток распознаются небольшие (десяtkи метров при относительной высоте до 10 м) моренные гряды и холмы. Дно губы промыто интенсивными приливными течениями. Участки аккумуляции локальны. По данным подводных наблюдений (устное сообщение А.В. Макарова), структурно-денудационная ступень у южного берега губы перекрыта песками со знаками ряби, созданными течениями.

Восточнее, при входе в Еремеевский порог, рельеф дна становится более хаотичным. Желоб «распадется» на неровные в плане, удлинённые или почти изометричные котловины с глубинами до 20–22 м. Максимальные глубины тяготеют к крутому (10–14°, до 30°), скалистому склону о. Великого. Котловины разделены горстообразными ступенями или формами с неровными очертаниями – моренными холмами и грядами. Одна из таких ступеней (глубины 8–14 м) на навигационных и топографических картах обозначена как Еремеевский порог (рис. 1) – условная граница акваторий губы Ругозерская и пролива Великая Салма. В геоморфологическом отношении порог – мелководный участок дна, разделяющий депрессии губы и залива, протягивается от Еремеевских островов до восточной оконечности п-ова Киндо. Порог приурочен к приподнятому блоку фундамента, перекрытого мореной, мощность которой в западной части порога <10 м, а на востоке – до 50 м (Старовойтов и др., 2018). На участке съёмки глубины над порогом ≤15 м. Структурный облик рельефа осложнен ледниковыми формами относительной высотой от 2 до 6 м. Наиболее сложное сочетание гряд, холмов и узких ложбин различной ориентировки наблюдается в районе Еремеевских островов. Чехол морских осадков фрагментарен, эродирован приливными течениями, скорость которых в устьи порога резко возрастает. Часты каменные отмостки – продукт селективного размыва морены. Состав современных донных осадков (крупно-среднезернистые пески с галькой и гравием) указывает на высокую гидродинамическую активность. В то же время на склонах котловин, примыкающих к порогу с запада, в условиях резкого изменения режима течений накапливаются тонкие смешанные осадки (Отчет..., 2014).

В результате продолжающегося поднятия, скорость которого составляет на южном берегу Еремеевского порога 1–1,5 мм/год (по Романенко, Шилова, 2012), донный рельеф попадает в береговую зону (БЗ). Фиардово-шхерные берега традиционно относят к «не измененным или слабо измененным морскими береговыми процессами» (Берега..., 1991, Сафьянов, 1996). Стационарные и полустационарные наблюдения последних лет на ББС МГУ показали, что на берегах этого типа воздействуют волновые, приливные, ледовые и биогенные процессы, существенно преобразующие рельеф и осадки (Романенко и др., 2012, Репкина, Шевченко, Косевич, 2013, Репкина и др., 2016). Механизмы трансформации рельефа не одинаковы на прямолинейных, структурно predetermined участках берега, и своеобразных шхерных берегах, характерных для поднимающихся из-под уровня моря ледниковых форм. Нижняя граница современной БЗ располагается на глубинах от 1,5 до 5 м, опускаясь на участках, открытых волнению, и поднимаясь в замкнутых губах. В условиях малой волновой активности, характерной для заливов фиардово-шхерных побережий, в рельефе дна эта граница выражена не отчетливо (рис. 1). Регулярное волновое воздействие испытывает лишь верхняя часть подводного берегового склона (ПБС) с глубинами до 2–3 м. Однако и на этих глубинах, судя по относительно тонкому (тонко-мелкозернистые пески) составу наносов, гидродинамическая активность не велика. На прямолинейных участках берега ПБС узкий, с уклонами до 10° , относительно ровный, на шхерных – имеет сложную конфигурацию, неровный, крутизной 2–7°, сохраняет останцы реликтовых для зоны волновой переработки ледниковых форм (Репкина и др., 2016а). Формы ледниковой аккумуляции эродированы течениями и, в меньшей степени, волнением, частично закрыты отморостками.

Наиболее интенсивная переработка подводного рельефа – в основном размыв морены и голоценовых морских глин, выполняющих понижения в кровле фундамента и/или ледниковых толщ, сортировка и транзит наносов, происходит в приливно-отливной зоне под действием волнения, припая и биогенных процессов (Романенко и др., 2012, Репкина и др., 2016б). На обстановки размыва указывает резкое выполаживание поверхности приливной осушки ($0,5\text{--}2^\circ$), и, как правило, небольшая (до 0,2–0,5 м) мощность наносов. На прямолинейных берегах выдвигание берега происходит, в основном, за счет поднятия. Аккумулятивные формы редки, представлены пляжами или редкими томболо, формирующимися в волновой тени выходов скального цоколя или отдельных валунов и глыб. На шхерных берегах крайне неровная конфигурация береговой линии благоприятствует возникновению локальных маломощных потоков наносов. Широко развиты формы комплексной аккумуляции – корги и томболо, сформированные в результате разгрузки наносов волно-приливного поля и ледового разноса перед препятствиями – мысами (моренными холмами и грядами с чехлом перлювиальных отложений) или скоплениями валунов и глыб перекрытой морены. На ЮВ участка съемки, где берег весьма извилист, а волновая активность относительно высока, сформировались песчаные косы, замкнувшие оз. Кисло-Сладкое и Вонючую губку с севера. Выдвигание береговой линии и изменение ее конфигурации происходит здесь при заметном, но неравномерном по латерали участии береговых процессов. При существующих гидрологических параметрах и темпах поднятия деятельность последних сокращает продолжительность меромиктической стадии развития отчленяющихся от моря заливов на 100–150 лет.

Выводы

1. Подводный рельеф фиардово-шхерных побережий, традиционно считавшихся мало измененными морем, претерпевает в береговой зоне значимую переработку, признаками которой являются резкое изменение морфологических характеристик и состава отложений.

2. Характер трансформации подводного рельефа и механизмы выдвигания берега не одинаковы для прямолинейных (структурно predetermined) и шхерных («моренных») берегов.

3. Мозаичные морфолитодинамические условия корректируют время выхода конкретных участков берега из-под уровня моря, что необходимо учитывать при палеогеографических реконструкциях и оценке темпов поднятия побережья.

Благодарности

Авторы признательны коллективу ББС МГУ, а также студентам географического факультета МГУ, участвовавшим в полевых работах и первичной обработке данных.

Работы выполнены на ББС МГУ по темам госзадания АААА-А16-116032810089-5 и АААА-А16-116032810094-9.

Список литературы

- Берега / П.А. Каплин, О.К. Леонтьев, С.А. Лукьянова, М.: Мысль, 1991. – 479 с.
- Отчет по теме: «Проведение Государственного мониторинга состояния недр прибрежно-шельфовой зоны Кандалакшского залива Белого моря...» в рамках Договора подряда № 80/04/12 от 30.05.2012. Отв. Исп. А.Е. Рыбалко. СПб, –2014. «Севморгео», 320 стр.
- Репкина Т.Ю., Аляутдинов А.Р., Ильясов А.К., Луговой Н.Н., Мишурицкий Д.В., Романенко Ф.А., Тарнопольский Д.А., Энтин А.Л. 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 “Морские исследования и образование (MARESEDU-2016)”. М.: Феория, 2016а. С. 222-226.
- Репкина Т.Ю., Ефимова Л.Е., Константинова Н.Г., Косевич Н.И., Шиловцева О.А., Шевченко Н.В. Стационарные наблюдения за процессами морфо- и литогенеза береговой зоны Кандалакшского залива Белого моря (2009-15 гг.) // Теория и методы современной геоморфологии. Т. 2. Симферополь, 2016б. С. 291–299.
- Репкина Т.Ю., Михайлюкова П.Г., Рыбалко А.Е., Терехина Я.Е., Барымова А.А., Исаченко А.И., Корост Д.В., Середа И.И., Соловьева М.А., Токарев М.Ю. Опыт крупномасштабного геоморфологического картографирования гляциальных шельфов по геофизическим данным (на примере пролива Великая Салма Кандалакшского залива Белого моря) // Сборник тезисов Всероссийской научной конференции «Национальная картографическая конференция». М.: Географический факультет МГУ, 2018. С. 220-221.
- Репкина Т.Ю., Шевченко Н.В., Косевич Н.И. Живые камни // Природа. 2013. № 2. С. 113-116.
- Романенко Ф. А., Репкина Т.Ю., Ефимова Л.Е., Булочникова А.С. Динамика ледового покрова и особенности ледового разноса на приливных осушках Кандалакшского залива // Океанология. 2012. Т. 52, № 5. С. 1–12.
- Романенко Ф.А., Шилова О.С. Послеледниковое поднятие Карельского берега Белого моря по данным радиоуглеродного и диатомового анализов озёрно-болотных отложений полуострова Киндо// ДАН. 2012. Т. 442, № 4. С. 544–548.
- Сафьянов Г.А. Геоморфология морских берегов. М.: МГУ, 1996. 400с.
- Старовойтов А.В., Токарев М.Ю., Терехина Я.Е., Козуница Н.А. Строение осадочного чехла Кандалакшского залива Белого моря по данным сейсмоакустики // Вестник Московского университета. Серия 4: Геология. 2018. № 2. С. 81-92.

Evolution of the fiard-skerries shores in the vicinity of the Nikolai Pertsov White Sea Biological Station (Kandalaksha Bay of the White Sea) according to large-scale geomorphological mapping

Repkina T.Yu., Alyautdinov A.R., Korzinin D.V., Lugovoy N.N., Romanenko F.A., Entin A.L.

Faculty of Geography, Lomonosov Moscow State University, Moscow

The study of the relief of the transition zone between the seabed and the land is one of the most difficult tasks of marine geomorphology. In the course of course-work practicums at the Nikolai Pertsov White Sea Biological Station, the second year students of Geomorphology and Paleogeography, Cartography and Geoinformatics departments of faculty of geography, Moscow State University, developed a method of integrated geomorphological mapping of the seabed, coastal zone and seaside land. The purpose of the work is to identify the mechanisms of transformation of the seabed in the coastal zone and to determine the trends in the development of the coastal relief. The study area covers the Yeremeyevsky threshold with adjoining parts of the Rugozerskaya Bay and the Velikaya Salma Strait, as well as their shores – Kindo Peninsula in the south and Velikiy Island in the north (Fig. 1).

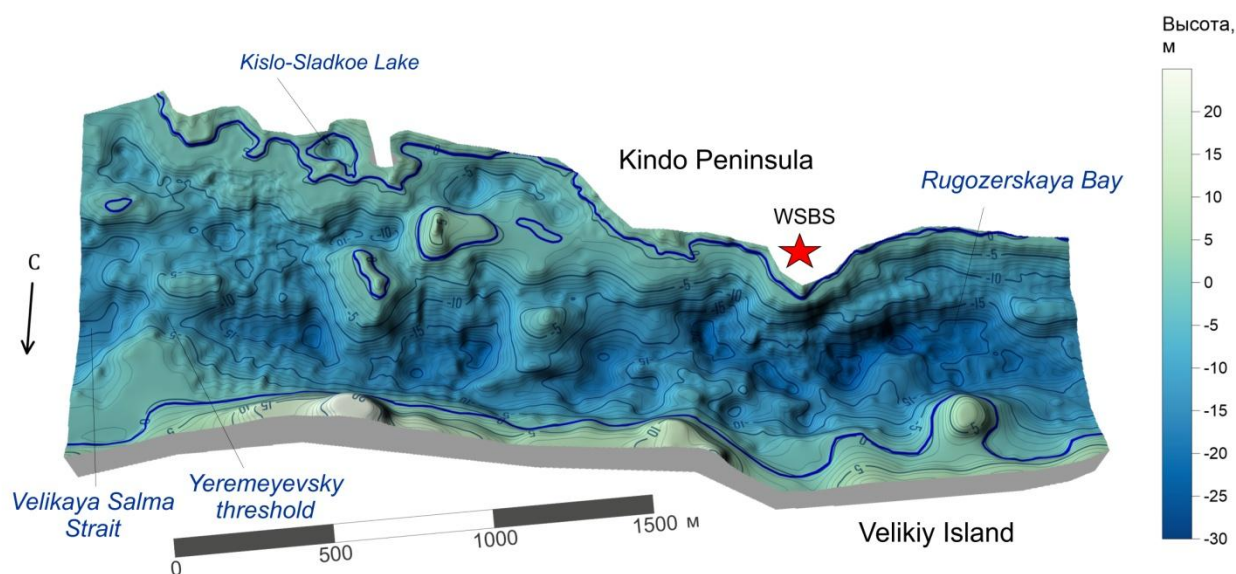


Fig. 1. Block-diagram of the coastal and bottom relief of the Yeremeyevsky threshold and adjacent aquatoriums (created by A.L. Entin)

On the northern coast of the Kindo Peninsula, a tacheometric and geomorphological survey and aerial photography of the coastal strip from an unmanned aerial vehicle (UAV) were carried out. A bathymetric survey was performed in the Rugozerskaya Bay, the Velikaya Salma Strait and the Kislo-Sladkoe Lake. The granulometric analysis of sediments of bottom, tidal drying, beaches and coastal terraces was carried out. On the Velikiy Island conducted geomorphological routes and profiling. A combined digital elevation model (DTM) of the coast and the bottom (Fig. 1), the corresponding geomorphological maps and detailed orthophotoplans of key sections were compiled. To create the model, about 120,000 depth measurement points, tachometric survey data on 34 hectares of the coastal strip of the northern coast of the Kindo Peninsula, materials of topographic maps on 52 hectares of islands and the coastal strip of the southern shore of Velikiy Island were used.

A significant part of the seabed is occupied by structural-denudation and glacial landforms. As a result of the continued uplift of the coast the highest forms gradually fall within the wave impact zone. In the coastal zone, they undergo significant processing under the action of waves, tides, fast ice and biogenic processes manifesting in dramatic changes in the morphological characteristics and composition of sediments. The nature of the transformation of the seabed relief and the mechanisms for the extension of the coast are not the same for straight and skerry coasts (Fig. 1). Mosaic-like morpholithodynamic situation affect the time for specific sections of the coast to emerge from under sea level, which must be taken into account in paleogeographic reconstructions and in assessing the rates of coastal elevation.

Морская микология, альгология и микробиология / Marine mycology, microbiology and algology

Светящиеся бактерии Белого моря

Алескерова Л.Э., Аленина К.А., Ефременко Е.Н., Исмаилов А.Д.

МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет МГУ

Введение

Светящиеся бактерии широко распространены в мировом океане в виде планктонных и симбиотических форм. Установлено, что эмиссионные и физиологические параметры выделенных штаммов коррелируют с условиями природной среды обитания. В экологических зонах с относительно высокой температурой морской воды ($>25^{\circ}\text{C}$) преимущественно идентифицируются мезофильные виды *Vibrio harveyi*, *Vibrio fischeri*, *Photobacterium leiognathi*, в глубинах океанов при температурах менее 15°C доминируют бактерии *Photobacterium phosphoreum*. Удельная биолюминесцентная активность специфична для разных штаммов. Наиболее ярким свечением отличаются психрофильные штаммы *P. phosphoreum* (Ismailov, Aleskerova, 2015).

Белое море, как среда обитания светящихся бактерий, мало изучено.

Нами на протяжении нескольких лет выделялись и исследовались морфологические, физиологические, биолюминесцентные характеристики психрофильных штаммов фотобактерий (которые соответствовали виду *P. phosphoreum*) – симбионтов внутренних органов рыб из акватории Кандалакшского залива Белого моря (Ismailov, Aleskerova, 2015). Основным источником выделения штаммов – донная рыба керчак европейский *Myoxocephalus scorpius*.

Результаты и обсуждение

В результате, проведенных исследований выявлен ряд специфических свойств и принципиальных отличий выделенных штаммов от известных штаммов того же вида в морфологии, спектральных характеристиках биолюминесценции, параметрах роста и свечения. Спектр эмиссии всех выделенных штаммов характеризуется максимумом при около 478 нм. Спектральная картина соответствует специфичным для *P. phosphoreum* спектрам свечения с люциферазным и т.н. BFP эмиттерами.

Установлено (Алескерова и др., 2014; Aleskerova et al., 2018), что биомасса и свечение изменяются без признаков аутоиндукции в логарифмической фазе роста. Удельная активность клеток достигает 10^5 кв/с-кл в оптимизированных условиях, длительность свечения свыше 100 часов. Как известно, в ходе глубинного роста фотобактерий pH среды сдвигается в кислую область, за счет образования кислых продуктов метаболизма. Скорость протонирования среды отражает интенсивность темновых процессов метаболизма. Величина сдвига pH существенно отличается у разных видов и штаммов, наибольшая скорость образования кислот характерна для *V. harveyi*, наименьшая у *P. phosphoreum* в стандартных буферных средах. В ходе культивирования выделенных штаммов *P. phosphoreum* изменение pH среды не превышает 0,3 ед. pH и происходит в логарифмической фазе роста. С переходом в стационарную фазу pH среды стабилизируется. Информацию по солевой, pH и температурной зависимости биолюминесценции *in vivo* служат не только важными показателями видовых и штаммовых отличий, но и отражает адаптационные изменения физиологического состояния клетки в специфических условиях среды обитания. Солевая зависимость свечения интактных клеток показала адаптацию к низкой солености среды. Эмиссия проявляется в диапазоне концентраций NaCl 0,5–4%, с максимальными величинами при 2,5%. При концентрациях ниже 0,5% и выше 4% соли происходит резкое подавление свечения

клеток. pH-зависимость свечения интактных клеток показала, что анализируемый штамм имеет выраженную алкалотолерантность. В широком диапазоне pH (7,0–9,0) биолуминесцентная активность сохраняется на максимальном уровне. Оптимальная температура свечения и роста для *V. Harveyi* и *P. leiognathi* 25–30 °C, в то время как психрофильные штаммы *P. phosphoreum* проявляют максимальную люминесцентную активность при температурах 15–20 °C. Температурная зависимость свечения штаммов, выделенных из Белого моря, проявила максимум эмиссионной активности при 15 °C. Результаты показали, что выдерживание клеток при 30 °C в течение 30 минут вызывает необратимую потерю свечения.

Исследована биолуминесцентная активность и пул АТФ в растущей культуре, покоящихся, и иммобилизованных в криогеле поливинилового спирта (ПВС) клетках фотобактерий (Алескерова и др., 2014; Ефременко и др., 2010). Результаты работы свидетельствуют, что у данных бактерий на протяжении всего (более 100 ч) люминесцентного цикла пул АТФ сохраняется практически на постоянном уровне клеток ($1,0\text{--}2,0 \times 10^{-18}$ моль/кл). Проведена количественная оценка интегрального выхода фотонов и пула АТФ, на основании которой сделан вывод, что затухание свечения в растущей культуре или покоящихся клетках не является следствием лимитирования энергетическими субстратами люциферазной реакции. На рисунке 1 представлены: динамика роста (1), удельная биолуминесцентная активность (2), и АТФ пул (3) при глубинном культивировании бактерий *P. phosphoreum*.

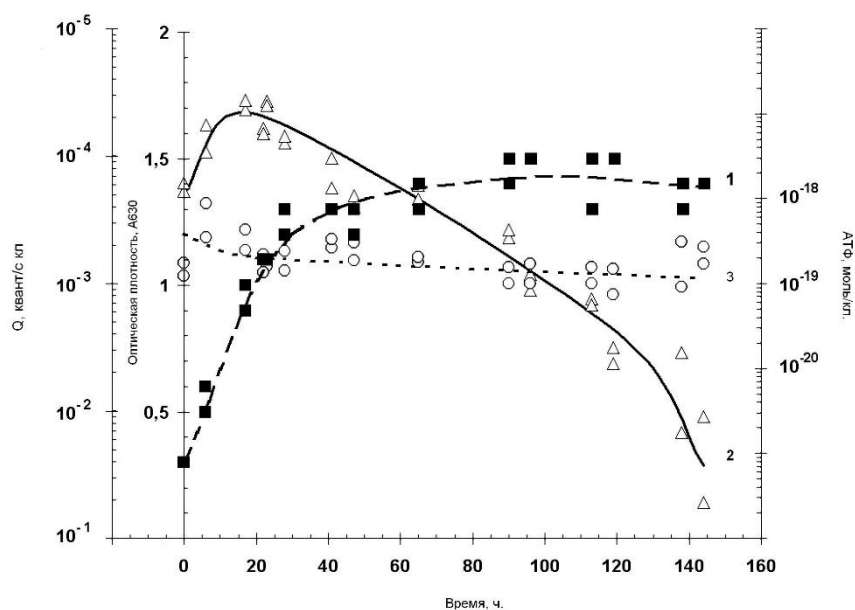


Рис. 1. Динамика роста (1), удельной биолуминесцентной активности (2), и АТФ пула (3) при глубинном культивировании бактерий *P. phosphoreum* из Белого моря на комплексной среде при 17 °C.

Совокупность результатов указывают на доминирующую роль температуры обитания в адаптации энергетических и физиологических характеристик светящихся бактерий, и хорошо согласуются с данными по глубинному распределению видов фотобактерий. Наиболее важным свойством фотобактерий Белого моря является повышенная, по сравнению с описанными штаммами, длительность и стабильность свечения глубинной культуры. Указанные бактерии эффективно использованы для создания различных тест-систем для токсикологии, охраны окружающей среды, медицины и фармакологии (Ismailov, Aleskerova, 2015).

Разработаны технологические операции по иммобилизации фотобактерий в криогеле поливинилового спирта (ПВС), процедуры хранения и применения препаратов в дискретном и непрерывном биомониторинге различных классов токсинов (Aleskerova et al., 2018; Ефременко и др., 2010).

На рис. 2 представлены гранулы с иммобилизованными в криогеле ПВС фотобактериями.

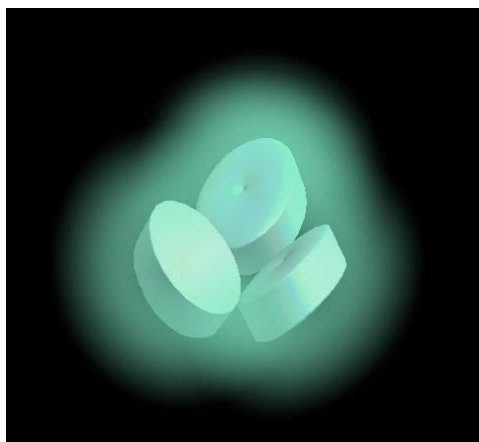


Рис.2. Гранулы с иммобилизованными в криогеле ПВС фотобактериями *P.phosphoreum* из Белого моря.

Оптимизированы физические и геометрические параметры биосенсора для дискретного и непрерывного биомониторинга экотоксикантов с минимальными ограничениями для диффузии токсинов. Установлено, что интенсивность и длительность эмиссии клеток в иммобилизованном состоянии комплексно контролируется: 1) длительностью и интенсивностью люминесцентного цикла выбранного штамма фотобактерий; 2) составом среды формирования геля; 3) технологией криогенной иммобилизации и реактивации; 4) физико-химическими условиями хранения и применения препаратов.

Список литературы

- Алескерова Л.Э., Аленина К.А., Ефременко Е.Н., Мажуль М.М., Пискункова Н.Ф., Исмаилов А.Д. АТФ-пул и биолюминесцентная активность у психрофильных бактерий *Photobacterium phosphoreum* // Микробиология. – 2014. –. 83 № 4 – С. 315-321
- Ефременко Е.Н, Сенько О.В. Куц В.В., Аленина К.А., Холстов А.В., Исмаилов А.Д. Люминесцентный биокатализатор для определения токсикантов, Патент N 2394910, 2010
- Aleskerova L.E., Alenina K.A., Efremenko E.N., Ismailov A.D. The factor stabilizing the bioluminescence of PVA-immobilized photobacteria. // *Microbiology*. – 2017.– Vol. 86 – No 2.–P.218-224.
- Ismailov, A.D., Aleskerova, L.E. Photobiosensors containing luminescent bacteria. // *Biochemistry (Moscow)*. – 2015.– Vol. 80 – No 6. – P.733-744.

Luminous bacteria from the White Sea

Aleskerova L., Alenina K., Efremenko E., Ismailov A.

Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty

Introduction

Luminous bacteria are widely distributed in the and world ocean in the plankton and symbiotic forms. It is established that the emission and physiological parameters of the isolated strains correlate with the conditions of the natural habitat. In ecological zones with relatively high seawater temperatures ($> 25^{\circ}\text{C}$), mesophilic species of *Vibrio harveyi*, *Vibrio fischeri*, *Photobacterium leiognathi* are predominantly identified, and psychrophilic strains of *Photobacterium phosphoreum* is dominant in the depths of the oceans at temperatures below 15°C . The bioluminescent activity is specific for different strains. Psychrophilic strains of *P. phosphoreum* differ in the most striking luminescence.

The White Sea, as a habitat for luminous bacteria, has been little studied.

For several years, we have isolated and studied the morphological, physiological, bioluminescent characteristics of psychrophilic strains of photobacteria (which corresponded to the species *P. phosphoreum*) – the symbionts of the internal organs of fish from the Kandalaksha Bay of the White Sea [1]. The main source of the isolation of strains is the bottom fish *Myoxocephalus scorpius*.

Results and discussion

As a result, the conducted studies revealed a number of specific properties and fundamental differences of the isolated strains from known strains of the same species in morphology, spectral characteristics of bioluminescence, growth and luminescence parameters. The emission spectrum of all isolated strains is characterized by a maximum at about 478 nm. The spectral pattern corresponds to *P. phosphoreum*-specific luminescence spectra with luciferase and so-called BFP emitters.

It has been established [2, 3] that biomass and luminescence change without signs of autoinduction in the logarithmic growth phase. The specific activity of the cells reaches 10^5 sq./ C. in optimized conditions, the duration of the glow over 100 hours. It is well known, that during the growth of photobacteria, the pH of the medium shifts to the acidic region, due to the formation of acidic products of metabolism. The rate of protonation of the medium reflects the intensity of dark metabolic processes. The pH shift is significantly different in different species and photobacteria strains, the highest acid production rate is characteristic of *V. harveyi*, the lowest in *P. phosphoreum* in standard (0,1M) buffer media. During the cultivation of isolated strains of *P. phosphoreum*, the change in pH of the medium does not exceed 0,3 units of pH and occurs in the logarithmic growth phase. From transitions to the stationary phase, the pH of the medium stabilizes. Information on salt, pH and temperature dependence of bioluminescence *in vivo* is not only important indicators of species and strain differences, but also reflects adaptive changes in the physiological state of a cell in specific environmental conditions.

The salt dependence of the luminescence of intact cells showed an adaptation to the low salinity of the medium. The emission manifests itself in the range of NaCl concentrations of 0,5–4%, with maximum values at 2,5%. At concentrations below 0,5% and above 4% salt, a sharp suppression of cell luminescence occurs. The pH dependence of the luminescence of intact cells has shown that the strain to be analyzed has pronounced alkaline tolerance. In a wide range of pH (7,0–9,0), bioluminescent activity is maintained at the maximum level. The optimum temperature of luminescence and growth for *V. harveyi* and *P. leiognathi* is $25\text{--}30^{\circ}\text{C}$, while psychrophilic strains of *P. phosphoreum* exhibit maximum luminescent activity at temperatures of $15\text{--}20^{\circ}\text{C}$. The temperature dependence of the luminescence of strains, isolated from the White Sea showed the maximum emission activity at 15°C . The results showed that keeping the cells at 30°C for 30 minutes causes irreversible loss of luminescence.

The bioluminescent activity and the ATP pool in growing culture, intact, and polyvinyl alcohol cryogel (PVA) immobilized cells of photobacteria (1.4) were investigated. The results of the work show that these bacteria throughout the luminescent cycle (more than 100 hours) the ATP pool remains almost at a constant level of cells ($1,0-2,0 \times 10^{-18}$ mol/cell). A quantitative assessment was made of the integral yield of photons and the ATP pool, based on which it was concluded that the luminescence decay in a growing culture or intact cells is not the result of limiting the luciferase reaction by energy substrates. Figure 1 shows: growth dynamics (1), specific bioluminescent activity (2), and ATP pool (3) with the liquid cultivation of bacteria *P. phosphoreum*.

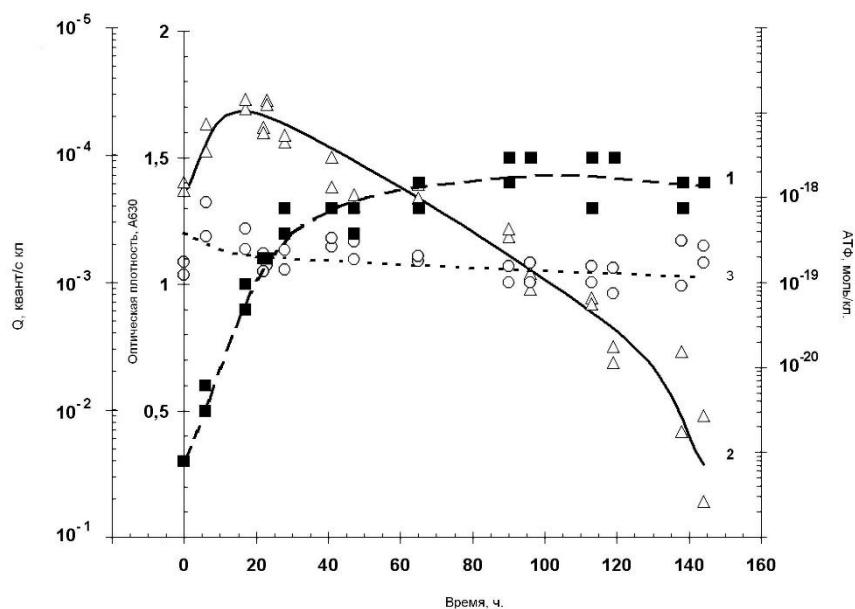


Fig. 1. Dynamics of growth (1), specific bioluminescent activity (2), and ATP pool (3) with the liquid cultivation of *P. phosphoreum* bacteria from the White Sea on a complex medium at 17°C.

The results indicate the dominant role of habitat temperature in the adaptation of the energy and physiological characteristics of luminous bacteria, and is in good agreement with the data on the depth distribution of the types of photobacteria. The most important property of the photobacteria of the White Sea is increased, compared with the described strains, the duration and stability of the light of the liquid culture. These bacteria have been effectively used to create various test systems for toxicology, environmental protection, medicine and pharmacology [1]. Technological operations for the immobilization of photobacteria in polyvinyl (alcohol) cryogel (PVA), procedures for the storage and use of drugs in discrete and continuous biomonitoring of various classes of toxins have been developed [1, 4].

In fig. 2 shows granules with photobacteria immobilized in a PVA cryogel.

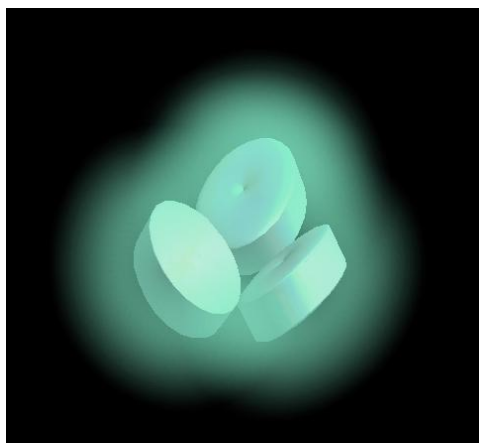


Fig.2. Granules using immobilized in PVA cryogel photobacteria *P. phosphoreum* from the White Sea.

The physical and geometrical parameters of the biosensor for discrete and continuous biomonitoring of ecotoxins with minimal restrictions for the diffusion of toxins have been optimized. It has been established that the intensity and duration of the emission of cells in the immobilized state are comprehensively controlled: 1) by the duration and intensity of the luminescent cycle of the selected strain of photobacteria; 2) the composition of the medium for the formation of the gel; 3) cryogenic immobilization and reactivation technology; 4) physical and chemical conditions of storage and procedures of bioassay.

References

1. Ismailov, A.D., Aleskerova, L.E. Photobiosensors containing luminescent bacteria. // *Biochemistry (Moscow)*. – 2015.– Vol. 80 – No 6. – P.733-744.
2. Aleskerova L., Alenina K., Efremenko E., Mazhul M., Piskunkova N., Ismailov A. ATP-pool and bioluminescent activity in psychrophilic bacteria *Photobacterium phosphoreum* // *Microbiology*. – 2014. – 83 № 4 – P. 315-321
3. Aleskerova, L.E., Alenina, K.A., Efremenko, E.N., & Ismailov, A.D. The factor stabilizing the bioluminescence of PVA-immobilized photobacteria. // *Microbiology*. – 2017.– Vol. 86 – No 2.– P. 218-224.
4. Efremenko E.N., Senko O.V., Kuts V.V., Alenina K.A., Kholstov A.V., Ismailov A.D. Luminescent biocatalyst for the determination of toxicants, Patent N 2394910, 2010.

Сезонная динамика первичной продукции пикофитопланктона в Кандалакшском заливе Белого моря

Белевич Т.А., Ильяш Л.В.

МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

Введение

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. 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 продукционных характеристик пикофитопланктона субарктического Белого моря, по абиотическим условиям сочетающего черты как арктических, так и умеренных морей (Berger et al., 2001), приобретают особую актуальность. К настоящему времени первичная продукция пикофитопланктона в Белом море оценена только в летний период (Ильяш, 1998), вклад пиководорослей в первичную продукцию в другие сезоны не известен.

В настоящей работе представлены данные о первичной продукции пикофитопланктона и вкладе пикоформ в суммарную продукцию фитопланктона в летний, осенний и зимний периоды в проливе Великая Салма Кандалакшского залива Белого моря.

Материалы и методы

Материалом для работы послужили результаты экспериментов, проведенные на базе Беломорской Биологической станции им. Н.А. Перцева МГУ им. М.В. Ломоносова в июле 2014 г, сентябре 2016 г. и феврале 2017 г. Пробы воды отбирали с поверхностного горизонта 5-ти литровым батометром Нискина. В ходе экспериментов были проведены измерения температуры и солености воды (YSI Professional Plus, США), а также продолжительности светового дня. Оценка численности, биомассы и видового состава нано- и микрофитопланктона, а также параметров обилия пикофитопланктона проведена с использованием описанных ранее методов (Ильяш и др., 2015).

Фотосинтетическую активность оценивали скляночным методом в радиоуглеродной модификации (Steeman Nielsen, 1952). Для оценки продукционных характеристик микрофитопланктона пробы воды объемом 200 мл разливали по продукционным склянкам (три светлые и две темные) и экспонировали с добавлением 200 мкл рабочего раствора $[\text{HC}^{14}\text{O}_3]^-$ 4 часа в поверхностном горизонте. По окончании экспозиции пробы осаждали на фильтры Millipore (USA) с диаметром пор 0,45 мкм. Оценку фотосинтетической активности пикофитопланктона проводили по аналогичной схеме, предварительно профильтровав подпробу объемом 1 л методом обратной фильтрации через ядерные фильтры (Объединенный институт ядерных исследований, г. Дубна) с диаметром пор 3 мкм для удаления нано- и микрофитопланктона. По окончании экспозиции пробы также осаждали на фильтры Millipore (USA) с диаметром пор 0,45 мкм. Радиоактивность биологического материала на фильтрах определяли на жидкостном сцинтилляционном счетчике Rackbeta в гомогенной системе с использованием метода внешней стандартизации. Концентрацию всех форм свободной углекислоты в воде определяли титрометрически (Строганов, Бузинова, 1980).

В экспериментах, проведенных в сентябре 2016 г. и феврале 2017 г., были отобраны пробы для определения общего содержания хлорофилла «а» ($XL_{\text{сум}}$) в фитопланктоне и в его пикофракции. Для определения общего содержания хлорофилла «а» 1-2 л воды осаждали на стекловолоконные фильтры GF/F при разряжении не более 0,3 атм. Для определения содержания хлорофилла «а» в пикофракции ($XL_{\text{пико}}$) фитопланктона пробу воды объемом 2-4 л предварительно профильтровывали методом обратной фильтрации через ядерные фильтры (Объединенный институт ядерных исследований, г. Дубна) с диаметром пор 3 мкм для удаления микрофитопланктона, а затем также осаждали на фильтры GF/F. Фильтры просушивали и хранили в жидком азоте для последующей обработки. Определение концентрации хлорофилла «а» проводили флуориметрическим методом (Holm-Hansen et al., 1965) с помощью флуориметра Trilogy Turner Designs.

Результаты и обсуждение.

Соленость воды поверхностного слоя Кандалакшского залива в июле и сентябре практически не менялась и варьировала от 24,4 до 25‰, в то время как в феврале этот показатель был существенно выше и составлял 28,2‰. В июле 2014 года температура воды поверхностного слоя составила 17°C, в сентябре – 8,9°C, в феврале – 1,1°C. Продолжительность светового дня в июле составила 18 часов, в сентябре – 12 часов, в феврале – 6 часов.

Биомасса фототрофного микро- и нанопланктона существенно варьировала по сезонам. Наибольшие значения отмечены в июле (табл. 1).

Таблица 1. Биомасса фототрофного микро- и нанопланктона (V , мкг С/л), биомасса пикофитопланктона ($V_{\text{пико}}$, мкг С/л) и его вклад в суммарную биомассу фототрофного планктона ($V_{\text{пико}}$, %), биомасса пикцианобактерий ($V_{\text{циан}}$, мкг С/л), биомасса пикозукариот ($V_{\text{зук}}$, мкг С/л) и вклад пикозукариот в общую биомассу пикофитопланктона ($V_{\text{зук}}$, %) в Кандалакшском заливе Белого моря

Дата	V	$V_{\text{пико}}$	$V_{\text{пико}}$, %	$V_{\text{циан}}$	$V_{\text{зук}}$	$V_{\text{зук}}$, %
Июль 2014	113,6	5,1	4	4,1	1,1	21
Сентябрь 2016	20,5	4,6	18	3,9	0,7	15
Февраль 2017	6,1	0,2	3	0,1	0,1	47

Максимальная биомасса пикопланктона выявлена летом, минимальная – в феврале. Вклад пикофитопланктона в суммарную биомассу фототрофного планктона был наибольшим в сентябре и наименьшим – в феврале.

Пикофитопланктон был представлен цианобактериями и эукариотическими водорослями. Во все сезоны во всех пробах по биомассе доминировали цианобактерии. Однако следует отметить, что в феврале доля пикозукариот была значительно выше, чем в другие сезоны и составляла 47% от общей биомассы пикопланктона (табл. 1).

Летом и осенью пикопланктон характеризовался более высокой продукцией по сравнению с зимой (табл. 2). Несмотря на это, наибольший вклад в суммарную продукцию пикопланктон дает зимой. И именно зимой у пикоформ отмечается наиболее высокая удельная активность. Как показали наши предыдущие исследования с использованием метагеномного подхода (Belevich et al., 2018) среди фотосинтезирующего пикопланктона пролива Великая Салма доминирует арктический *Micromonas* clade E2, который преобладает во многих районах Арктики и приспособлен к существованию в условиях низких освещенности и температуры (Lovejoy et al., 2007). Очевидно, что такие характеристики *Micromonas* обусловили высокие удельную фотосинтетическую активность, ассимиляционное число пикоформ и их высокий вклад в суммарную продукцию (табл. 2).

Таблица 2. Суммарная первичная продукция фитопланктона ($P_{\text{сум}}$, мкг С/л сут), первичная продукция пикофитопланктона ($P_{\text{пико}}$, мкг С/л сут), вклад пикоформ в суммарную продукцию ($P_{\text{пико}}$, %), суточная удельная суммарная фотосинтетическая активность ($P/V_{\text{сум}}$), суточная удельная фотосинтетическая активность пикофитопланктона ($P/V_{\text{пико}}$), суммарная концентрация хлорофилла «а» ($ХЛ_{\text{сум}}$, мкг/л), концентрация хлорофилла «а» пикофитопланктона ($ХЛ_{\text{пико}}$, мкг/л) и его вклад в суммарный хлорофилл «а» ($ХЛ_{\text{пико}}$, %), ассимиляционное число фитопланктона ($АЧ_{\text{общ}}$, мг С/(мг хл · ч)) и ассимиляционное число пикофитопланктона ($АЧ_{\text{пико}}$, мг С/(мг хл · ч)) в Кандалакшском заливе Белого моря.

Дата	$P_{\text{сум}}$	$P_{\text{пико}}$	$P_{\text{пико}}$, %	$P/V_{\text{сум}}$	$P/V_{\text{пико}}$	$ХЛ_{\text{сум}}$	$ХЛ_{\text{пико}}$	$ХЛ_{\text{пико}}$, %	$АЧ_{\text{общ}}$	$АЧ_{\text{пико}}$
Июль 2014	15,3	1,6	11	0,13	0,32	-	-	-	-	-
Сентябрь 2016	17,0	2,1	13	0,70	0,50	0,623	0,131	21	2,4	1,4
Февраль 2017	0,4	0,2	50	0,07	1,0	0,022	0,003	14	2,7	12,4

Примечание: – измерения не проводились.

За счет первичной продукции пикоформ в зимний период представители микрозоопланктона могут вести вполне «сытое» существование, что подтверждается выявленным нами высоким таксономическим богатством и численностью мелких гетеротрофов в этот период (Belevich et al., 2015). В летний сезон в более благоприятных условиях обилие и, соответственно, продукция пикоформ, возрастают. Но в целом, лидирующие позиции в создании первичной продукции уже занимают более крупные водоросли – нано- и микроформы. Однако в периоды истощения биогенных элементов в поверхностном слое, которые неизбежно наступают вследствие развития фитопланктона при выраженной стратификации водного столба, опять «выручают» пикоформы. Их вклад в первичную продукцию может достигать 90% (Ильяш, 1998).

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 16-05-00502).

Список литературы

- Ильяш Л.В. Пикофитопланктон Кандалакшского залива Белого моря // Вестник Московск. ун-та. Сер. 16. Биология. – 1998. – № 2. – С. 49-52.
- Ильяш Л.В., Белевич Т.А., Ступникова А.Н., Дриц А.В., Флинт М.В. Влияние локальных гидрофизических условия на пространственную изменчивость фитопланктона Белого моря // Океанология. – 2015. – №2. – С. 1-12.
- Строганов Н.С., Бузинова Н.С. Практическое руководство по гидрохимии. М.: Изд-во МГУ. – 1980.
- Agawin N.S.R., Duarte C.M., Agusti S. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. // Limnol. Oceanogr. – 2000. – Vol. 45. – P. 1891-1899.
- Belevich T. A., Ilyash L. V., Milyutina I. A., Logacheva M. D., Goryunov D. V., Troitsky A. V. Metagenomic Analyses of White Sea Picoalgae: First Data // Biochemistry. – 2015. – Vol. 80. No. 11. – P. 1514-1521.
- Belevich T. A., Ilyash L. V., Milyutina I. A., Logacheva M. D., Troitsky A. V. Photosynthetic Picoeukaryotes in the Land-Fast Ice of the White Sea, Russia // Microbial Ecology. – 2018. – Vol. 75. No. 3. – P. 558-572.
- Berger V., Dahle S., Galaktionov K., Kosobokova X., Naumov A., Ratkova T. Savinov V. White Sea: ecology and environment. Derzavents, St Peterburg/Tromso, Norway. – 2001.

- Holm-Hansen O., Lorenzen C.J., Holmes R.W., Strickland J.D.H.* Fluorometric determination of chlorophyll // J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. – 1965. – 30. – P. 3-15.
- 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. – P. 1-996.
- Li W.K.W., McLaughlin F.A., Lovejoy C., Carmack E.C.* Smallest algae thrive as the Arctic Ocean freshens. // Science. – 2009. – V. 326. – P. 539.
- Lovejoy C., Vincent W.F., Bonilla S., Roy S., Martineau M.J., Terrado R., Potvin M., Massana R., Pedros-Alio C.* Distribution, phylogeny, and growth of cold-adapted picoprasinophytes in arctic seas // J. Phycol. – 2007. – Vol. 43. N 1. – P. 78-89.
- Massana R.* Eukaryotic picoplankton in surface oceans. // Annu. Rev. Microbiol. – 2011. – Vol 65. – P. 91-110.
- Steeman Nielsen E.* The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea // J. Cons. per. int. l'exploration de la mer. – 1952. – 18. – P. 117-140.

The seasonal dynamic of picophytoplankton primary production in the Kandalaksha Bay, the White Sea.

Belevich T., Ilyash L.

Lomonosov Moscow State University, Biological Faculty

Introduction

Picophytoplankton is composed of single-celled cyanobacteria and eukaryotic algae with cell size below 3 μm (Massana, 2011). These tiny photoautotrophs may contribute a major part of phytoplankton total biomass and production, especially in oligotrophic regions or in mesotrophic waters during the periods of low abundance of nano- and microphytoplankton. According to Agawin et al. (2000), the contribution of picoalgae to the phytoplankton total biomass and primary production in the World Ocean is 8 and 39%, respectively. Under the observed climate trend in the Arctic (IPPC, 2007), the role of picophytoplankton in primary production and its contribution to the total phytoplankton biomass will increase (Li et al., 2009). Thereby, the study of picoplankton primary production in the subarctic White Sea – a marginal subpolar shelf region basin, combining features of temperate and Arctic seas (Berger et al., 2001), is particularly relevant. By now the picophytoplankton primary production in the White Sea was studied only in summer (Ilyash, 1998), the picophytoplankton contribution to the total primary production in other seasons is unknown.

This study focuses on the picophytoplankton primary production and its contribution to the total phytoplankton primary production in summer, autumn and winter in the Velikaya Salma Strait of the Kandalaksha Bay, the White Sea.

Materials and Methods

The study was conducted in July 2014, September 2016 and February 2017 on the base of the White Sea Biological Station of Moscow State University. Water samples were collected from the surface by 5L Niskin bottle. During experiments the temperature, salinity (YSI Professional Plus, USA) and duration of light day were measured. The nano- and microphytoplankton abundance, biomass and species composition, picophytoplankton abundance and biomass were assessed according Ilyash et al. (2015).

The primary production was estimated using a radiocarbon modification of the light and dark bottle method (Steemann Nielsen 1952) *in situ* experiments. For the total phytoplankton primary production water samples were taken in acid-cleaned 200-mL bottles (three light and two dark) and, after addition of sodium bicarbonate [HC^{14}O_3] were exposed for four hours in the surface layer. After exposure, the samples were filtered onto 0.45- μm membrane Millipore (USA). The picophytoplankton primary production was estimated by the same protocol but the water samples were preliminarily filtered through the inverse filtering chamber with a 3 μm nuclear membrane filter (Joint Institute for Nuclear Research, Dubna, Russia) to remove nano- and microplankton. After exposure, the samples also were filtered onto 0.45- μm membrane Millipore (USA). The radioactivity of the samples was determined using a liquid scintillation counter Rackbeta (LKB, Sweden). The concentration of various forms of dissolved inorganic carbon in the water was measured titrometrically (Stroganov, Buzinova, 1980).

In September 2016 and February 2017, the water samples for total chlorophyll “a” (Chl_{tot}) and picophytoplankton chlorophyll “a” (Chl_{pic}) were collected. For Chl_{tot} seawater samples (1–2 L) were filtered onto Whatman GF/F glass fiber filters under low vacuum (~ 0.3 atm). For Chl_{pic} seawater samples (2–4 L) were preliminarily filtered through the inverse filtering chamber with a 3 μm nuclear membrane filter (Joint Institute for Nuclear Research, Dubna, Russia) to remove nano- and microplankton and then also filtered onto Whatman GF/F glass fiber filters. Filters were dried and stored in liquid nitrogen for

further processing. Chlorophyll “a” concentrations were measured fluorometrically (Holm-Hansen et al. 1965) using a fluorometer Trilogy Turner Designs.

Results and discussion

The salinity of the surface water layer of the Kandalaksha Bay in July and September varied insignificantly from 24.4 to 25‰. In February the salinity was higher – 28.2‰. In July the surface water temperature was 17°C, in September – 8.9°C, in February – 1.1°C. Duration of light day in July was 18 hours, in September – 12 hours, in February – 6 hours.

The biomass of phototrophic nano- and microphytoplankton varied significantly by the seasons. The highest biomass was registered in July (Table 1).

Table 1. The biomass of phototrophic nano- and microphytoplankton (B , $\mu\text{g C/l}$), picophytoplankton biomass (B_{pico} , $\mu\text{g C/l}$) and its contribution to the total biomass of phototrophic plankton (B_{pico} , %), the biomass of picocyanobacteria (B_{cyan} , $\mu\text{g C/l}$), the biomass of picoeukaryote (B_{euk} , $\mu\text{g C/l}$) and its contribution to the total picophytoplankton biomass (B_{euk} , %) in the Kandalaksha Bay, the White Sea.

Date	B	B_{pico}	B_{pico} , %	B_{cyan}	B_{euk}	B_{euk} , %
July 2014	113.6	5.1	4	4.1	1.1	21
September 2016	20.5	4.6	18	3.9	0.7	15
February 2017	6.1	0.2	3	0.1	0.1	47

The maximum picoplankton biomass was detected in the summer, the minimum – in February. The contribution of picophytoplankton to the total photoautotrophic plankton biomass was the highest in September and the lowest in February.

Picophytoplankton was composed of single-celled cyanobacteria and eukaryotic algae. Cyanobacteria dominated in all seasons at all samples. However, it should be noted that in February the contribution of picoeukaryotes was significantly higher than in other seasons and reached 47% of the total picoplankton biomass (Table 1).

In summer, the picophytoplankton primary production was higher than in winter. In the same time, the greatest contribution of picoplankton to total primary production was revealed in winter. The picophytoplankton specific activity was higher exactly in the winter.

Metagenomic approach show that Arctic *Micromonas* clade E2 dominated among the photosynthetic picoplankton of the Velikaya Salma Strait (Belevich et al., 2018). This phylotype of *Micromonas* predominates in many regions of the Arctic and is adapted to low light and temperature conditions (Lovejoy et al., 2007). Obviously, such characteristics of *Micromonas* caused high level of specific photosynthetic activity, phytoplankton efficiency of picoforms and their high contribution to total primary production (Table 2).

The picophytoplankton primary production provides good nutrition conditions for microzooplankton in winter. This is confirmed by the high taxonomic diversity and abundance of small heterotrophic protists revealed in winter (Belevich et al., 2015). In more favorable summer conditions, the abundance and production of picoforms are increasing. However, in general, nano- and microplankton dominate in summer primary production. At the same time, in periods of depletion of nutrients in the surface layer, which inevitably occurs because of the phytoplankton growth in stratification conditions of the water column, picoalgae again can play the major role. Its contribution to the total primary production can reach 90% (Ilyash, 1998).

Table 2. The total phytoplankton primary production (P_{total} , $\mu\text{g C/l day}$), picophytoplankton primary production (P_{pico} , $\mu\text{g C/l day}$), the contribution of picophytoplankton primary production to the total phytoplankton production (P_{pico} , %), the daily specific total photosynthetic activity (P/B_{total}), the daily specific picophytoplankton photosynthetic activity (P/B_{pico}), total chlorophyll “a” concentration (Chl_{tot} , $\mu\text{g/l}$), picophytoplankton chlorophyll “a” concentration (Chl_{pico} , $\mu\text{g/l}$) and its contribution to the total chlorophyll “a” (Chl_{pico} , %), phytoplankton efficiency (PE_{total} , $\mu\text{g C}/(\mu\text{g Chl a h})$), picophytoplankton efficiency (PE_{pico} , $\mu\text{g C}/(\mu\text{g Chl a h})$).

Date	P_{total}	P_{pico}	P_{pico} , %	P/B_{total}	P/B_{pico}	Chl_{total}	Chl_{pico}	Chl_{pico} , %	PE_{total}	PE_{pico}
July 2014	15.3	1.6	11	0.13	0.32	-	-	-	-	-
September 2016	17.0	2.1	13	0.70	0.50	0.623	0.131	21	2.4	1.4
February 2017	0.4	0.2	50	0.07	1.0	0.022	0.003	14	2.7	12.4

- not detected.

This study was supported by the Russian Foundation for Basic Research (grant no. 16-05-00502).

References

- Agawin N.S.R., Duarte C.M., Agustí S. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. // *Limnol. Oceanogr.* – 2000. – Vol. 45. – P. 1891-1899.
- Belevich T. A., Ilyash L. V., Milyutina I. A., Logacheva M. D., Goryunov D. V., Troitsky A. V. Metagenomic Analyses of White Sea Picoalgae: First Data // *Biochemistry.* – 2015. – Vol. 80. No. 11. – P. 1514-1521.
- Belevich T. A., Ilyash L. V., Milyutina I. A., Logacheva M. D., Troitsky A. V. Photosynthetic Picoeukaryotes in the Land-Fast Ice of the White Sea, Russia // *Microbial Ecology.* – 2018. – Vol. 75. No. 3. – P. 558-572.
- Berger V., Dahle S., Galaktionov K., Kosobokova X., Naumov A., Ratkova T. Savinov V. White Sea: ecology and environment. Derzavents, St Peterburg/Tromso, Norway. – 2001.
- Holm-Hansen O., Lorenzen C.J., Holmes R.W., Strickland J.D.H. Fluorometric determination of chlorophyll // *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* – 1965. – 30. – P. 3-15.
- Ilyash L.V. Picophytoplankton of the Kandalaksha Bay of the White Sea // *Vestnik Mos. University. Biology.* – 1998. – № 2. – P. 49-52. (in Russian)
- Ilyash L.V., Belevich T.A., Stupnikova A.N., Drita A.V., Flint M.V. Effects of Local Hydrophysical Conditions on the Spatial Variability of Phytoplankton in the White Sea // *Oceanology.* – 2015. – Vol. 55. №2. – P. 1–12.
- 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. – P. 1-996.
- Li W.K.W., McLaughlin F.A., Lovejoy C., Carmack E.C. Smallest algae thrive as the Arctic Ocean freshens. // *Science.* – 2009. – V. 326. – P. 539.
- Lovejoy C., Vincent W.F., Bonilla S., Roy S., Martineau M.J., Terrado R., Potvin M., Massana R., Pedros-Alio C. Distribution, phylogeny, and growth of cold-adapted picoprasinophytes in arctic seas // *J. Phycol.* – 2007. – Vol. 43. N 1. – P. 78-89.
- Massana R. Eukaryotic picoplankton in surface oceans. // *Annu. Rev. Microbiol.* – 2011. – Vol 65. – P. 91-110.
- Steeman Nielsen E. The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea // *J. Cons. per. int. l'exporation de la mer.* – 1952. – 18. – P. 117–140.
- Stroganov N.S., Buzinova N.S. Practical guide to hydrochemistry. M. – 1980. 196 pp.

Оценка биологической безопасности штаммов бактерий-потенциальных пробиотиков дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus*

Богатыренко Е.А.¹, Ким А.В.^{1,3},
Дункай Т.И.¹, Юнусова И.О.¹, Бузолева Л.С.^{1,2}

¹Дальневосточный федеральный университет, Владивосток

²НИИ эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова, Владивосток

³ Научно-образовательный комплекс «Приморский океанариум» – филиал ННЦМБ ДВО РАН, Владивосток

Введение

Дальневосточный трепанг *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867) является одним из наиболее коммерчески значимых представителей типа Иглокожие. Трудности культивирования трепанга связаны со сложностью получения и выращивания личинок до стадии оседания в искусственных условиях. В подобных условиях нередко приходится сталкиваться с проблемой высокой смертности голотурий на ранних стадиях развития животных. Личиночная стадия дальневосточного трепанга является наиболее уязвимой к действию неблагоприятных факторов среды и различных инфекционных агентов. В настоящее время для предотвращения вспышек инфекционных заболеваний вместо антибиотиков могут применяться препараты на основе микроорганизмов – представителей нормальной микрофлоры хозяина, так называемых пробиотиков. Пробиотики способны активно действовать на патогенные микроорганизмы, корректировать механизмы иммунной защиты макроорганизма и смягчить влияние неблагоприятных факторов.

На примере различных объектов (рыб, моллюсков, ракообразных) показано, что использование вместо антибиотиков биологически активных микроорганизмов приводит к повышению выживаемости гидробионтов на 20-62% и к увеличению скорости их роста на 8-115,3% (Cruz et al., 2012). Положительный эффект достигается за счет способности пробиотических штаммов ингибировать рост потенциально опасных бактерий и грибов; активировать иммунно-компетентные клетки и стимулировать рост представителей индигенной флоры животных в результате продукции витаминов и других ростостимулирующих факторов; обеспечивать макроорганизм ферментами, позволяющими улучшать пищеварение животных (Verschuere et al., 2000).

Что касается трепанга *A. japonicus*, то на сегодняшний день имеются лишь единичные работы, посвященные поиску бактерий, оказывающих положительный эффект на его культивирование (Chi et al., 2014; Zhao et al., 2016). В этих работах выбор биологически активных микроорганизмов проводится в основном среди микрофлоры трепангов из аквакультурных ферм, что, на наш взгляд, является не совсем корректным подходом. Мы предполагаем, что симбионтная микрофлора голотурий из дикой природы по своему составу и свойствам будет отличаться от микрофлоры гидробионтов, живущих в искусственных условиях. Таким образом, использование при воспроизводстве трепанга биологически активных представителей его нормальной микрофлоры наиболее полно соответствует идее об экологизации процесса искусственного выращивания промысловых видов гидробионтов.

В ходе наших предыдущих исследований из пищеварительной системы дальневосточного трепанга из естественной среды обитания была получена коллекция культивируемых гетеротрофных бактерий (Богатыренко, Бузолева, 2016). На основе результатов исследований по ферментативной и антимикробной активности бактерий было выбрано 11 штаммов потенциальных пробиотиков. Перед проведением экспериментов на молоди трепанга было необходимо убедиться в отсутствии факторов патогенности у выбранных микроорганизмов. В связи с этим, целью

работы стала оценка биологической безопасности выбранных микроорганизмов на основе изучения их гиалуронидазной, плазмокоагулазной, лецитиназной и гемолитической активности.

Материалы и методы

Определение гемолитической активности. На чашки Петри с кровяным агаром осуществляли посев 18-часовой культуры. Чашки инкубировали при температуре 36 ± 1 градусов в течение 24-48 часов. После чего проводили учет результатов. При положительной реакции отмечали появление зеленовато – коричневого ореола вокруг колоний или образование прозрачной зоны гемолиза (Лабинская, 2005).

Определение плазмокоагулазной активности. В стерильный планшет разливали по 0,3 мл цитратной плазмы, разведенной фосфатно-солевым раствором в стандартном соотношении 1:5, и 2 млрд взвеси микроорганизмов. Учитывали хлопьеобразование в лунках через 5 минут (Лабинская, 2005).

Определение гиалуронидазной активности. В лунки сухого стерильного планшета разливали по 0,3 мл гиалуроновой кислоты в рабочем титре (оттитрованный субстрат гиалуроновой кислоты, экстрагированной вводно-температурным путем из пупочных канатиков новорожденных), добавляли по 0,05 мл 2 млрд взвеси бактерий. Планшет накрывали крышкой, затем помещали в термостат (36 ± 1 °C) на 15 минут, а затем в холодильник на 5 минут. Далее закапывали в лунки по 5 капель 15% уксусной кислоты и учитывали результаты. Положительная реакция при наличии коагулированного сгустка (Лабинская, 2005).

Определение лецитиназной активности. Определение проводили на среде Чистовича (желточно-солевой агар), содержащей яичный желток, который является источником лецитина. На чашки со средой, штрихом вносили суточную культуру. Инкубировали при 37 °C 24-48 часов. После фиксировали результат. При положительной реакции вокруг ферментирующих лецитин колоний наблюдали зону опалесценции (Лабинская, 2005).

Результаты и обсуждение

В ходе наших предыдущих исследований из пищеварительной системы дальневосточного трепанга из естественной среды обитания было выделено и идентифицировано 134 штаммов культивируемых гетеротрофных бактерий. Исходя из того, что одним из возможных механизмов положительного действия микроорганизмов-пробиотиков является синтез пищеварительных ферментов, улучшающих процесс переваривания пищи хозяина, нами также была изучена способность полученной коллекции синтезировать такие ферменты, как: амилазу, протеазу, липазу, хитиназу, хондроитинсульфатазу и альгинатлиазу (Богатыренко, Бузолева, 2016). Поскольку способность ингибировать рост патогенной микрофлоры также является одним из положительных эффектов пробиотиков, то следующим этапом наших исследований стали работы по изучению антагонистических свойств симбионтной микрофлоры. Все исследуемые штаммы бактерий были протестированы на способность ингибировать рост таких патогенных и условно-патогенных микроорганизмов, как: *Vibrio splendidus*, *V. alginolyticus*, *V. parahaemolyticus*, *Escherichia coli*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Yersinia pseudotuberculosis*, *Staphylococcus aureus*.

На основе данных по ферментативной и антимикробной активности из исследуемой коллекции было выбрано 11 штаммов бактерий, продемонстрировавших наилучшие результаты. Для проверки биологической безопасности выбранных микроорганизмов была проведена работа по выявлению у них факторов патогенности классическими методами. Проведенные исследования не выявили ни у одного из 11 штаммов гиалуронидазной, плазмокоагулазной, лецитиназной и гемолитической активности, что указывает на отсутствие у микроорганизмов соответствующих факторов инвазии и агрессии.

К факторам патогенности, помимо изученных, также, например, относят высокую адгезивность и синтез протеаз, однако, эти же факторы могут быть свойственны и индигенной мик-

рофлоре. В связи с этим, целесообразнее всего выявлять наиболее агрессивные факторы с явным негативным эффектом. Штаммы бактерий, обладающие хотя бы одним из изучаемых факторов патогенности, не могут быть использованы в дальнейших экспериментах. В ходе наших исследований установлено, что все выбранные потенциальные пробиотики могут быть протестированы на молоди трепанга в качестве пищевой добавки для оценки их влияния на выживаемость и скорость роста гидробионта.

Заключение

Микроорганизмы-пробиотики довольно часто используются в мировой практике при искусственном выращивании многих видов рыб, моллюсков, ракообразных, что связано с высокой эффективностью подобных биопрепаратов в снижении смертности гидробионтов и с возможностью отказа от использования антибиотиков. Поиск биологически активных штаммов с пробиотическими свойствами ведется и для дальневосточного трепанга *A. japonicus*. Однако, несмотря на коммерческую и биологическую значимость этого вида голотурии, а также на наличие в России нескольких десятков акваферм по воспроизводству трепанга, отечественных работ по поиску пробиотиков для трепанга нет. На основе наших предыдущих исследований из коллекции микроорганизмов-симбионтов пищеварительной системы дальневосточного трепанга было выбрано 11 штаммов бактерий-потенциальных пробиотиков. Все отобранные бактериальные штаммы характеризовались высоким уровнем ферментативной активности и продемонстрировали способность ингибировать рост некоторых условно-патогенных бактерий в лабораторных условиях. Для определения их биологической безопасности была изучена их способность к гемолизу и синтезу гиалуронидазы, лецитиназы и плазмокоагулазы. Ни у одного из исследуемых штаммов не было выявлено факторов патогенности, что позволило их рекомендовать для дальнейших *in vivo* экспериментов с трепангами в условиях аквакультуры.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-34-00693.

Список литературы

- Богатыренко Е.А., Бузолева Л.С. Характеристика бактериального сообщества кишечника дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus* // Микробиология. – 2016. – Т. 85. – № 1. С. 92-99.
- Лабинская А.С. Частная медицинская микробиология с техникой микробиологических исследований. – М.: Медицина, 2005. – 598 с.
- Chi C., Liu J.Y., Fei S.Z., Zhang C., Chang Y.Q., Liu X.L., Wang G.X. Effect of intestinal autochthonous probiotics isolated from the gut of sea cucumber (*Apostichopus japonicus*) on immune response and growth of *A. japonicas* // Fish Shellfish Immunol. – 2014. – Vol. 38, No 2. – P. 367-373.
- Cruz M.P., Ibáñez A.L., Hermosillo M.O.A, Saad R.H.C Use of probiotics in aquaculture // ISRN Microbiol. – 2012. e 916845. doi: 10.5402/2012/916845.
- Verschuere L., Rombaut G., Sorgeloos P., Verstraete W. Probiotic Bacteria as biological control agents in aquaculture // Microbiology and molecular biology reviews. – 2000. – Vol. 64, No 4. – P. 655-671.
- Zhao Y., Yuan L., Wan J., Sun Z., Wang Y., Sun H. Effects of potential probiotic *Bacillus cereus* EN25 on growth, immunity and disease resistance of juvenile sea cucumber *Apostichopus japonicus* // Fish Shellfish Immunol. – 2016, No 49. – P. 237-242.

Что мы знаем о грибах арктических морей

Бубнова Е.Н., Грум-Гржимайло О.А.

МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова

Исследования грибов в арктических морях начались в конце XIX века. К настоящему времени на эту тему было опубликовано чуть более 30 статей. И к 2017 году из арктических морей было известно только 100 видов грибов. Были исследованы такие субстраты, как донные осадки, вода, древесина и растительные остатки. Наибольшее количество работ было проведено в Баренцевом и Белом морях. Наиболее изученными районами являются Шпиберген в Баренцевом и Кандалакшском заливе в Белом море. В других арктических морях исследования являются либо единичными (Карское, Чукотское моря), либо не проводились. Пока мы всё ещё очень мало знаем о микобиоте арктических морей, но исследования морских грибов в Арктике активно развиваются в последние 15-20 лет.

Грибы литоральных грунтов острова Шокальского в Карском море

Бубнова Е.Н.¹, Грум-Гржимайло О.А.¹, Максимова И.А.², Никитин Д.А.²

¹*МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова*

²*МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет*

В сообщении приводятся результаты первого исследования микобиоты грунтов литорали арктического острова Шокальского. Исследовали разнообразие грибов (морфолого-культуральными и молекулярно-генетическими методами), а также состав и структуру грибной биомассы (прямыми микроскопическими методами). Из всех 23 образцов было выделено 119 колоний мицелиальных грибов и 8 колоний дрожжей (от 1 до 26 колоний на один грамм сухой массы отдельного образца), что довольно мало. Но разнообразие грибов высоко: 7 морфотипов дрожжей, 13 видов мицелиальных грибов (все – анаморфы аскомицетов), 76 неидентифицированных морфотипов мицелиальных грибов (в основном неспороносящих). Такая высокая доля стерильных культур отмечена впервые при исследованиях морских грунтов. Молекулярные исследования этих культур показали, что к базидиомицетам относятся только 10 стерильных изолятов. Все остальные культуры относятся к Аскомицетам. В целом, в видовом разнообразии микобиоты преобладают представители отдела Ascomycota, в особенности – класса Leotiomycetes. Биомасса грибов мала (в среднем 0,196 мг / г сухого грунта), и представлена в основном спорами (в среднем 86%). Доля живой биомассы в среднем составила 47%.

Биотехнологический потенциал штамма *Thiocapsa roseopersicina* BBS

Гавирова Л.А., Шестаков А.И.

МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

Данный штамм пурпурной серной бактерии *Thiocapsa roseopersicina* BBS был выделен из эстуария Белого моря в окрестностях Беломорской биологической станции им. Н.А.Перцова сотрудником кафедры микробиологии биологического факультета МГУ Богоровым Л.В. На сегодняшний день *Th. roseopersicina* штамм BBS является одним из наиболее хорошо изученных представителей *Chromatiaceae*. Были подробно изучены его гены и ферменты, участвующие в метаболизме углерода, серы, водорода, биосинтезе фотосинтетических пигментов. С точки зрения биотехнологии данный штамм интересен одним из ферментов метаболизма водорода – гидрогеназой. В настоящее время гидрогеназы нашли широкое биотехнологическое применение. Фермент, полученный из данного штамма, активен в широком температурном диапазоне, способен к катализу в присутствии O₂, хорошо иммобилизуется. Он может быть использован для электрокатализа, как перспективный аналог платины, особенно в сфере разработки биологических топливных элементов и биосенсоров. В нашей работе мы использовали иммобилизованный фермент как чувствительный элемент биосенсора на водород, протестировав два режима работы – амперометрический и потенциометрический.

Новые данные о динофитовых водорослях моря Лаптевых

Георгиев А.А.¹, Георгиева М.Л.^{1,2}

¹МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

²ФГБНУ «НИИНА», Москва

Динофитовые водоросли (Dinophyta, Dinozoa) представляют собой широко распространенную группу одноклеточных организмов, крайне разнообразных по строению клетки, с широким спектром типов питания. Среди них есть фототрофы, гетеротрофы и миксотрофы. По-видимому, автотрофии в строгом смысле среди динофлагеллят практически не бывает, зато чрезвычайно широко распространена миксотрофия. В настоящее время насчитывается около 2000 – 2500 видов современных и 2500 ископаемых видов динофлагеллят (Окологдов, 2011).

Наряду с диатомовыми водорослями динофитовые составляют основную часть морского фитопланктона и играют ведущую роль в создании первичной продукции. Наибольшее разнообразие и обилие динофлагеллят наблюдается в неритической зоне океанов, где за счёт смылов с берегов содержится больше органики, однако они обитают и в пелагиали. Большинство динофлагеллят – космополиты. Они встречаются в северных, умеренных и южных широтах, хотя наиболее обильны в тёплых водах, где их численность высока в течение всего года. В умеренных областях наибольшая численность динофлагеллят достигается поздней весной и летом, т.е. в середине и конце вегетационного периода, когда истощаются запасы силикатов, крайне важных для метаболизма диатомовых, и динофлагелляты получают преимущество, за счёт способности к вертикальным миграциям и гетеротрофии.

В арктических морях России наряду с диатомеями динофитовые водоросли также являются основным компонентом фитопланктона. Море Лаптевых относится к окраинным морям Северного Ледовитого океана. Оно занимает центральное положение в системе Сибирских морей и испытывает огромное влияние пресноводного речного стока, прежде всего крупнейшей сибирской реки Лены (Атлас Арктики, 1985). Первый систематический материал по изучению биоты моря Лаптевых, в частности, планктонных водорослей, был отобран в ходе экспедиций на шхуне «Полярная Звезда», организованных Российской академией наук в 1926 и 1927 гг. Результаты этих исследований изложены И.А. Киселевым (Киселев, 1932). Интенсификация исследований в море Лаптевых продолжилась в девяностые годы двадцатого столетия в рамках различных международных программ, в частности, совместного российско-германского проекта «Система моря Лаптевых». Было проведено изучение ледового режима, гидрологии, климата, геохимии и геологии, речного стока и т.п. (Дружкова, Макаревич, 2013). Однако, несмотря на масштабность прилагаемых усилий, в изучении моря Лаптевых остается много белых пятен. Материал по исследованиям фитопланктона очень разрозненный, отобран в разные сезоны года, станции разбросаны по всей акватории, с преимуществом в опресненных частях, в дельте Лены. А в последние годы исследования фитопланктона зачастую ограничиваются учетом концентрации хлорофилла а, первичной продукции и органического углерода, иногда с выявлением доминирующих таксонов и расчетом суммарной численности и биомассы. Списки встреченных видов и их анализ – большая редкость. Особенно ценны в этом отношении работы К. Тюшлинга (Tuschling, 2000; Tuschling et al, 2000), посвященные изучению сезонной динамики микрофитопланктона в юго-восточном секторе моря Лаптевых и Ю.Б. Окологдова (Okolodkov, 1998), посвященные анализу динофитовых водорослей в арктических морях. Число отмеченных таксонов фитопланктона значительно варьирует в разных работах: обобщив имеющиеся данные разных исследователей Ю.Б. Окологдов (Okolodkov, 1998) приводит 41 таксон динофитовых водорослей; Е.И. Дружкова и П.Р. Макаревич (2013), анализируя исследования фитопланктона этого моря, отмечают, что на акватории зарегистрировано 94 вида планктонных и ледовых водорослей, из которых 59 – диа-

томовые, 24 – динофитовые, большинство идентифицированных таксонов описываются как неретические, имеющие аркто-бореальную область распространения; исследования И.Н. Сухановой и соавторов (Суханова и др., 2017) выявили 136 видов пресноводных и морских водорослей, из которых 60 видов диатомей и 36 динофит, отмечено, что в южной части моря на долготе Лены преобладают пресноводные виды, в северной части, от 77°30' с.ш. комплекс фитопланктона состоит из морских видов, широко распространенных в Арктических морях.

Однако в связи с отсутствием полноценных опубликованных видовых списков фитопланктона моря Лаптевых можно только приблизительно оценить изменение видового разнообразия за период исследований. Даже эти немногочисленные данные говорят о значительных колебаниях состава, численности и биомассы фитопланктона. Каждое новое исследование расширяет список найденных таксонов, что указывает на слабую изученность видового разнообразия фитопланктона моря Лаптевых. Подробные исследования остаются актуальными и востребованы для адекватного представления о распространении видов водорослей, для дальнейших экологических исследований, для изучения динамики сообществ и их ответа на происходящие экологические изменения.

Материалы и методы

Исследовано 60 проб фитопланктона, отобранных в августе 2017 г. в северо-западной части континентального шельфа моря Лаптевых на расстоянии 20 км и более от берега п-ова Таймыр. Пробы отбирались на 20 станциях батометром Нискина объемом 10 л с трех горизонтов – поверхностного, слоя скачка гидрофизических параметров и придонного. Для концентрирования фитопланктона использовалась камера обратной фильтрации, пробы зафиксированы раствором Люголя. Камеральная обработка проведена в соответствии с методиками, принятыми в морской гидробиологии (Современные методы..., 1983; Радченко и др., 2010), с использованием светового (LeicaDM2500, СМ) и сканирующего электронного (JEOL, СЭМ) микроскопов. Названия таксонов даны с учётом современных номенклатурных ревизий согласно Algae-Base (Guiry, Guiry, 2018).

Результаты и обсуждение

Структура сообщества фитопланктона в исследованной акватории в целом достаточно мозаична. По численности и биомассе на большинстве станций преобладали диатомовые водоросли. На их долю приходится 92% численности и 82% биомассы в среднем по всем пробам. Динофитовые водоросли отмечены во всех пробах, при этом количество видов и их обилие значительно варьирует.

В поверхностном горизонте численность фитопланктона изменялась от 2,6 до 122,1 млн. кл./м³, биомасса от 21,5 до 461,9 мг/м³. Как и в среднем по всем пробам, на большей части станций в поверхностном горизонте преобладали диатомовые водоросли, однако на некоторых станциях в состав доминант вошли также представители динофитовых и золотистых. На двух станциях отмечено массовое развитие *S. acuminata*, где ее численность достигала 76,7 и 26,3 млн. кл./м³ соответственно, составляя 95,4% и 70,1% от общей численности микроводорослей в этих пробах. В горизонте слоя скачка численность фитопланктона варьировала от 5,7 до 250,6 млн. кл./м³, биомасса от 17,2 до 1657 мг/м³. Группу доминант составили диатомовые водоросли или диатомовые совместно с динофитовыми *Prorocentrum cordatum* (на 7 станциях) и *S. acuminata* (1 станция), а также, на одной станции совместно с золотистой водорослью *Dinobryon balticum*. В придонном горизонте и по численности, и по биомассе преобладают диатомовые водоросли, причем основной вклад в численность вносят покоящиеся споры рода *Chaetoceros*, а в биомассу вегетативные клетки *Chaetoceros decipiens*, *Thalassiosira nordenskiöldii* и *Coscinodiscus curvatulus* var. *kariana*.

В результате проведенного исследования в составе фитопланктона было выявлено 48 видов, относящихся к 4 отделам: Bacillariophyta, Dinophyta, Haptophyta, Ochrophyta. Наибольшее разнообразие отмечено у динофитовых и диатомовых водорослей – 24 и 20 видов соответственно. Выявленные таксоны динофитовых водорослей, принадлежат 12 родам из 7 порядков.

Отдел Dinophyta: 1. **Amphidinales**, Amphidiniaceae – *Amphidinium crassum* Lohmann; *A. sphenoides* Wulff; 2. **Dinophysiales**, Dinophysaceae – *Dinophysis acuminata* Claparède & Lachmann; 3. **Gonyaulacales**, Ceratiaceae – *Tripos arcticus* (Vanhöffen) F.Gómez; *T. longipes* (Bailey) F.Gómez; 4. **Gymnodinales**, Actiniscaceae – *Actiniscus pentasterias* (Ehrenberg) Ehrenberg; Dicroerismataceae – *Dicroerisma psilonereiella* F.J.R.Taylor & S.A.Cattell; Gymnodiniaceae – *Gymnodinium* sp.; Gyrodiniaceae – *Gyrodinium fusiforme* Kofoed & Swezy; *G. spirale* (Bergh) Kofoed & Swezy; 5. **Peridinales**, Incertae sedis – *Peridiniella catenata* (Levander) Balech; Diplopsalidaceae – *Preperidinium meunieri* (Pavillard) Elbrächter; Protoperidiniaceae – *Protoperidinium bipes* (Paulsen) Balech; *P. brevipes* (Paulsen) Balech; *P. cf. conicum* (Gran) Balech; *P. depressum* (Bailey) Balech; *P. cf. islandicum* (Paulsen) Balech; *P. pallidum* (Ostenfeld) Balech; *P. pellucidum* Bergh; *P. cf. pentagonum* (Gran) Balech; *P. steinii* (Jørgensen) Balech; *Protoperidinium* sp.; 6. **Prorocentrales**, Prorocentraceae – *Prorocentrum cordatum* (Ostenfeld) J.D.Dodge; 7. **Thoracosphaerales**, Thoracosphaeraceae – *Scrippsiella acuminata* (Ehrenberg) Kretschmann, Elbrächter, Zinssmeister, S.Soechner, Kirsch, Kusber & Gottschling; *Scrippsiella* spores.

Наиболее разнообразны представители рода *Protoperidinium*, среди которого выявлено 10 видов, что является вполне закономерным для изученного арктического региона (Okolodkov, 1998; Tuschling, 2000). Для видов этого рода часто отмечается гетеротрофный тип питания, например, *P. pallidum* способен питаться различными диатомеями. Среди колониальных динофитовых отмечена *Peridiniella catenata*. В данном исследовании в акватории моря Лаптевых впервые выявлены *Amphidinium crassum*, *Dicroerisma psilonereiella*, *Preperidinium meunieri*, однако эти виды ранее уже указывались для других арктических морей (Okolodkov, 1998). *Dicroerisma psilonereiella* – морской гетеротрофный вид, хотя отмечен в планктоне умеренных и тропических районов, считается редким. *D. psilonereiella* и также гетеротрофный вид *Actiniscus pentasterias* из этого же порядка Gymnodinales обладают удивительной особенностью морфологии – внутренним скелетом (эндоскелет), характерной всего для пяти динофитовых водорослей. У *A. pentasterias* эндоскелет состоит из двух кремниевых элементов в форме пятилучевой звезды (количество лучей варьирует от 4 до 8), расположенных симметрично относительно продольной оси клетки. У *D. psilonereiella* эндоскелет в форме латинской буквы Y с двумя выростами, расположенными в гипоконе.

Заключение

Проведенное исследование показало мозаичную структуру фитопланктона данной акватории в конце августа 2017 г. Видовое разнообразие представлено 48 таксонами, среди которых 24 таксона динофитовых водорослей (*Amphidinium crassum*, *Dicroerisma psilonereiella*, *Preperidinium meunieri* – впервые отмечены в море Лаптевых). Пресноводных видов не было выявлено, все таксоны являются аркто-бореальными неретическими видами. Это позволяет заключить, что структура фитопланктонных сообществ на исследованной акватории характерна для мористой части моря Лаптевых и сходна с комплексом фитопланктона, отмеченным в сентябре 2015 года в северной части моря (Суханова и др., 2017). Значительное количество динофитовых водорослей, в том числе гетеротрофных, указывает на середину вегетационного периода в развитии сообщества фитопланктона. Полученные данные дополняют и расширяют материал по биоразнообразию водорослей арктического региона и экологии отдельных таксонов.

Благодарности

Авторы благодарны «Центру морских исследований МГУ имени М.В. Ломоносова» за возможность проведения исследования.

Список литературы

- Guiry M.D., Guiry G.M.* Algae Base. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. – 2018. [Электронный ресурс]. URL: <http://www.algaebase.org>
- Okolodkov Y.B.* A checklist of dinoflagellates recorded from the Russian Arctic seas // *Sarsia*. – 1998. – Vol. 83, No. 4. – P. 267-292.
- Tuschling K.* Phytoplankton ecology in the arctic Laptev Sea – a comparison of three seasons. *Berichte zur Polarforschung*. – 2000. – 347p.
- Tuschling K., Juterzenka K., Okolodkov Y.B., Anoshkin A.* Composition and distribution of the pelagic and sympagic algal assemblages in the Laptev Sea during autumnal freeze-up // *Journal of Plankton Research*. – 2000. – Vol. 22, No. 5. – P. 843-864.
- Атлас Арктики / под ред. А.Ф. Трешникова. – М.: Гл. управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР, 1985. – 204 с.
- Дружкова Е.И., Макаревич П.Р.* Исследования фитопланктона моря Лаптевых: история и современность // *Тр. КНЦ РАН*. – 2013. Т. 1, № 14. – С. 71-79.
- Киселев И.А.* Материалы по микрофлоре юго-восточной части моря Лаптевых // *Исслед. морей СССР*. – 1932. – Вып. 15. – С. 67-94.
- Околодков Ю.Б.* Dinoflagellata // *Протисты: Руководство по зоологии. Часть 3* / Гл. ред. О. Н. Пугачёв. – СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – 474 с.
- Радченко И.Г., Капков В.И., Федоров В.Д.* Практическое руководство по сбору и анализу проб морского фитопланктона: учебно-методическое пособие для студентов биологических специальностей университетов. – М.: Мордвинцев, 2010. – 60 с.
- Современные методы количественной оценки распределения морского планктона / ред. Виноградов М.Е. – М.: Наука, 1983. – 279 с.
- Суханова И.Н., Флинт М.В., Георгиева Е.Ю., Ланге Е.К., Кравчишина М.Д., Демидов А.Б., Недоспасов А.А., Полухин А.А.* Структура сообществ фитопланктона в восточной части моря Лаптевых // *Океанология*. – 2017. – Т. 57, № 1. – С. 86-102.

Щелочеустойчивые мицелиальные грибы побережья Шпицбергена

Георгиева М.Л.^{1,2}, Бондаренко С.А.^{1,3}, Бубнова Е.Н.¹, Биланенко Е.Н.¹

¹МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

²ФГБНУ «НИИНА», Москва

³ФИЦ Биотехнологии РАН, Москва

Грибы играют важнейшую роль в сообществах как деструкторы самых разных субстратов. Микобиота, складывающаяся в конкретных биотопах, в первую очередь зависит от физико-химических условий среды. Многие мицелиальные грибы являются широко распространенными в самых различных местообитаниях, однако есть виды, развивающиеся только в узких границах действия определенных факторов. Организмы, способные расти и развиваться при высоких значениях pH среды, принято называть алкалофильными (если им необходимы для развития значения pH среды более 9) и алкалотолерантными (если они способны к росту и развитию при pH выше 9, но оптимумы лежат в нейтральной или кислой областях). Для таких экстремальных биотопов, как содовые озера и солончаки, характерны постоянные высокие значения pH среды. Поиск и исследование в них грибов показало, что это небольшая по видовому разнообразию группа аскомицетного аффинитета, преимущественно из сем. *Plectosphaerellaceae*, включающая как алкалофильные, так и алкалотолерантные изоляты (Grum-Grzhimaylo A.A. et al., 2016). Однако практически любой биотоп является гетерогенной средой, где в некоторых случаях, например, при процессах сульфатредукции, фотосинтезе, при загрязнении может происходить локальное защелачивание. При подобных условиях получают преимущество для развития микромицеты, устойчивые к действию высоких значений pH. Алкалотолерантность у грибов встречается гораздо чаще, чем алкалофилия. Наши предыдущие исследования показали, что распространение алкалотолерантных грибов не ограничивается щелочными содовыми местообитаниями зон степей, полупустынь и пустынь, но охватывает кислые и нейтральные лесные дерново-подзолистые и окультуренные почвы умеренных широт (Bondarenko et al., 2016). При этом щелочеустойчивость грибов из регионов с жаркими засушливыми периодами часто сочетается с термотолерантностью изолятов. В северных регионах решающее значение для развития грибов приобретает температура. Щелочеустойчивые грибы были обнаружены нами и севернее, в донных отложениях заболачивающихся водоемов Кандалакшского залива Белого моря, на территории ББС (Grum-Grzhimaylo O.A. et al., 2016), и на поверхности лишайников, обрастающих камни Соловецкого монастыря. Подобные микологические исследования арктических регионов находятся на самом начальном этапе, нет еще целостного представления о распространении и о таксономическом разнообразии в них щелочеустойчивых микромицетов. Биотопы, связанные с морем (побережье, глубоководные илы и т.п.), в отношении поиска щелочеустойчивых грибов представляют большой интерес, поскольку для некоторых из них показана конвергентная эволюция с морскими грибами. В данном сообщении мы представляем результаты анализа щелочеустойчивого звена микромицетов из почв морского побережья полярного острова Западный Шпицберген, расположенного в Северном Ледовитом океане.

Материалы и методы

Образцы (24 шт.) песчаного (14 шт.) и каменистого грунта (10 шт.) были отобраны в трех удаленных друг от друга точках на побережье острова Западный Шпицберген (нижняя литораль) в июне 2017 г. Выделение щелочеустойчивых микромицетов проведено на селективную щелочную среду (ЩА, pH 10,5), как с добавлением антибиотика рифампицина 2г/л, так и без. Параллельно проводили выделение мицелиальных грибов на стандартную среду сусло агар (СА, pH 6,5), результаты которого не рассматриваются подробно в данном сообщении, а только в каче-

стве сравнительного материала. Инкубацию посевов проводили при +6°C в течение 3х месяцев, после чего посеы анализировали, подсчитывали число колоний (КОЕ), выделяли микромицеты в чистую культуру для дальнейшего изучения. Определение видовой принадлежности проводили на основании морфолого-культуральных признаков с использованием светового (СМ) и сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). Для оценки типа адаптации к фактору рН проводили анализ скорости роста на буферных средах с рН 4–11. Выделенные культуры размещены в коллекции «Грибы экстремальных местообитаний кафедры микологии и альгологии МГУ».

Результаты и обсуждение

В результате проведенного анализа выявлены щелочеустойчивые мицелиальные грибы на литорали полярного острова Западный Шпицберген. Эта группа грибов в данном биотопе представлена очень незначительно (1 – 10 КОЕ на 1 г грунта) и только в образцах песчаного грунта. Образцы грунта каменистой литорали не содержали зачатков щелочеустойчивых грибов. Видовое разнообразие щелочеустойчивых микромицетов небольшое, всего идентифицировано 13 таксонов аскомицетов (табл. 1). Часть КОЕ была образована стерильными светлыми и темными мицелиями, идентификация которых в дальнейшем будет проведена по молекулярно-генетическим признакам. Безусловным доминантом является *Pseudogymnoascus pannorum*, встречаемость которого в образцах составила 64%. Часто отмечены *Phoma eupyrena* (встречаемость 36%), *Wardomyces inflatus* и *Pleosporales* sp. (встречаемость 29%). Остальные таксоны выделены единично. В то же время, численность КОЕ грибов на нещелочной среде (СА) была выше, и составляла несколько десятков на 1 грамм в песчаном грунте и до 10 на 1 грамм в каменистом грунте. Разнообразие грибов, выделенных на нещелочную среду сравнимо с выделенным на ЩА.

Таблица 1. Видовое разнообразие и встречаемость щелочеустойчивых грибов в образцах песчаного грунта.

Вид	Встречаемость, %
<i>Acremonium</i> sp. 1	29
<i>Acremonium</i> sp. 2	7
<i>Ascochyta</i> sp.	7
<i>Fusarium lolii</i> (Wm.G. Sm.) Sacc.	7
<i>Phoma eupyrena</i> Sacc.	36
<i>Plectosphaerella cucumerina</i> (Lindf.) W. Gams	7
<i>Pleosporales</i> sp.	29
<i>Pseudogymnoascus pannorum</i> (Link) Minnis & D.L. Lindner	64
<i>Microascus</i> sp.	7
<i>Sarocladium strictum</i> (W. Gams) Summerb.	7
<i>Scopulariopsis brevicaulis</i> Bainier	7
<i>Tolypocladium cylindrosporum</i> W. Gams	7
<i>Wardomyces inflatus</i> (Marchal) Hennebert	29
<i>Mycelia sterilia</i>	43
<i>Mycelia sterilia</i> (dark)	36

Результаты анализа типа адаптации к фактору рН (у *P. pannorum*, *W. Inflatus* и *P. cucumerina*), выявили, что они являются алкалотолерантными, значительно снижающими скорость роста при рН выше 8 (рис. 1).

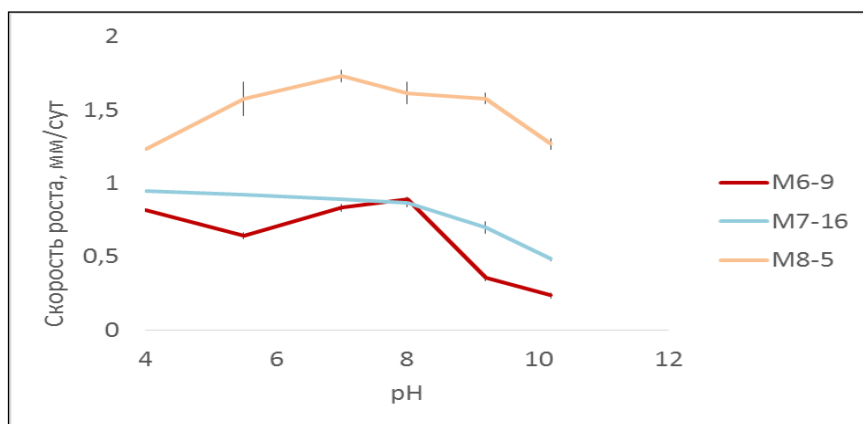


Рис. 1. Скорости роста изолятов *Plectosphaerella cucumerina* (M8-5), *Wardomyces inflatus* (M7-16), *Pseudogymnoascus pannorum* (M6-9) при различных значениях pH среды.

Среди выделенных таксонов щелочеустойчивых грибов интересна высокая встречаемость *Pseudogymnoascus pannorum* (рис. 2). Также этот вид был доминантом и в песчаных, и в каменистом грунте при выделении на среду СА. Многочисленными исследованиями показана устойчивость его изолятов к холодным температурам и приуроченность к низкотемпературным местобитаниям, наиболее массово он обнаружен в различных почвах и субстратах Арктики и Антарктики (Domsch et al., 2007; Krishnan et al., 2016), в том числе и в некоторых морских экотопах (Bubnova, 2010).

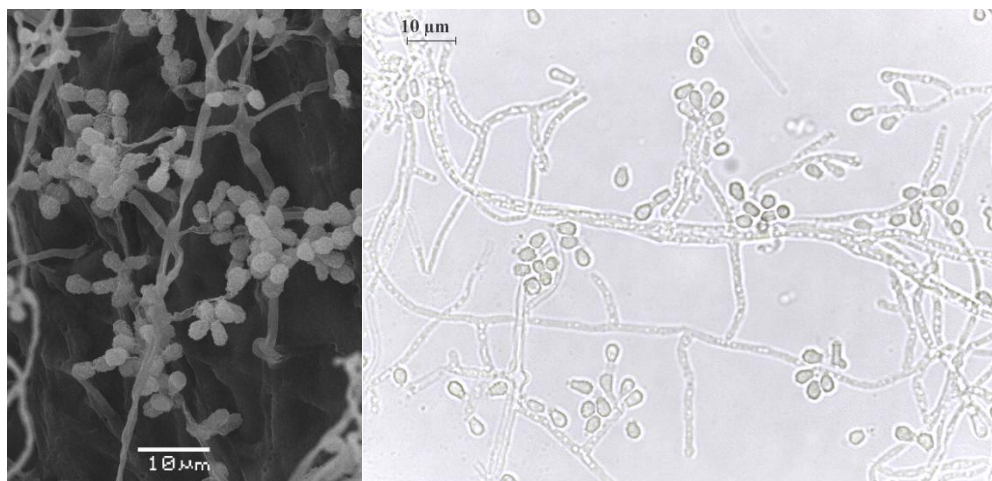


Рис. 2. Конидиальное спороношение изолята *Pseudogymnoascus pannorum* (слева – фото выполнено на СЭМ; справа – на СМ).

Изоляты *Wardomyces inflatus* (рис. 3) обычны для почв различных регионов, в том числе садовых и тепличных, часто выделяются с растительного материала, но в то же время отмечены в соленых маршах около Гибралтарского пролива, на литорали о-ва Сахалин, в почвах Антарктиды (Domsch et al., 2007; Kirichuk et al., 2010; Krishnan et al., 2016). Также этот вид выделялся в данном исследовании на среду СА.

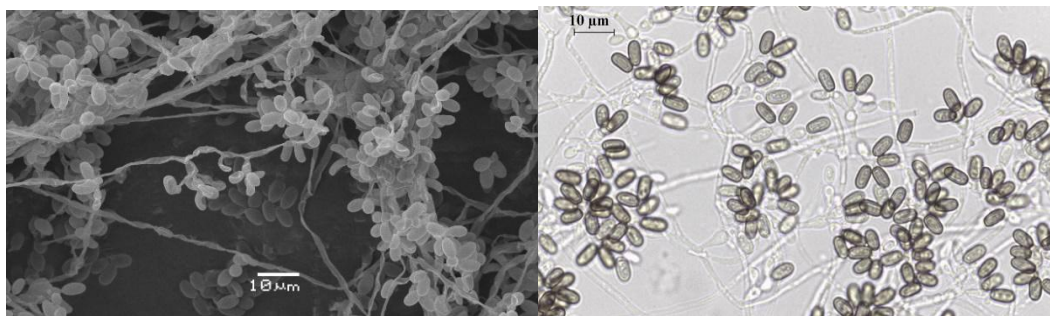


Рис. 3. Конициальное спороношение изолята *Wardomyces inflatus* (слева – фото выполнено на СЭМ; справа – на СМ).

Значительное число стерильных мицелиев отмечено во многих работах по микобиоте морских грунтов (как литорали, так и глубоководных). Виды р. *Acremonium*, *Pleosporales* также обычны в морских и прибрежных биотопах (Kirichuk et al., 2010; Bubnova, 2017).

Выявленные нами щелочеустойчивые грибы представляют собой неоднородную группу. В исследованных почвах значительную ее часть формируют, в первую очередь, холодоустойчивые и приуроченные к морским местообитаниям виды. Таким образом, получены новые данные о распространении алкалотолерантных грибов, свидетельствующие об их присутствии в полярной зоне на побережье Северного Ледовитого океана. Если ранее среди видов р. *Acremonium*, *Fusarium*, *Sarocladium*, *Scopulariopsis*, *Plectosphaerella*, *Pleosporales* spp. были выявлены алкалотолерантные изоляты, то щелочеустойчивость у психротолерантных *Wardomyces inflatus*, *Pseudogymnoascus pannorum* отмечена впервые.

Благодарности

Авторы благодарны Ирине Юрьевне Кирцидели (Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН) за предоставленные для анализа образцы грунтов и их описание.

Список литературы

- Bondarenko S.A., Georgieva M.L., Bilanenko E.N. Alkalitolerant Micromycetes in Acidic and Neutral Soils of the Temperate Zone // Microbiology. – 2016. – Vol. 85, No. 6. – P. 754-761.
- Bubnova E.N. Fungal diversity in bottom sediments of the Kara Sea // Botanica marina. – 2010. – Vol. 72, No. 6. – P. 595-600.
- Bubnova E.N. Diversity of the microscopic fungi in the littoral sands of the White Sea // Moscow University Biological Sciences Bulletin. – 2017. – Vol. 72, No. 3. – P. 121-127.
- Domsch K.H., Gams W., Anderson T.H. Compendium of soil fungi (2nd edn). IHW-Verlag, Eching. Germany. 2007. 672 p.
- Grum-Grzhimaylo A.A., Georgieva M.L., Bondarenko S.A., Debets A.J.M. and Bilanenko E.N. On the Diversity of Fungi from Soda Soils // Fungal Diversity. – 2016. – Vol. 76, No. 1. – P. 27-74.
- Grum-Grzhimaylo O.A., Debets A.J.M., Bilanenko E.N. The diversity of microfungi in peatlands originated from the White Sea // Mycologia. – 2016. – Vol. 108, No. 2. – P. 233-254.
- Kirichuk N., Pivkin M., Polokhin O. Filamentous fungi of the submarine soils of the Sakhalin Gulf (Sea of Okhotsk) // Russian Journal of Marine Biology. – 2010. – Vol. 36, No. 6. – P. 413-418.
- Krishnan A., Convey P., Gonzalez-Rocha G., Alias S.A. Production of extracellular hydrolase enzymes by fungi from King George Island // Polar Biology. – 2016. – Vol. 39, No. 1. – P. 65-76.

Грибы водоёмов разного возраста в окрестностях ББС

Грум-Гржимайло О.А.¹, Грум-Гржимайло А.А.², Дебетс А.², Биланенко Е.Н.³

¹МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова

²Laboratory of Genetics, Plant Sciences Group, Wageningen University

³МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

В работе были исследованы акремонииум-подобные изоляты грибов, выделенные из разных компонентов озёр Верхнее, Курглое, Ершовских и Кисло-Сладкое. Результаты филогенетического анализа полученных видов показывают их распределение преимущественно внутри клад *Emericellopsis*, *Sarocladium* и *breve*, которые содержат морские и наземные виды. Прослеживается закономерность по частоте встречаемости: если в торфе отделившихся от моря болот это был единичный случай, то в придонных отложениях почти всех озёр акремонииум-подобные виды встречались более регулярно. Однако, озеро Кисло-Сладкое, имеющее непосредственную связь с морем, имело наибольшую частоту встречаемости акремонииум-подобных грибов. Здесь данные виды были выделены из всех компонентов, кроме прибрежной лесной почвы, причём основная часть изолятов распределилась по морскимкладам рода *Acremonium*. Высокая представленность *acremonium*-подобных видов в прибрежных озёрах Кандалакшского залива Белого моря, в дополнение к данным диатомового анализа, а также геологических и гидрологических исследований, служит ещё одним свидетельством их морского происхождения. Результаты исследования физиологии полученных изолятов грибов (линейная скорость роста при разных значениях pH, солёности, температуры и на средах с разными источниками углерода) показало, что *acremonium*-подобные виды способны к активному росту в разнообразных условиях окружающей среды, которые характерны для отделяющихся от моря заболачивающихся озёр.

Разработка методики долговременного содержания губок *Halisarca dujardinii* в контролируемых микробных условиях

Козлова С.Ю.¹, Лавров А.И.^{2,3,4}, Гавирова Л.А.¹, Шестаков А.И.¹

¹МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

²МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова

³СПбГУ, биологический факультет

⁴Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва

Введение

По типу питания большинство губок (филум Porifera) относится к неселективным фильтраторам: они могут питаться как микроскопическими организмами (бактерии, вирусы), так и более крупными организмами, такими как диатомовые водоросли, инфузории, жгутиконосцы. Скорость фильтрации губок достигает высоких значений: губка весом 1 кг за сутки способна прокачать через себя более 24000 литров воды (Vogel, 1977). В связи с этим губок можно рассматривать в качестве эффективных биофильтров для ремедиации микробных загрязнений.

Основной проблемой при изучении представителей типа Porifera является сложность их долговременного содержания в искусственных условиях. Многие исследователи разрабатывали сложные проточные системы для культивирования морских губок (Osinga et al., 1998; Duckworth and Battershill, 2003; Mendola, 2008; Carballo, 2010), однако все они имеют ряд недостатков, связанных со сложностью создания оптимальных условий: в естественных условиях губки не ограничены в количестве морской воды, которая требуется им для поставки пищевых частиц и удаления продуктов метаболизма. Накопление вредных продуктов и токсинов, а также недостаток пищи – основная причина трудности содержания губок в закрытых системах (Osinga, 1998). В связи с вышеизложенным, целью данной работы было создание методики долговременного культивирования беломорских губок *Halisarca dujardinii* Johnston, 1842, а также проверка способности этих губок к утилизации микробных загрязнений.

Материалы и методы

Для определения способности губок к ремедиации микробных загрязнений была разработана методика управляемого культивирования губок *Halisarcadujardini* в условиях проточного морского аквариума на Беломорской биологической станции МГУ им. Н.А. Перцова (ББС МГУ). ББС МГУ расположена на Карельском берегу Кандалакшского залива Белого моря, географические координаты биостанции – 66° 34' N, 33° 08' E. В рамках данной методики губок в специально разработанных мембранных модулях помещали в блок проточного аквариума. Мембранные модули представляли собой стеклянные емкости объемом 170 мл с двумя отверстиями. Отверстие сверху закрывали ватно-марлевой пробкой, а снизу – трековой мембраной (прозрачная аналитическая трековая мембрана, диаметр пор 0,22 мкм; Реатрек-фильтр, Россия).

Губки объемом 2-3 мл были собраны на верхней сублиторали во время отлива. Перед внесением в модули механически удаляли с губок животных, которые на них находились, и смывали крупные частицы детрита. Субстрат (водоросль *Fucusvesiculosa*), который обрастает губка, максимально обрезали, оставшиеся участки водоросли полностью очищали от прикрепленных к ним организмов. Далее промывали каждую губку 3 раза в 150-200 мл фильтрованной (через мембранный фильтр с диаметром пор 0,22 мкм) морской воды.

В качестве модели микробного загрязнения использовали суспензии клеток следующих микроорганизмов: *Escherichia coli* M-17, *Bacillus subtilis* ВКПМВ-4537, *Pseudomonas aeruginosa* ВКПМ В-6643, *Staphylococcus aureus* ВКПМ В-6646. Культуры выращивали на модифицирован-

ной среде PCA (PlateCountAgar) следующего состава (г/л): K_2HPO_4 – 1,5; KH_2PO_4 – 0,75; $MgSO_4$ – 1,0; $(NH_4)_2SO_4$ – 4,0; NaCl – 1,0; D(+)-глюкоза – 1,0; гидролизат казеина – 5,0; дрожжевой экстракт – 2,5, агар – 17; дистиллированная вода, pH 7,0. Среду стерилизовали паром при 0,5 ати 30 минут. Суспензии готовили путем смыва суточных культур с поверхности среды фильтрованной (0,22 мкм) автоклавированной (1 ати, 30 минут) морской водой и разливали по 80 мл в мембранные модули, которые помещали в проточный аквариум. Для каждой бактериальной культуры в один из модулей помещали губку, а второй оставляли в качестве контроля. Концентрацию жизнеспособных клеток до и после культивирования определяли путем посева последовательных 10-кратных разведений на твердую питательную среду – чашечный метод Коха (Нетрусов и др., 2005). Разведения готовили в растворе Рингера (Merck, Germany). Посевы инкубировали при 37°C в течение 1 суток.

Результаты и обсуждение

На территории ББС МГУ работает проточный морской аквариум. Вода в него отбирается на расстоянии 10 метров от береговой линии и проходит через систему песчаной фильтрации, в результате чего из воды удаляется механическая фракция с диаметром частиц более 100 мкм. Несмотря на наличие такой системы, все еще существуют трудности с долговременным содержанием губок *Halisarca dujardini*. В результате работы были разработаны специальные мембранные модули для культивирования губок. Модули представляют собой стеклянные цилиндрические емкости объемом 170 мл. В нижней части емкости расположено отверстие, закрытое трековой мембраной с диаметром пор 0,22 мкм. В верхней части емкости расположено отверстие, предназначенное для поступления кислорода воздуха, а также позволяющее в стерильных и асептических условиях вносить в модули губок и суспензии клеток микроорганизмов как предварительно, так и в процессе культивирования. Во время стерилизации и культивирования отверстие закрывали ватно-марлевой пробкой. Предварительная стерилизация позволяла не допустить развитие посторонних микроорганизмов в модуле во время эксперимента.

Модули помещали в блок проточного аквариума мембраной вниз. Такая конструкция позволяла воде свободно проходить через мембрану, наполнять модуль и циркулировать в нем, что было необходимо для удаления продуктов метаболизма губок и поступления растворенного органического вещества для питания. Проток воды позволял поддерживать значения pH и солености на постоянном уровне и обеспечивал постоянное поступление растворенного кремния в модули, что важно для нормальной жизнедеятельности губок (Osinga et al., 1999; Belarbi et al., 2003). Также данная конструкция позволила создать контролируемые микробные условия для изучения способности губок к биоремедиации, так как через мембрану не могли проникать микроорганизмы из воды в проточном аквариуме, а искусственно внесенные в модуль микроорганизмы не вымывались из него. В эксперименте экспозиция губок продолжалась 37 суток, однако к концу культивирования губки уменьшились в размерах, а некоторые разделились на несколько частей. Скорее всего, это произошло из-за отсутствия оптимального питания, так как через мембрану в модуль не могли попадать микроорганизмы из морской воды. Таким образом, разработанная система позволит проводить работы по подбору оптимального питания губок при культивировании, а также имитировать условия нехватки пищи в естественной среде для изучения физиологии губок. Стоит отметить, что при экспозиции губок в мембранном модуле без протока воды губки погибали через 2-3 суток, в стеклянной емкости объемом 3 литра без протока – через 7-10 суток. Вероятно, это связано с тем, что в закрытых системах губка погибает из-за повышения концентрации своих же метаболитов.

В результате эксперимента с модельными тест-культурами было установлено, что за 14 суток экспозиции количество микроорганизмов в контроле (модули без губок) снизилось, но осталось на достаточно высоком уровне (Таблица 1).

Таблица 1. Изменение количества микроорганизмов в мембранных модулях без губок.

Культура	Концентрация клеток в начале эксперимента, КОЕ/мл	Концентрация клеток через 14 суток культивирования, КОЕ/мл
<i>Escherichia coli</i>	$2,5 \cdot 10^9$	$7,9 \cdot 10^6$
<i>Bacillus subtilis</i>	$1,0 \cdot 10^9$	$2,3 \cdot 10^7$
<i>Staphylococcus aureus</i>	$2,1 \cdot 10^9$	$5,6 \cdot 10^7$
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	$2,1 \cdot 10^9$	$2,7 \cdot 10^5$

Эти данные показали, что используемые культуры бактерий способны достаточно долго выживать в морской воде. Из-за аномально высокой температуры воды в Белом море в августе 2018 года эксперимент с устранением микробного загрязнения губками *H. dujardini* был не показателен. Вероятно, температурные условия находились за пределами оптимальных для данного вида, что отражалось на физическом состоянии и, следовательно, фильтрующей способности губок. Уже на 2-3 сутки эксперимента наблюдали ослизнение поверхности губок и изменение цвета от бежево-рыжему к белому. В ближайшее время планируется дальнейшая работа и проверка поставленной методики.

Заключение

Разработанные мембранные модули позволяют проводить долговременное культивирование губок в контролируемых условиях. Данная система может использоваться для экспериментального изучения ряда вопросов о физиологии представителей типа Porifera: способность к фильтрации микробных загрязнений, влияние абиогенных и биогенных факторов на жизнедеятельность губок, синтез биологически активных веществ. Данный метод также может быть использован при изучении симбиотических микроорганизмов губок, поскольку он позволяет культивировать губки без воздействия микробиоты морской воды. Кроме того, мембранные модули позволяют проводить некоторые манипуляции (эксперименты по изучению регенерации, реагрегации клеток, трансплантации тканей, исследования поведения и метаморфоза личинок) в условиях, приближенных к естественным.

Список литературы

- Нетрусов А.И., Егорова М.А., Захарчук Л.М. Практикум по микробиологии: учеб.пособие для студ. высш. учеб. заведений. [Под ред. А.И. Нетрусова]. М.: Издательский центр «Академия», 2005. – 608 с.
- Barthel D., Theede H. A new method for the culture of marine sponges and its application for experimental studies //Ophelia. – 1986. – V. 25. – №. 2. – P. 75-82.
- Belarbi E.H., Gomez A.C., Chisti Y., Camacho F.G., Grima E.M. Producing drugs from marine sponges //Biotechnology advances. – 2003. – V. 21. – №. 7. – P. 585-598.
- Carballo J.L., Yañez B., Zubía E., Ortega M.J., Vega C. Culture of explants from the sponge *Mycalcecia* to obtain bioactive mycalazal-type metabolites //Marine biotechnology. – 2010. – V. 12. – №. 5. – P. 516-525.
- Duckworth A., Battershill C. Sponge aquaculture for the production of biologically active metabolites: the influence of farming protocols and environment //Aquaculture. – 2003. – V. 221. – №. 1-4. – P. 311-329.
- Mendola D. The importance of water flow for culture of *Dysidea avara* sponges. – 2008.
- Osinga R., Tramper J., Wijffels R.H. Cultivation of marine sponges //Marine Biotechnology. – 1999. – V. 1. – №. 6. – P. 509-532.

- Osinga, R., Muela, E.P., Tramper, J., Wijffels, R.H.* In vitro cultivation of four marine sponge species: determination of the nutritional demands //Marine microorganisms for industry. – 1998. – P. 121-127.
- Schippers, K.J., Sipkema, D., Osinga, R., Smidt, H., Pomponi, S.A., Martens, D.E., Wijffels, R.H.* Cultivation of sponges, sponge cells and symbionts: achievements and future prospects //Advances in marine biology. – Academic Press, 2012. – V. 62. – P. 273-337.
- Vogel S.* Current-induced flow through living sponges in nature //Proceedings of the National Academy of Sciences. – 1977. – V. 74. – №. 5. – P. 2069-2071.

Анализ цианобактериального компонента альго-бактериальных сообществ супралиторальных ванн Кандалакшского залива Белого моря с помощью метагеномных методов и методов микроскопии

Кублановская А.А., Чеканов К.А., Лобакова Е.С.

МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

Введение

Супралитораль Белого моря характеризуются экстремальными условиями обитания и пригодна для существования узкого круга микроорганизмов. В наскальных ваннах, расположенных на побережье Кандалакшского залива в окрестностях Беломорской биологической станции МГУ им. Н.А. Перцова, были обнаружены альго-бактериальные сообщества, основными компонентами которых являлись клетки каротиногенной микроводоросли (МВ) *Haematococcus lacustris* и цианобактерии различных субсекций.

Цианобактерии известны своей способностью переносить неблагоприятные условия благодаря наличию слизистых чехлов и некоторым особенностям метаболизма. В экосистемах Белого моря цианобактерии могут существовать в виде слизистых пленок на поверхности макрофитов, гидроидных полипов и камней (Gorelova et al., 2013). Под действием стрессовых условий (значительные дневные и годовые колебания температуры и солености, избыточное освещение, недостаток питательных элементов, пересыхание) цианобактерии, гетеротрофные бактерии и микроводоросли формируют мультикомпонентные биопленки с целью защиты от губительных факторов внешней среды (Ножевникова и др., 2015). Несмотря на то, что цианобактерии широко распространены по всему земному шару, обитают в различных экологических нишах и являются объектом исследования уже долгое время, их таксономия до сих не устоялась и в настоящее время претерпевает ряд значительных изменений (Komárek, 2018). Данный факт осложняет оценку биоразнообразия цианобактерий.

Микробные сообщества Белого моря слабо изучены, а данные об оценке биоразнообразия цианобактерий в данном регионе молекулярно-генетическими методами отсутствуют. В данной работе впервые проведено исследование цианобактериального компонента альго-бактериальных сообществ при помощи совокупности методов метагеномики и микроскопии.

Материалы и методы

Сбор проб, представляющих собой суспензию с флокулами или фрагментами альго-бактериальных биопленок, проводили в зоне супралиторали в июле 2017 года. Пробы отбирали в стерильные пластиковые пробирки объемом 15 мл из наскальных ванн четырех точек пробоотбора по двум сторонам бухты Пробкиной Губки (MS1, MS2, MS3, PG) и из одной точки, расположенной на острове Покормежный (PI). Всего было собрано 5 образцов. Качественный и количественный анализ цианобактериального компонента проводили при помощи метагеномных методов и методов светлорассеяния, люминесцентной и сканирующей электронной микроскопии. Измерение солености в наскальных ваннах проводили с помощью рефрактометра Kelilong RHS-10ATC (Kelilong Electron Co. Ltd, Китай), откалиброванного с использованием дистиллированной воды и серии стандартных растворов NaCl.

Микроскопирование природных образцов проводили на фотомикроскопе Leica DM 2500 (Leica Microsystems, Германия), оснащенном камерой DFC 7000 T того же производителя в светлорассеянии и флуоресцентном режимах (светофильтр Y3 для детекции фикобилиновых пигментов, характерных для цианобактерий, длины волн пропускания 565-610 nm).

Таксономический анализ сообществ проводили на основании последовательности гипервариабельного фрагмента V4 гена 16S рРНК малой субъединицы рибосомы. Библиотеку фраг-

ментов 16S рРНК получали при помощи полимеразной цепной реакции с использованием выделенной из образцов геномной ДНК в качестве матрицы. Секвенирования нового поколения осуществляли на платформе Illumina по протоколу производителя. Полученные наборы данных подвергали предобработки для удаления последовательностей неудовлетворительного качества и химерных последовательностей. Последовательности группировали в операционные таксономические единицы (ОТЕ) на основании их гомологии (>97% для одной ОТЕ). Полученные результаты обрабатывали независимо при помощи двух подходов, различающихся выбором программного пакета для биоинформатического анализа и референсной базы данных. В первом случае использовали программный пакет QIIMEv 1.9.1 (Caporaso et al., 2010), и базу данных Greengenes (DeSantis et al, 2006) (QIIME + Greengenes), во втором – и программный пакет Usearchv 10.0.240 (Edgar, 2010), и базу данных NCBI GenBank (Benson et al., 2008) (Usearch + NCBI GenBank). В последнем случае дополнительно проводили поиск ближайших гомологов при помощи алгоритма BLAST (Altschul et al., 1997).

Результаты и обсуждение

Пробы MS1, MS2, MS3 характеризовались близкими значениями солености. Она варьировала в пределах от 1 до 5 ‰. Образец PG являлся пресноводным сообществом (0‰) по причине наличия стока пресной воды в соответствующую наскальную ванну. Проба PI представляла собой соляную рапу с кристаллами морской соли и соленостью воды 130‰.

По данным световой микроскопии, в четырех из пяти образцах (MS1, MS2, MS3, PG) доминировали нитчатые цианобактерии III и IV субсекций. В одном из изученных образцов (PI) доминантной группой являлись одноклеточные цианобактерии из I субсекции, обнаруженные в остальных образцах в качестве минорного компонента. Представители II и V субсекций были отмечены во всех образцах в небольшом количестве. Таким образом, в наиболее соленой пробе доминировали одноклеточные цианобактерии, в то время как в солоноватых и пресной пробах – нитчатые. Также, в пресной и наиболее соленой пробах относительное количество ОТЕ, соответствующих цианобактериям (в среднем 24,17% от общего числа ридов) было ниже по сравнению с солоноватыми образцами (в среднем 52%).

На основании данных метагеномного анализа, при помощи двух различных подходов получены сходные данные о распределении различных субсекций цианобактерий в пробах. Однако в некоторых случаях на уровне родов, семейств и даже порядков наблюдались различия.

В таблице 1 приведен анализ таксономического состава цианобактерий на примере образца MS1. В остальных пробах были получены похожие результаты относительно расхождения состава цианобактерий на уровне различных таксонов. Причиной расхождения данных, полученных с помощью двух методов обработки являются, во-первых, разные алгоритмы анализа данных в программах QIIME и Usearch, что стало причиной появления разного относительного количества ридов NGS в соответствующих ОТЕ. Второй причиной являются разные системы классификации, принятые в использованных референсных базах данных. Более современная классификация, основанная на полифазном подходе Komárek (Komárek, 2018), в котором используется несколько критериев для определения таксономического положения цианобактерий, в том числе последовательности гена *16SrRNA*, принята в базе данных NCBI GenBank. С помощью второго подхода к обработке данных (Usearch + NCBI GenBank) нам удалось обнаружить в пробах эндемичные для Антарктики виды цианобактерий: *Wilmottia murrayi* и *Plectolyngbya hodgsonii* (Komárek, 2015).

Таблица 1. Оценка таксономического разнообразия цианобактерий в пробе MS1 на основе двух методов обработки данных (QIIME + Greengenes и Usearch + NCBI GenBank). ОТЕ – операционная таксономическая единица.

Образец	% видов соответствующих ОТЕ (от общего числа цианобактериальных ридов)		Таксономическая идентификация ОТЕ		
	QIIME	Usearch	QIIME+GG	Usearch+GB	Субсекция
MS1		69,71	<i>Phormidium</i> sp.	<i>Wilmottia murrayi</i> (Oscillatoriales)	III
	86,25			<i>Microcoleus vaginatus</i> (Oscillatoriales)	
		19,41	(Oscillatoriales)		
	5,33	5,12	Xenococcaceae (Chroococcales)	Pleurocapsales	I/II
	3,48	2,31	<i>Leptolyngbya</i> sp.	<i>Plectolyngbya hodgsonii</i> (Syn-echococcales)	III
		0,76	(Pseudanabaenales)	Leptolyngbyaceae	
	1,91	1,4	<i>Rivularia</i> sp. (Stigonematales)	Rivulariaceae (Nostocales)	IV

Таким образом, изучение цианобактериального состава методами NGS дает возможность сопоставить полученные данные с результатами других исследователей. Однако подобное сравнение требует использования единой системы классификации, что в настоящий момент невозможно для цианобактерий ввиду отсутствия последовательностей гена 16S рРНК для многих представителей данной группы и отсутствия единого мнения относительно подхода к классификации цианобактерий. Работа выполнена при поддержке совета по грантам президента Российской Федерации.

Заключение

В данной работе впервые оценивается разнообразие цианобактерий в альгобактериальных сообществах прибрежной зоны Белого моря с помощью метагеномных и микроскопических методов. Показана зависимость определения таксономического состава от выбора метода обработки и референсной базы данных. Использование базы данных с более современной классификацией позволило обнаружить в изученных пробах виды цианобактерий, обнаруженные ранее только в Антарктике. Показано влияние солёности местообитания на распределение различных таксонов цианобактерий в ассоциациях.

Список литературы

- Ножневникова А.Н., Бочкова Е.А., Плакунов В.К. Мультивидовые биопленки в экологии, медицине и биотехнологии //Микробиология. – 2015. – Т. 84. – №. 6. – С. 623-623.
- Altschul S.F., Madden, T.L., Schäffer, A.A., Zhang, J., Zhang, Z., Miller, W., & Lipman, D.J. Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs //Nucleic acids research. – 1997. – Т. 25. – №. 17. – С. 3389-3402.
- Benson D.A., Karsch-Mizrachi, I., Lipman, D. J., Ostell, J., & Wheeler, D. L. GenBank //Nucleic acids

- research. – 2008. – T. 36. – №. Database issue. – C. D25.
- Caporaso J.G., Kuczynski J., Stombaugh J., Bittinge, K., Bushman F.D., Costello E.K., Fierer N., Gonzalez Peña A., Goodrich J.K., Gordon J.I., Huttenhower G.A. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data // *Nature methods*. – 2010. – T. 7. – №. 5. – C. 335.
- DeSantis T.Z., Hugenholtz P., Larsen N., Rojas M., Brodie E.L., Keller K., Huber T., Dalevi D., Hu P., Andersen G.L. Greengenes, a chimera-checked 16S rRNA gene database and workbench compatible with ARB // *Applied and environmental microbiology*. – 2006. – T. 72. – №. 7. – C. 5069-5072.
- Edgar R.C. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST // *Bioinformatics*. – 2010. – T. 26. – №. 19. – C. 2460-2461.
- Gorelova O.A., Kosevich I.A., Baulina O.I., Fedorenko T.A., Torshkoeva A.Z., & Lobakova E.S. Associations between the White Sea invertebrates and oxygen-evolving phototrophic microorganisms // *Moscow University biological sciences bulletin*. – 2009. – T. 64. – №. 1. – C. 16-22.
- Komárek J. Several problems of the polyphasic approach in the modern cyanobacterial system // *Hydrobiologia*. – 2018. – T. 811. – №. 1. – C. 7-17.

Трофические связи между бактериями, гетеротрофными простейшими и бактериофагами в эпипелагиали Японского моря

Пономарева А. Л.^{1,4}, Бакунина М.С.², Еськова А. И.^{2,3,4}, Ким А.В.^{2,3},
Шакиров Р.Б.¹, Обжиров А.И.¹

¹Тихоокеанский океанологический институт им. В. И. Ильичева ДВО РАН, г. Владивосток

²Дальневосточный федеральный университет, г. Владивосток

³Национальный научный центр морской биологии ДВО РАН, г. Владивосток

⁴НИИ эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова, г. Владивосток

Введение

Микроорганизмы, представленные в планктонном сообществе эпипелагиали, обладают высокими темпами роста и способностью быстро реагировать на изменения условий окружающей среды, активно участвуя в минерализации органических веществ, круговоротах элементов и выступая важным пищевым ресурсом для простейших и многоклеточных беспозвоночных, бактерий (Sanchez-Carrillo, Alvares-Cobelas, 2001; Румянцева, 2016).

Целью работы было изучить структуру экологических групп бактериопланктона в эпипелагиали Японского моря и трофические связи между бактериями, гетеротрофными простейшими и бактериофагами.

Данные и методы

Отбор для исследования был выполнен в 81 НИС «Академик М. А. Лаврентьев» по госзаданию ТОИ ДВО РАН «Комплексные геолого-геофизические, газогеохимические и океанографические исследования в Японском море и Татарском проливе» в период 04–27.05.2018, руководитель экспедиции к.г.-м.н. М. Г. Валитов. Экспедиция проведена при поддержке Совета по гидросфере Земли ФАНО РФ, финансирование обеспечено фондом морских экспедиционных исследований ФАНО РФ.

Согласно План-программе рейса район исследований охватывал мало изученную акваторию от 43°30' – 46°30' с.ш., которая с запада ограничена берегом Приморья, а с востока – границей экономической зоны России. Он включал в себя северную часть Центральной котловины, возвышенности северного замыкания Центральной котловины, а также южную часть Татарского прогиба. Глубины моря достигали 3600 м.

Район исследования разделен на 2 полигона. Южный полигон (43°30' – 44°50' с.ш.) расположен в районе северного замыкания Центральной котловины и включает в себя основные геоморфологические структуры: шельф, континентальный склон, абиссальную равнину, возвышенности Витязя и Алпатова и вулканические горы. Северный полигон охватывает южную часть Татарского прогиба на траверсе пролива Лаперуза (рис. 1).

Отбор проб поверхностного слоя воды проводили с глубины от 10 до 100 м в соответствии с ГОСТ Р 53415-2009 (ИСО 19458:2006). Для концентрирования водных проб использовали метод фильтрования. Для проведения молекулярно-биологических исследований воду фильтруют через газовую сетку и фильтры диаметром пор 40 мкм и 20 мкм для раздельной концентрации водорослей, цианобактерий, эубактерий и археобактерий. Фильтры с пробами хранили в стерильных фольгированных пакетах при -20 °С (МУК 4.2.2314-08).

При оценке количества микроорганизмов различных экологотрофических групп культивирование проводили на селективных питательных средах: СММ (морские сапрофитные гетеротрофные микроорганизмы), Баар (сульфатредуцирующие бактерии), Эшби (азотфиксирующие), Виноградского (нитрификаторы), Гильтея (денитрификаторы), среды для железooksисляющих/

марганецоксиляющих бактерий, Ворошиловой – Диановой с 2% стерильной нефти (углеводородоксиляющие).

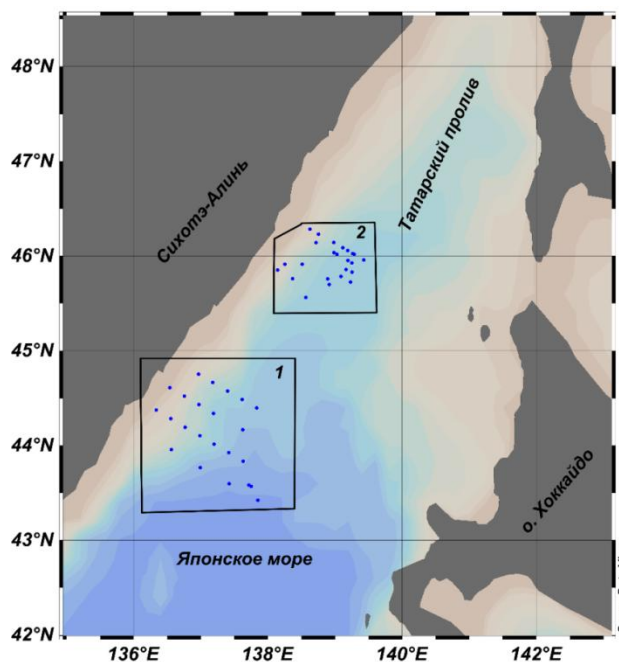


Рис 1. Расположение полигонов работ: 1 – Южный; 2 – Северный

Присутствие бактерий определяли по помутнению среды и (или) образованию бактериальной пленки или осадка, изменению цвета среды. Численность микроорганизмов определяли методом предельных десятикратных разведений, статистическую обработку проводили по таблице Мак-Креди. Время экспозиции составляла от 3 до 7 дней. Температура культивации +15 °С.

Трофические взаимодействия между гетеротрофными простейшими и бактериопланктоном в эпипелагиале Японского моря анализировались с помощью селективных ингибиторов обмена веществ (Weisse, 198). Рассчитывались такие параметры: $k(ч^{-1})$ – валовой темп роста; $g(ч^{-1})$ – скорость выедания бактериопланктона гетеротрофными простейшими; $\mu_c(ч^{-1})$ – нетто скорость роста, рассчитанная как $\mu_c = k - g$; $\mu_m(ч^{-1})$ – скорость роста, измеренная в необработанных контрольных пробах.

При определении количества фагов в воде проводили их предварительное накопление в среде обогащения на тестовых культурах с последующим выявлением зон лизиса (просветления) газона на питательном агаре (МУК 4.2.1018-01). В качестве тест-культур брали *Escherichia coli*, *Bacillus pumilus* и углеводородоокисляющего изолята *Rhodococcus* spp., выделенные из акватории Японского моря, также использовали штамм *Pseudomonas aeruginosa* ATCC, взятый из коллекции НИИ эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова.

Результаты

Всего было исследовано 37 станций: 12 станций – Южный полигон; 25 – Северный. По результатам проведенных исследований показано, что азотфиксирующие, денитрифицирующие бактерии встречаются практически во всех пробах. Их количество варьируется в широком диапазоне значений от 10 до 10^4 кл./мл. В районе Южного полигона численность представителей данных эколого-трофических групп несколько ниже, чем в Северном. Похожая тенденция наблюдается и при анализе распределения органотрофных бактерий. Однако вариативность диапазона значений показателей численности в районе Северного полигона значительно меньше, чем в Южном ($10^2 - 10^4$ и $0 - 10^4$ кл./мл, соответственно). Сульфатредуцирующие бактерии (СРБ)

встречались на территории обоих полигонов во всех пробах. Численность СРБ была достаточно стабильна и составляла около 10^4 кл./мл. Численность нефтеокисляющих микроорганизмов в районе Северного полигона около 10^2 кл./мл, а в Южном – в среднем от 10^2 до 10^3 кл./мл.

Анализ трофических взаимодействий микроорганизмов в эпипелагиале исследуемого района Японского моря показал, что на Северном полигоне скорость роста планктона в контрольных пробах была выше, чем на Южном (табл. 1).

Таблица 1. Характеристики роста эпелагических бактерий в ходе экспериментов

k – валовой темп роста		g – скорость выедания бактериопланктона		μ_c – нетто скорость роста		μ_m – скорость роста в контроле	
Диапазон значений ($ч^{-1}$)	Кол-во проб в % от общего числа	Диапазон значений ($ч^{-1}$)	Кол-во проб в % от общего числа	Диапазон значений ($ч^{-1}$)	Кол-во проб в % от общего числа	Диапазон значений ($ч^{-1}$)	Кол-во проб в % от общего числа
Южный полигон							
0,01-0,09	19,7	0,01-0,05	21,4	-0,1 – -0,01	7,2	0,02 – 0,09	12,9
0,1-0,19	51,1	0,06-0,09	19,7	0 – 0,009	78,6	0,1 – 0,19	63,5
0,2-0,29	18,8	0,1-0,19	17,9	0,01 – 0,19	6,8	0,2 – 0,29	12,0
0,3-0,39	10,4	0,2-0,29	40,9	0,02 – 0,029	7,4	0,3 – 0,39	11,5
Северный полигон							
0,03 – 0,09	16,6	0,05 – 0,09	9,9	-0,1 – -0,06	8,8	0,05 – 0,09	7,1
0,1 – 0,19	38,7	0,1 – 0,19	19,7	-0,05 – -0,01	11,7	0,1 – 0,19	38,1
0,2 – 0,29	25,8	0,2 – 0,29	41,2	0 – 0,04	63,8	0,2 – 0,29	47,5
0,3 – 0,39	18,9	0,3 – 0,39	29,2	0,05 – 0,09	6,4	0,3 – 0,39	7,3
				0,1 – 0,19	9,3		

Скорость выедания бактериопланктона гетеротрофными простейшими, как на первом, так и на втором полигоне, была практически одинаковой. Однако на Северном полигоне диапазон исследуемого показателя был шире, чем на Южном (от 0,05 до 0,39 и от 0,01 до 0,29 $ч^{-1}$, соответственно). При этом оценка нетто скорости роста бактериопланктона показала, что в Северном полигоне она была выше, чем в Южном более чем в 4 раза.

Определение количества фагов в воде показало, что наибольшее количества отрицательных колоний *E. coli*, *B. Pumilus* наблюдали в Южном полигоне, а у углеводородоокисляющего изолята *Rhodococcus* spp. – в Северном. Численность бактериофагов *P.aeruginosa* на обоих полигонах не имела достоверных различий.

Заключение

В южном районе во всех пробах над всеми эколого-трофическими группами, кроме СРБ и денитрификаторами, преобладают органотрофные бактерии. Наименьшую долю в структуре сообществ занимают азотфиксирующие и нитрифицирующие микроорганизмы, как первой, так и второй фазы нитрификации. Нефтеокисляющие микроорганизмы не занимают ведущих ролей в микробиоценозах южного полигона, однако их доля превышает долю нитрификаторов и сопоставима с числом азотфиксаторов.

В северном полигоне органотрофные бактерии не являются главной частью сообщества, уступая эту роль бактериям цикла азота и серы. При этом доля нитрифицирующих бактерий выше, чем денитрификаторов. Нефтеокисляющие бактерии в структуре сообщества сильно уступают СРБ и азотфиксаторам. Их доля сопоставима с долей органотрофов. Исследование фаговой

нагрузки на бактериальные сообщества показало, что в Южном районе она в основном приходится на органотрофные бактерии, а в Северном на углеводородокисляющие.

Оценка трофических связей показала, что на Северном полигоне скорость роста бактерий значительно выше, чем на Южном, что позволяет сделать вывод, о ведущей роли бактерий в этом районе в деструкции органического вещества. Также Северном полигоне основной вклад в формирование планктона вносят бактерии с хемолитотрофным типом питания. Возможно, это связано с обилием газонасыщенных структур типа «чимней» в верхней части осадочного разреза на этом полигоне. Эти структуры впервые открыты в проведенной нами экспедиции. Структуры «чимней» являются поставщиками метана на морское дно. Концентрации этого газа достигали величин, достаточных для формирования газогидратов в донных отложениях. Газогидратоносные участки всегда являются оазисами биологической активности.

Приведенные результаты являются новыми и вносят важный вклад в морские экспедиционные исследования РАН в Дальневосточных морях. В 2019 г. будут выполнены дополнительные экспедиции в районе работ.

Исследование частично поддержано грантом РФФИ 18-05-00153А «Исследование геолого-геофизических и газогеохимических закономерностей формирования многоярусной газогидратоносности морей Восточной Азии».

Список литературы

- Sanchez-Carrilo S., Alvares-Cobelas M.* Nutrient dynamics and eutrophication patterns in a semi-arid wetland: the effects of fluctuating hydrology // *Water, Air, and Soil Pollution*. 2001. V. 131. P. 97-118.
- Румянцева Е.В., Косолапова Н.Г., Косолапов Д.Б.* Взаимоотношения бактериопланктона, гетеротрофных нанофлагеллят и вириопланктона в литорали крупного равнинного водохранилища: влияние колониальных птиц // *Микробиология*. 2016. № 5. С. 588-597.
- ГОСТ Р 53415-2009 (ИСО 19458:2006) ВОДА. Отбор проб для микробиологического анализа. – М.: Стандартинформ, 2011 – 28с.
- МУК 4.2.2314-08 Методы санитарно-паразитологического анализа воды. – М.: Федеральный центр гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора, 2008 – 19 с.
- МУК 4.2.1018-01 Санитарно-микробиологический анализ питьевой воды
- Weisse T.* The microbial loop in the Red Sea: dynamics of pelagic bacteria and heterotrophic nanoflagellates // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1989 – Vol. 55. – P. 241-250.

Изучение способности микроорганизмов к росту и утилизации углеводов в морских условиях при отрицательных температурах

Русанова М.И., Гавирова Л.А., Шестаков А. И.

МГУ имени М.В. Ломоносова, биологический факультет

По мере освоения нефтяных запасов Арктики увеличивается и антропогенное загрязнение этого региона углеводородами. При механической очистке северных территорий основными проблемами являются снежно-ледовый покров, который удерживает нефть, а также низкие температуры. Благодаря способности некоторых микроорганизмов окислять углеводороды возможно создание биопрепаратов для очистки нефтяных загрязнений, а поиск психротрофных углеводородоокисляющих бактерий делает возможным использование микробных биопрепаратов на их основе в условиях Арктики.

Образцами для нашего исследования являлись 80 проб, отобранные в нефтезагрязненных прибрежных участках акваторий вблизи г. Мурманск и о. Вайгач. В результате было получено 75 накопительных и 13 чистых культур микроорганизмов, способных окислять нефтепродукты при отрицательных условиях. Культивирование проводили на питательной среде Таусона с нефтью в качестве основного источника углерода при температуре – 2,5°C. На основании визуальной оценки скорости роста и интенсивности эмульгации нефти для дальнейшего исследования было выбрано 6 накопительных и 4 чистых культуры, относящиеся к родам *Pseudoalteromonas*, *Rhodococcus* и *Shewanella*. Был произведен гравиметрический анализ убыли нефтепродуктов для выбранных культур, для этого пробы культивировали в течение 30 суток в двух вариантах – со льдом и безо льда. Наибольшая убыль для варианта культивирования безо льда составила $43 \pm 3\%$ и $20 \pm 5\%$ у накопительных и чистых культур соответственно, для варианта культивирования со льдом – $17 \pm 1\%$ и $16 \pm 5\%$.

В настоящее время на базе Беломорской биологической станции им. Н.А.Перцова Биологического факультета Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова проводятся полевые эксперименты по оценке способности культур к утилизации углеводов в условиях, приближенных к реальным.

Изучение функционального состояния фотосинтетического аппарата фитопланктона в отделяющихся водоемах на Беломорском побережье с помощью флуоресцентных методов

Тодоренко Д.А.¹, Краснова Е.Д.², Маторин Д.Н.¹

¹МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

²МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова

Фитопланктон является первичным звеном водных экосистем, который определяет их состояние и продуктивность. При воздействии различных экологических факторов, в том числе антропогенных загрязнений, в первую очередь изменяются количественные и качественные характеристики фитопланктона (Falkowski, Raven, 2007). Изменения состояния фитопланктона приводят к изменениям в остальных звеньях водной экосистемы. В основе функционирования водных экосистем лежит процесс фотосинтез, по характеристикам которого можно оценивать физиологическое состояние фитопланктона и судить о качестве водной среды (Маторин, Рубин, 2012).

Одним из наиболее экспрессных и высокочувствительных методов, позволяющим получать информацию о протекании фотосинтетических реакций и, соответственно, о физиологическом состоянии фитопланктона в режиме реального времени является метод флуоресценции хлорофилла. Хлорофилл, находящийся в фотосинтетических мембранах водорослей, является своеобразным «природным датчиком» фотосинтетической активности клеток за счет способности испускать флуоресценцию после поглощения кванта света при переходе из возбужденного синглетного состояния в основное. Регистрация интенсивности флуоресценции при насыщающем фотосинтезе свете (F_M) и в условиях низкой интенсивности света, не вызывающих изменений состояния фотосинтетического аппарата (F_0), позволяет определить максимальную эффективность

процессов ФС 2, которая равна $\frac{(F_M - F_0)}{F_M} = \frac{F_V}{F_M}$. Параметр F_V/F_M представляет собой безразмер-

ную энергетическую характеристику фотосинтеза, аналогичную коэффициенту полезного действия. Интенсивность флуоресценции (F_0) пропорциональна суммарному свето-собирающему комплексу (ССК) фитопланктона, содержащегося в единице объема воды, и после калибровки коррелирует с содержанием хлорофилла в клетке (Matorin et al., 2004). Параметр F_0 используют для оценки биомассы и скорости роста водорослей, а отношение F_V/F_M для оценки квантового выхода фотосинтеза, который является мерой физиологической активности водорослей. Значение $F_V/F_M > 0,5$ указывает на высокую активность водорослей, а значение $F_V/F_M < 0,5$ свидетельствует о неудовлетворительном состоянии.

На основе флуоресценции хлорофилла на кафедре биофизики биологического факультета МГУ разработана «Методика измерений обилия и индикации изменения состояния фитопланктона в природных водах флуоресцентным методом» (ФР.1.39.2011.11246, ПНДФ 14.2.268-2012). Методика допущена для целей государственного экологического контроля по разделу количественный химический анализ вод (Маторин и др., 2012).

В последнее время в исследованиях по оценке эффективности протекания фотосинтетических реакций у высших растений и культур водорослей используют регистрацию световых зависимостей фотохимического и нефотохимического тушения флуоресценции, которые проводят на флуориметрах типа PAM (Pulse Amplitude Modulation) (Schreiber, 2004). Кроме того, активно развиваются методы измерения индукционных кривых флуоресценции с высоким временным разрешением (начиная с 10 мкс) при возбуждении интенсивным светом на флуориметрах типа PEA (Plant Efficiency Analyzer) (Strasser et al., 2004; Antal et al., 2009).

Эти методы флуоресценции хлорофилла мы применили для оценки функционального состояния фотосинтетического аппарата фитопланктона на примере стратифицированных водоемов, отделяемых от Белого моря. Исследуемые водоемы расположены в Кандалакшском заливе; это небольшие прибрежные лагуны (от 1 до 10 га), образующиеся в результате поднятия беломорского берега. Среди них выделяют водоемы, в которых прослеживается связь с морем (лагуна на Зеленом мысе), частично изолированные (озера Кисло-Сладкое и Нижнее Ершовское) и полностью изолированные (озера Трехцветное и Еловое) (Краснова и др., 2013).

Распределения параметров флуоресценции фитопланктона и освещенности по глубине, показали, что в верхнем перемешиваемом слое в лагуне на Зеленом мысе, озерах Кисло-Сладком и Нижнее Ершовском обилие фитопланктона, определенное по параметру F_0 , было низким по сравнению с нижележащими слоями. В этом слое воды вне зависимости от солености и температуры активность фитопланктона была снижена, значение параметра F_V/F_M было в диапазоне от 0,2 до 0,4. Снижение параметров флуоресценции было связано с низкой концентрацией биогенных элементов (0 – 0,02 мгN/л и 0,004 – 0,021 мгP/л) в верхнем слое воды, характерной для данного периода (Ильяш и др., 2003), а также с достаточно повышенной освещенностью (до 46000 лк) в этом слое, связанной, вероятно, с полуденной депрессией фотосинтеза. По мере удаления вглубь водоема наблюдали рост сигналов флуоресценции и экспоненциальное снижение потока фотонов. На этих глубинах освещенность была близка к насыщающему фотосинтез уровню. На границе аэробной и анаэробной зон обнаружено массовое обилие фитопланктона с высокой эффективностью первичных процессов фотосинтеза (ППФ) ($F_V/F_M = 0,5 - 0,77$) при низких показателях освещенности (0,02 – 2% ФАР от величины на поверхности). Такие высокие значения F_V/F_M характерны для водорослей, растущих в оптимальных лабораторных условиях (Falkowski, Raven, 2007). В лагуне на Зеленом мысе и озерах Кисло-Сладком и Нижнем Ершовском в слое хемоклина по видовому составу доминировали криптофитовые водоросли. Видовой состав в лагуне на Зеленом мысе был представлен *Rhodomonas* sp. и *Carteria* sp., в оз. Кисло-Сладком – только *Rhodomonas* sp. Обилие криптофитовых водорослей зависело не только от достаточно высокой обеспеченности минеральным питанием, а также от температурного режима в исследуемых водоемах.

Фитопланктон, обитающий в слое хемоклина, адаптирован к более низким интенсивностям освещения. При таких условиях содержание хлорофилла на реакционный центр (РЦ) гораздо выше для того, чтобы обеспечить высокую вероятность разделения зарядов в РЦ ФС 2, что подтверждалось измеренными спектрами поглощения и флуоресценции, а также полученными параметрами флуоресценции, представленными ниже. Соответственно, насыщение цепи электронного транспорта у криптофитовых водорослей наблюдалось при более низких интенсивностях света. Световые кривые скорости нециклического электронного транспорта (rETR) у криптофитовых водорослей из разных водоемов отличались между собой, что, вероятно, было обусловлено разной интенсивностью света проникающей в эти водоемы. При интенсивностях, выше насыщающих фотосинтез происходило подавление электрон-транспортной активности ввиду перевосстановленности ЭТЦ, при которых наблюдали возрастание нефотохимического тушения (NPQ).

Проведено измерение индукционных кривых флуоресценции и определение параметров JIP-теста (Strasser et al., 2004). У фитопланктона, обитающего в слое хемоклина, доля Q_B -невосстанавливающих центров (V_J) была низкой по сравнению с фитопланктоном из вышележащих горизонтов, что увеличивало вероятность транспорта электронов за пределы Q_A^- (ψ_0). Кроме того, скорость закрывания РЦ ФС 2 (M_0) у них также была снижена, что указывает на постепенное заполнение электронных переносчиков на акцепторной стороне ФС 2.

Криптофитовые водоросли из лагуны на Зеленом мысе, озер Кисло-Сладкое и Нижнее Ершовское обладали более высокой активностью первичных фотохимических реакций по сравнению с зелеными и эвгленовыми водорослями из зоны хемоклина озер Еловое и Трехцветное. У зеленых и эвгленовых водорослей активность электронного транспорта (ϕ_{E0}) была снижена за счет относительно невысоких значений F_V/F_M . Дынные водоросли характеризовались более высокими значениями квантового выхода рассеивания энергии в тепло (Dl_0/RC). Кроме того, у них

отмечалось увеличение рассеивания энергии на один активный РЦ по сравнению с криптофитами за счет меньшей доли функционирующих РЦ (ABS/RC). В то время как у криптофитовых обнаружена высокая функциональная активность ФС 2 (PI_{ABS}), обусловленная высокой долей активных РЦ и эффективностью первичной фотохимической реакцией в ФС 2 (F_V/F_M). Параметр PI_{ABS} , как и параметры F_V/F_M и ABS/RC, являются чувствительными к дефициту минерального питания, в частности азота, в среде (Zivcak et al., 2014). Так, высокие значения PI_{ABS} были зарегистрированы в оз. Нижнее Ершовское, где содержание аммонийного азота в слое хемоклина было максимальным.

Проведенные исследования показали, что высокая эффективность первичных процессов фотосинтеза, выраженная через эффективность первичной фотохимической реакции (F_V/F_M), активность электронного транспорта (ϕ_{E0}) и показатель производительности ФС 2 (PI_{ABS}), была характерна для горизонтов с массовым развитием водорослей, в особенности с массовым развитием криптофитовых водорослей. Обилие фитопланктона в слое хемоклина не лимитировано светом, несмотря на низкую освещенность в этом слое. Массовое развитие водорослей зависело от содержания биогенных элементов на границе аэробной и анаэробной зон. Максимальное обилие криптофитовых водорослей обнаружено в оз. Кисло-Сладкое, где зарегистрированы максимальные значения температуры (20°C). У водорослей, обитающих в хемоклине, доля активных РЦ и размер антенны были больше, чем у водорослей из верхних слоев воды, что объясняет их высокую эффективность ППФ. Поверхностные слои водоемов вне зависимости от их солености и температуры были бедны фитопланктоном с низкой фотосинтетической активностью ($F_V/F_M = 0,2 - 0,4$). Пониженный квантовый выход ППФ фитопланктона в верхнем перемешиваемом слое, вероятно, был обусловлен азотным дефицитом и повышенной интенсивностью света в период исследований.

Список литературы

- Ильяш Л.В., Житина Л.С., Федоров В.Д. Фитопланктон Белого моря. М.: Янус-К, 2003. – 168 с.
- Краснова Е.Д., Пантюлин А.Н., Маторин Д.Н., Тодоренко Д.А., Белевич Т.А., Милютин И.А., Воронов Д.А. Природа красных слоев в водоемах, отделяющихся от Белого моря // М.: КМК, Труды ББС МГУ – 2013. – С. 151-156.
- Маторин Д.Н., Осипов В.А., Рубин А.Б. Методика измерений обилия и индикации изменения состояния фитопланктона в природных водах флуоресцентным методом. Теоретические и практические аспекты. Учебно-методическое пособие. М.: Альтрек, 2012. – 138 с.
- Маторин Д.Н., Рубин А.Б. Флуоресценции хлорофилла высших растений и водорослей. М.–Ижевск: ИКИ-РХД, 2012. – 256 с.
- Antal T.K., Matorin D.N., Ilyash L.V., Volgusheva A.A., Osipov V.A., Konyuhov I.V., Krendeleva T.E., Rubin A.B. Probing of photosynthetic reactions in four phytoplanktonic algae with a PEA fluorometer // Photosynthesis Res. – 2009. – Vol.102. – P. 67-76.
- Falkowski P.G., Raven J.A. Aquatic photosynthesis. USA: Princeton university press, 2007. – 488 p.
- Matorin D.N., Antal T.K., Ostrowska M., Rubin A.B., Ficek D., Majchrowski R. Chlorophyll fluorimetry as a method for studying light absorption by photosynthetic pigments in marine algae // Oceanologia. – 2004. – Vol.46. – No.4. – P. 519-531.
- Schreiber U. Pulse-Amplitude (PAM) fluorimetry and saturation pulse method. In: Chlorophyll fluorescence: A signature of Photosynthesis. Papageorgiou G. and Govindjee (eds.). The Netherlands, Dordrecht: Springer, 2004. – P. 279–319.
- Strasser R.J., Tsimilli-Michael M., Srivastava A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. In: Chlorophyll fluorescence: A signature of Photosynthesis. Papageorgiou G. and Govindjee (eds.). The Netherlands, Dordrecht: Springer, 2004. – P. 321-362.
- Živčák M., Olšovská K., Slamka P., Galambošová J., Rataj V., Shao H.B., Brestič M. Application of chlorophyll fluorescence performance indices to assess the wheat photosynthetic functions influenced by nitrogen deficiency // Plant Soil Environ. – 2014. – Vol.60. – No.5. – P. 210-215.

Разнообразие симбиотических люминисцентных бактерий Белого моря

Чеканов К.А., Кублановская А.А., Исмаилов А.Д., Лобакова Е.С.

МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

Введение

Люминесцентные бактерии широко распространены в водных морских биотопах (Dunlap, 2014). Однако встречаются пресноводные виды, а также симбионты почвенных нематод (Hastings and Nealson, 1977). Способность к биолюминесценции встречается у филогенетически несвязанных групп бактерий; в тоже время некоторые люминесцентные штаммы находятся в тесном родстве со штаммами, не способными к свечению (Hastings and Nealson, 1977; Widder, 2010). Среди люминесцентных бактерий встречаются как свободноживущие, так и симбиотические виды (Hastings and Nealson, 1977; Dunlap, 2014).

Выделены и детально описаны штаммы люминесцентных бактерий из морской воды, морских рыб и беспозвоночных животных (Nealson, 1979; Shilo and Yetinson, 1979) тропических морей. Детально изучена физиология люминесцентных бактерий-симбионтов рыб Белого моря (Кац, Исмаилов, 2009; Aleskerova et al. 2017). Тем не менее, разнообразие микроорганизмов морей высоких широт, в том числе Белого моря, в целом и люминесцентных бактерий в частности изучено сравнительно слабо. Настоящая работа посвящена выделению и молекулярно-биологической идентификации люминесцентных бактерий-симбионтов рыб Белого моря.

Материалы и методы

В июле – августе 2018 г. в акватории Кандалакшского залива Белого моря проводили вылов рыб, характеризующихся разными ареалами обитания (донные и пелагические). Для исследования заселения люминесцентными бактериями рыб проводили выделение их с поверхности тела и из различных органов в следующей последовательности: поверхность тела – плавники – носовая и ротовая полости – жабры – брюшная полость – почки – пищеварительный тракт – печень – селезенка – гонады. Предварительное обездвиживание рыбы проводили путем разрушения спинного мозга с помощью препаровальной иглы или скальпеля. Желудочно-кишечный тракт рыб, как правило, был заселен нематодами. Исследование сопровождалось видовой идентификацией рыб и морфометрией. Все операции проводили с использованием стерильных и охлажденных до 4°C материалов и сред.

Выделение культур проводили с применением стандартных микробиологических методик. Использовали селективную среду, отличительной особенностью которой было повышенное содержание хлорида натрия (Aleskerova et al. 2017). Культуры бактерий были получены из отдельных колоний, выращенных при последовательном расewe фрагментов биоматериала на твердую среду и инкубации при температуре 12-14°C.

Генотипирование полученных штаммов бактерий осуществляли на основании полной последовательности гена 16S рРНК (16S rRNA). Из образцов культур выделяли геномную ДНК при помощи набора реактивов Mag Jet Plant Genomic DNAkit (Thermo Scientific, США) по протоколу изготовителя. Целевой фрагмент амплифицировали при помощи полимеразной цепной реакции и секвенировали, как описано в Ast et al. (2009).

Анализ данных секвенирования осуществляли при помощи программного пакета MEGA 6.06 (Tamura et al., 2013). Поиск ближайших гомологов проводили при помощи эвристического алгоритма парного выравнивания BLAST (Edgar, 2010) в базе данных NCBI GenBank. Множественное выравнивание осуществляли при помощи итерационного алгоритма Muscle (Edgar, 2004): 10 итераций и прочими параметрами, заданными по умолчанию. Построение филогенетического дерева осуществили при помощи алгоритма, основанного на максимизации функции

правдоподобия (Aldrich, 1997). Для этого при помощи информационного алгоритма Акаике были подобраны параметры наиболее оптимальной модели эволюции ДНК К2 (Kimura 1980). Точность топологии оценивали при помощи метода «обувных петель» (1000 повторностей) (Felsenstein, 1985).

Результаты и обсуждение

Летом 2018 года было проведено выделение штаммов люминесцентных бактерий с поверхности тела и из внутренних органов рыб пяти видов: *Myoxocephalus scorpius* (Scorpaeniformes, Cottidae), *Agonus cataphractus* (Scorpaeniformes, Agonidae), *Liopsetta glacialis* (Pleuronectiformes, Pleuronectidae), *Gadus morhua marisalbi* (Gadiformes, Gadidae), *Clupea pallasii* (Clupeiformes, Clupeidae). Всего было выделено 15 штаммов бактерий из пяти различных родов, относящихся к трем различным семействам (Таблица 1).

Таблица 1. Штаммы люминесцентных бактерий, выделенные из различных видов рыб Белого моря. Указана их видовая/родовая принадлежность и семейство на основании последовательности 16S rRNA и орган выделения. *-образец для выделения содержал также нематод кишечника рыб.

Штамм	Род/Вид	Семейство	Животное-хозяин	Источник
7LMs78	<i>Photobacterium</i> sp.	Vibrionaceae	<i>Myoxocephalus scorpius</i>	кишечник
8LMs78	<i>Vibrio</i> sp.	Vibrionaceae	<i>Myoxocephalus scorpius</i>	кишечник
1LMs78	<i>Aliivibrio logei</i>	Vibrionaceae	<i>Myoxocephalus scorpius</i>	кишечник
3LMs78	<i>Aliivibrio logei</i>	Vibrionaceae	<i>Myoxocephalus scorpius</i>	кишечник*
4LMs78	<i>Aliivibrio logei</i>	Vibrionaceae	<i>Myoxocephalus scorpius</i>	кишечник*
5LMs78	<i>Aliivibrio logei</i>	Vibrionaceae	<i>Myoxocephalus scorpius</i>	кишечник*
9LMs78	<i>Photobacterium</i> sp.	Vibrionaceae	<i>Myoxocephalus scorpius</i>	кишечник
10LMs78	<i>Photobacterium</i> sp.	Vibrionaceae	<i>Myoxocephalus scorpius</i>	кишечник
11LMs78	<i>Photobacterium</i> sp.	Vibrionaceae	<i>Myoxocephalus scorpius</i>	кишечник
12LMs78	<i>Aliivibrio logei</i>	Vibrionaceae	<i>Myoxocephalus scorpius</i>	кишечник
14LXy78	<i>Aliivibrio sifiae</i>	Vibrionaceae	<i>Agonus cataphractus</i>	печень
13LXy78	<i>Photobacterium</i> sp.	Vibrionaceae	<i>Liopsetta glacialis</i>	кишечник жаберная
15LXy78	<i>Photobacterium</i> sp.	Vibrionaceae	<i>Gadus morhua marisalbi</i>	крышка (со- скоб)
16LXy78	<i>Kosakonia cowanii</i>	Enterobacteriaceae	<i>Gadus morhua marisalbi</i>	желудок
20LCp78	<i>Shewanella</i> sp.	Shewanellaceae	<i>Clupea pallasii</i>	желудок

Определено, что люминесцентные бактерии распределены в организме рыб неравномерно. В ходе работы не удалось выделить штаммы бактерии из селезенки, почек и гонад. Большая часть штаммов была получена из различных отделов желудочно-кишечного тракта: желудка, переднего и заднего отдела кишечника (Таблица 1). По одному штамму выделено из печени и с поверхности тела. Выделить штаммы светящихся бактерий удалось лишь из взрослых особей рыб. Органы мальков бактерий не содержали, из чего можно сделать вывод, что заселение люминесцентными бактериями желудочно-кишечного тракта рыб происходит в процессе роста. Полагают, что микроколонии люминесцентных бактерий находятся в донных отложениях и в толще воды, где они ассоциированы с мелкими частичками разлагающихся органических веществ. В организм рыб бактерии попадают с пищей и/или током воды (Dunlap, 2014).

Путем анализа последовательности 16S rRNA установлено, что полученные штаммы кластеризуются на филогенетическом дереве с представителями четырех различных родов: *Photobacterium*, *Aliivibrio*, *Vibrio*, бактерии семейства Enterobacteriaceae, идентифицированные как *Kosakonia cowanii*, а также бактерии рода *Shewanella* (Рис. 1, Таблица 1). Бактерии *Photobacterium*, *Aliivibrio*, *Vibrio* из семейства Vibrionaceae являются классическим примером светящихся прокариот (Dunlap, 2014). Роды *Photobacterium* и *Aliivibrio* традиционно относят к симбиотическим

бактериям морских животных, в то время как *Vibrio*— преимущественно описывается как сапрофитный микроорганизм (Dunlap, 2014). Для бактерий рода *Schewanella* и некоторых представителей Enterobacteriaceae также ранее описана способность к биолуминисценции (Dunlap, 2014). Известно, что представители Enterobacteriaceae (род *Photorhabdus*) встречаются в кишечнике почвенных нематод (Dunlap, 2014). Для рыб светящиеся представители рода Enterobacteriaceae ранее не описаны. Поэтому выделенный штамм *Kosakoniacowanii* 16LXy78 мог исходно являться не эндосимбионтом непосредственно кишечника рыбы-хозяина, а быть симбионтом нематод, массового развивающихся переднем отделе кишечника рыб.

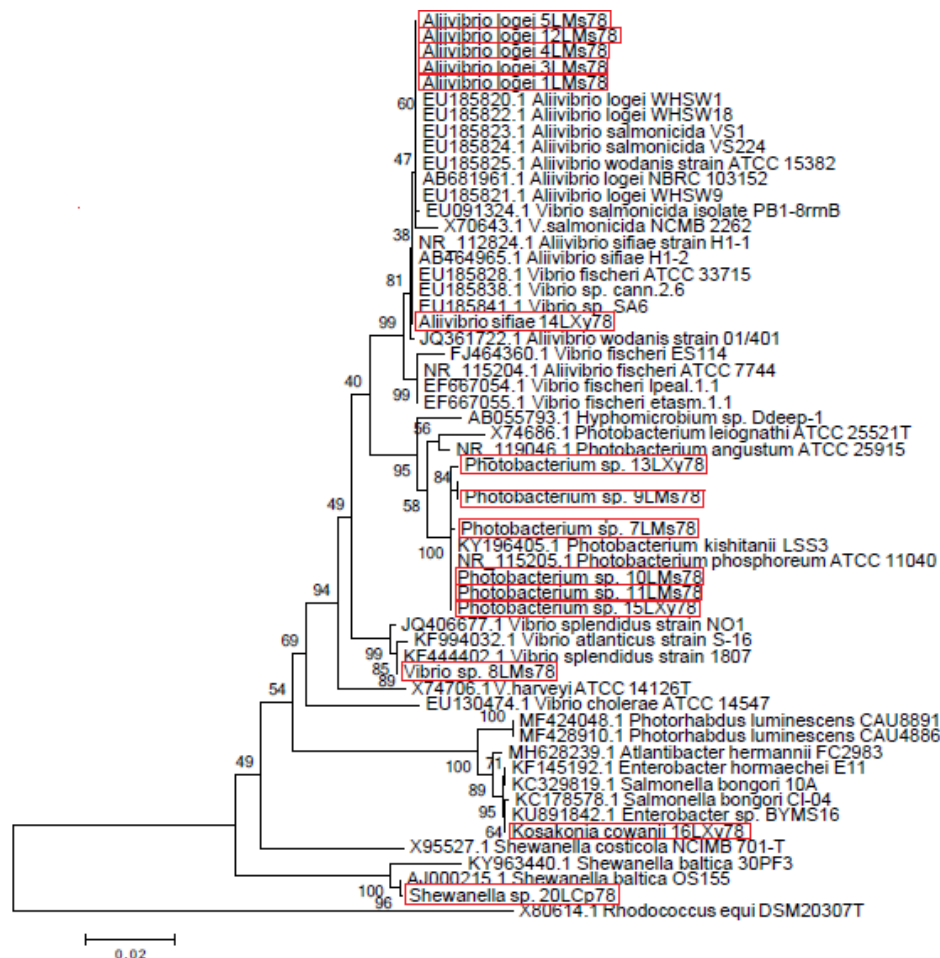


Рис. 1. Филограмма, построенная на основании последовательностей 16S rRNA светящихся бактерий. Над соответствующими узлами показаны значения их поддержки методом «обувных петель» (в процентах).

Дерево представлено относительно шкалы в числе замен в расчете на одну позицию в множественном выравнивании.

В результате уточнения систематики рода *Aliivibrio*, одного из наиболее крупных родов люминесцентных бактерий, систематическое положение целого ряда штаммов неоднократно менялось (Ast et al., 2009). В настоящее время принято выделять следующие виды в составе данного рода: *A. logei*, *A. wodans*, *A. thorii* и *A. sifiae*, также упоминаются *A. finisterrensis* и патогенный вид *A. salmonicida* (Ast et al., 2009; Dunlap, 2014). Большая часть бактерий рода *Aliivibrio*, полученных в работе, находится в кладе *A. logei* (Рис. 1: 4LXy78), выделенный из *A. cataphractus*, близок к виду *A. sifiae* (Рис. 1). Следует отметить, что полученные данные свидетельствуют об отсутствии специфической приуроченности родов и видов люминесцентных бактерий к определенным видам рыб. Кроме того, бактерии, выделенные из рыб одного вида, могут принадлежать к разным родам и видам (в том случае, если считать понятие вида применимым для описания

разнообразия бактерий). Вместе с тем, наиболее часто из изученных образцов рыб исследуемых видов выделяются бактерии двух родов – *Aliivibrio* и *Photobacterium*. Одним из интересных полученных результатов является выделение штаммов «неканонических» родов люминесцентных бактерий – *Shewanella* и *Kosakonia*. Полученные в работе данные о биоразнообразии люминесцентных бактерий в рыбах Белого моря представляется перспективной темой дальнейших исследований.

Заключение

Таким образом, люминесцентные бактерии Белого моря относятся к филогенетически различным группам и достаточно полно описывают разнообразие известных прокариот, способных к биолюминесценции.

Список литературы

- Dunlap P. (2014). Biochemistry and genetics of bacterial bioluminescence. In: Bioluminescence: Fundamentals and Applications in Biotechnology–Volume 1 (pp. 37-64). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Hastings J.W., & Nealson K.H. (1977). Bacterial bioluminescence. Annual Reviews in Microbiology, 31(1), 549-595.
- Widder E.A. (2010). Bioluminescence in the ocean: origins of biological, chemical, and ecological diversity. Science, 328 (5979), 704-708.
- Shilo M., & Yetinson T. (1979). Physiological characteristics underlying the distribution patterns of luminous bacteria in the Mediterranean Sea and the Gulf of Elat. Applied and Environmental Microbiology, 38(4), 577-584.
- Aleskerova L E., Alenina K.A., Efremenko E.N., & Ismailov A.D. (2017). The factor stabilizing the bioluminescence of PVA-immobilized photobacteria. Microbiology, 86(2), 218-224.
- Ast J.C., Urbanczyk H., & Dunlap P.V. (2009). Multi-gene analysis reveals previously unrecognized phylogenetic diversity in *Aliivibrio*. Systematic and Applied Microbiology, 32(6), 379-386.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipowski A., & Kumar S. (2013). MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. Molecular Biology and Evolution, 30(12), 2725-2729.
- Edgar R.C. (2010). Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST. Bioinformatics, 26(19), 2460-2461.
- Edgar R.C. (2004). MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. Nucleic Acids Research, 32(5), 1792-1797.
- Aldrich J. (1997) RA Fisher and the making of maximum likelihood 1912-1922. *Statistical Science* 12:162–176.
- Kimura M. (1980) A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16:111-120.
- Felsenstein J. (1985) Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39:783–791.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipowski A., & Kumar S. (2013). MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*, 30(12), 2725-2729.
- Kuts, V.V., & Ismailov, A.D. (2009). Physiological and emission characteristics of the luminescent bacterium *Photobacterium phosphoreum* from the White Sea. *Microbiology*, 78(5), 554.

Элементный состав лишайников в окрестностях ББС имени Н.А. Перцова МГУ (северо-западное побережье Кандалакшского залива Белого моря)

Шевченко В.П., Стародымова Д.П., Максимова О.В., Кучерук Н.В.

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва

Лишайники, являющиеся симбиозом водоросли и гриба, получают необходимую влагу, биогенные вещества и микроэлементы преимущественно из атмосферы; они обладают большой площадью поверхности, что делает их естественными биосорбентами. Поэтому элементный состав лишайников может показать степень накопления загрязняющих веществ в экосистеме в результате атмосферного переноса. Изучен элементный состав более 25 проб эпифитных, эпигейных и эпилитных лишайников, отобранных в окрестностях ББС имени Н.А. Перцова МГУ. Пробы лишайников отбирали в стерильные полиэтиленовые пакеты, используя одноразовые полиэтиленовые перчатки. Высушенные пробы очищали от инородных примесей (фрагменты других растений, частицы почвы). Далее пробы растерли в агатовой ступке и разложили смесью концентрированных ультрачистых H_2O_2 , HNO_3 и HF в тефлоновых контейнерах. Элементный состав проб изучали методом масс-спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой (ИСП-МС). Практически все пробы лишайников оказались значительно обогащены следующими элементами: K, Ca, Mn, Zn, As, Rb, Sb, Pb, Bi, Cd. Обогащение лишайников K, Ca, Mn, Rb может быть объяснено тем, что эти элементы, являясь биофильными, лучше усваиваются лишайниками. Поступление в растительный покров Zn, As, Sb, Pb, Bi и Cd в исследуемом регионе происходит в основном за счет дальнего атмосферного переноса от удаленных антропогенных источников.

Пленарное заседание / Plenary session

Итоги 60-летнего изучения планктонных экосистем Белого моря на Беломорской биологической станции МГУ и направления будущих исследований

Кособокова К.Н.

Институт океанологии им. П.П. Шишова РАН, Москва

Введение

История изучения зоопланктона Белого моря насчитывает уже более 130 лет. Первые работы по планктону были традиционно зоологическими и фаунистическими, затем в начале XX века появились сведения о зоогеографическом составе зоопланктона и первые количественные оценки его обилия (Виркетис 1926, 1929; Дерюгин, 1928; Гурьянова, 1948). Период наиболее интенсивного и разностороннего изучения зоопланктона пришелся на 1960-2010-е годы, когда наблюдался общий расцвет отечественной планктонологии, утверждение количественных методов исследований и комплексного подхода к оценке процессов в пелагиали. Именно в этот период были сформулированы основные представления о структуре, сезонной динамике и продуктивности планктонных экосистем Белого моря, причем существенная часть этих представлений была разработана на основе исследований, проведенных на Беломорской биостанции МГУ им. Н.А. Перцова.

Исследования зоопланктона на биостанции проводятся с 1953 г. уже более 60 лет. Вначале они ограничивались только изучением планктонной фауны на прибрежных акваториях в непосредственной близости от биостанции в рамках летней практики студентов Биофака МГУ (Перцова, 2014). Однако уже в 1959 г. по инициативе Н.М. Перцовой наблюдения выходят за рамки чисто фаунистических и становятся круглогодичными. С начала 1960-х сбор планктона и оценка его обилия и распределения проводится на разрезе вдоль оси пролива Великая Салма (Кандалакшский залив) (Перцова, 1962) и на постоянных станциях. Одна из них располагалась напротив биостанции в точке с глубиной 20 м (станция 1), вторая – у о. Величаиха, в точке с глубиной 100 м (станция 2). На станции 1 сбор зоопланктона в безледный период осуществляли с интервалом в 7-10 дней, в остальные месяцы – со льда через лунку 1-2 раза в месяц. На глубоководной станции сборы проводили в безледный период ежемесячно с июня по ноябрь, а зимой со льда с февраля по апрель. Для проведения этих работ не требовалось больших судов, и все результаты этого периода были получены с моторных лодок и маломерного судна «Биолог» (гидрографический бот ББС МГУ) с использованием простой ручной лебедки.

К тому времени уже было известно, что по своему зоогеографическому составу планктонная фауна Белого моря имеет смешанный характер (Виркетис 1926, 1929; Дерюгин, 1928; Гурьянова, 1948). Проведенные на ББС МГУ исследования позволили количественно оценить соотношение различных зоогеографических групп и установить, что среди многоклеточных в планктоне по числу видов преобладают арктические и аркто-бореальные формы – 63%, а бореальные составляют 17% (Перцова, Прыгункова, 1995). Наряду со средними оценками, работы на постоянных станциях позволили выявить неизвестные до этого закономерности сезонной динамики зоогеографического состава зоопланктона и пространственного распределения видов разной биогеографической природы. Было установлено, что в мелководных и глубоководных районах моря (глубины >100 м) соотношение представителей разных групп различается как по числу видов, так и по их вкладу в численность и биомассу (Перцова, 1984), и это соотношение и на мелководье, и в глубоководных районах меняется от сезона к сезону (Перцова, 1984).

В 1960 г. сотрудники биостанции МГУ Е.М. Майер и Н.М. Перцова были приглашены участвовать в сезонных наблюдениях в Кандалакшском заливе на судне «Профессор Месяцев», принадлежавшем биостанции «Картеш», которая в тот период не имела своих планктонологов. Эти сезонные съемки позволили поставить новый круг задач и существенно расширить район наблюдений. В 1960 г. было проведено два рейса «Месяцева» – весенний и летний. Осенний состоялся в 1961 г., а в 1962 и 1963 г. было проведено еще два рейса в Кандалакшском заливе и Бассейне Белого моря. В 1962 г. «Профессор Месяцев» повторил разрез Архангельск – Кандалакша, который впервые был проведен в Белом море в 1922-25 гг. Е.М. Майер и Н.М. Перцова участвовали во всех этих экспедициях. Полученный материал позволил исследовать горизонтальное и вертикальное распределение зоопланктона по всей акватории Белого моря в разные сезоны и сезонную динамику биомассы зоопланктона (Перцова, 1970, 1971). В дальнейшем исследования по всей акватории Белого моря были продолжены на ББС МГУ по обширным материалам, собранным экспедициями 1972 и 1973 гг. на НИС «СЧС-2032» (Перцова, 1980б).

Наблюдения на постоянных станциях и сезонные съемки позволили в тот же период подойти к решению еще нескольких важнейших задач: изучению суточных миграций зоопланктона в зависимости от сезона и расшифровке жизненных циклов массовых видов. Изучение суточных миграций зоопланктона являлось исключительно сложной и трудоемкой задачей, как с точки зрения сбора, так и обработки материала. В безледный период планктон для проведения этих исследований собирали на суточных станциях ежемесячно, с июня по ноябрь, в проливе Великая Салма на постоянной станции 2 у о. Величаиха (глубина 100 м) с маломерного бота «Биолог» или судна ББС МГУ «Научный». В каждую дату сбора проб 9 раз в течение суток с интервалами 3 часа проводили послойные ловы планктона по горизонтам 0-10, 10-25, 25-50, 50-100 м. В зимний период суточные станции выполняли со льда на той же постоянной станции по той же схеме. До этого подобных работ на Белом море в зимний период никто не проводил. Они стали возможны только благодаря энтузиазму их организаторов, Н.А. и Н.М. Перцовых, команды их помощников (Перцова, 2014) и совершенно иных ледовых условий, по сравнению с теми, что мы наблюдаем в Белом море во второй декаде 2000-х гг.

Чтобы собрать пробы на зимних суточных, участники экспедиции должны были пройти на лыжах от биостанции со всем необходимым оборудованием (лебедка с 130 м троса, груз для планктонной сетки, сетка, батометр и термометры, стеклянные банки для проб, реактивы, провиант на четверо суток, веревки и многое другое) до промежуточной базы на о. Кастьян. С нее в течение суток они каждые 3 часа выходили к точке отбора проб, невзирая на холод и непогоду (Перцова, 2014). Таких суточных станций зимой 1961 г. было проведено три: в феврале, марте и апреле. Обработка этих уникальных материалов показала, что для многих видов зоопланктона в Белом море характерны классические суточные миграции с подъемом в поверхностные слои в ночное время и опусканием на глубины в дневные часы. Их интенсивность и протяженность оказалась разной у разных видов, и она менялась в течение года в зависимости от светового режима в период исследований (Перцова, 1974б, 1984). Массовые арктические копеподы *Metridia longa* и *Calanus glacialis* совершали регулярные миграции в период смены дня и ночи, но почти прекращали мигрировать в период круглосуточного освещения (полярный день) и полярной ночью (Перцова, 1971, 1974б, 1983, 1984; Кособокова, Перцова, 1990). Протяженность миграций неритических видов оказалась невелика, они были ограничены поверхностным слоем вод (Перцова, 1984).

Изучение жизненных циклов массовых представителей планктона было начато с двух массовых видов неритических копепод *Temora longicornis*, *Centropages hamatus* и арктического интерзонального вида *Metridia longa*. Публикации с расшифровкой жизненных циклов этих видов (Перцова, 1974б, 1980а) остаются и по сей день образцом классических работ по зоопланктону. Выполнение таких работ возможно лишь при регулярных сезонных наблюдениях на полевом

стационаре в течение более чем годового периода, что и было осуществлено Н.М. Перцовой в начале 1960-х гг.

Помимо расшифровки жизненных циклов неритических копепод *T. longicornis*, *C. hamatus* Н.М. Перцовой впервые было впервые экспериментально доказано, что их присутствие в планктоне в течение лишь теплой половины года связано с гибелью их популяций в конце теплого сезона и их ежегодным появлением в водной толще в начале лета из зимующих яиц (Перцова, 1974а). Сегодня факт наличия покоящихся яиц и феномен «зимовки» гетеротопных видов копепод в донных осадках широко известен из самых разных районов Мирового океана (Uye, 1983; Markus, 1991; Castellani, Lucas, 2003), однако в начале 1970-х гг. эта работа была по-настоящему пионерской, объяснившей долго не решавшуюся загадку ежегодного исчезновения, а затем появления массовых представителей неритического планктона в водной толще Белого моря (Перцова, 1974а). В дальнейшем изучение жизненных циклов массовых планктонных животных на ББС МГУ было продолжено не только на ракообразных, но и на представителях других таксономических групп (Перцова, 1980а; Кособокова, Перцова, 1990; Кособокова, 1998; Прудковский, 2003, 2012, 2016; Перцова и др. 2006; Kosobokova, 1999).

Исследования сезонных изменений фаунистического и зоогеографического состава зоопланктона, а также жизненных циклов его массовых представителей позволили Н.М. Перцовой сформулировать представления об основных экологических комплексах видов, формирующих планктонные сообщества Белого моря. Было установлено, что суровый климат, физико-географические особенности, морфология дна, особенности гидрологического режима, сезонные изменения температуры на разных глубинах и выраженная изоляция от соседствующих морских акваторий привели к формированию в Белом море планктонных сообществ, в которых процветают два совершенно различных по своей зоогеографической природе комплекса планктонных животных – тепловодный и холодноводный (Перцова, 1980а, 1984, 1990). Тепловодный комплекс состоит из бореальных неритических видов, широко распространенных в морях умеренных широт (Балтийском, Северном и др.). В Белом море виды этого комплекса являются временным компонентом планктона, появляющимся в толще вод только в летний период, преимущественно на прогреваемых мелководьях. В центральных глубоководных районах моря они встречаются единично, попадая туда из побережья с поверхностными приливно-отливными течениями. Холодноводный комплекс состоит из видов аркто-бореальных и арктических, предпочитающих низкие температуры. Они встречаются в глубоководных районах, где за пределами поверхностного слоя температура воды отрицательна в течение всего года. В побережье эти виды появляются лишь в те сезоны, когда температура воды там опускается ниже +5 – +10°C (Перцова, 1974б; Кособокова, Перцова, 1990). Сезонная динамика обилия видов, входящих в эти комплексы, определяет сезонную динамику суммарной численности и биомассы зоопланктона, амплитуда колебаний которых существенно различается в мелководных прибрежных и глубоководных районах моря (Кособокова, Перцова, 2012).

Среди важнейших направлений планктонных исследований на ББС МГУ необходимо упомянуть изучение фаунистического состава и экологии неcopeподных групп зоопланктона (Перцова, 1980в), многолетних колебаний биомассы зоопланктона в глубоководной части Кандакшского залива (Перцова, Кособокова, 2002а), а также обилия и структуры популяции массовой планктонной копеподы *C. glacialis* (Перцова, Кособокова, 2010), изучение зоопланктона эстуариев малых рек (Перцова, Кособокова, 2002б), зимних планктонных сообществ Белого моря (Перцова, 1962; Кособокова, Перцова, 2005), связи между планктонными популяциями Белого и Баренцева морей (Перцова, Пантюлин, 2005), сравнение структуры планктонных сообществ и биомассы в различных заливах Белого моря, в том числе, в Горле – проливе, соединяющем Белое море с Баренцевым (Перцова, 1983; Кособокова, Перцова, 2005). В последние десятилетия, благодаря возможности культивирования организмов в холодильных камерах и термостатируемых аквариумах в условиях, приближенных к естественным, на биостанции активно проводятся рабо-

ты по экологии массовых видов беломорского зоопланктона (Арашкевич, Кособокова, 1988; Prudkovsky, 2013; Ершова и др. 2016). Возможность сбора материала вблизи биостанции, культивирование в стационарных условиях и не ограниченные рамками корабельных экспедиций сроки содержания в лаборатории существенно упрощают решение многих задач, требующих экспериментальных исследований на живом арктическом планктоне.

За 60-летний период исследований на ББС МГУ им. Н.А. Перцова был накоплен исключительный по своему объему и ценности научный материал, характеризующий фаунистический и зоогеографический состав, пространственное распределение, экологию, жизненные циклы массовых видов зоопланктона, структуру планктонных сообществ, ее межгодовые колебания в прибрежных (Pertsova, Kosobokova, 2003; Кособокова, Перцова, 2018) и открытых глубоководных районах (Перцова, Кособокова, 2002а, 2010). На фоне полученных данных актуальными направлениями будущих исследований является продолжение многолетнего мониторинга структуры и обилия зоопланктона в глубоководной части Кандалакшского залива, где наблюдения проводились с 1960-х по 2007 г., мониторинг биоразнообразия голо- и меропланктона по всей акватории моря с использованием классического морфолого-таксономического подхода и молекулярно-генетических методов. Важными направлениями исследований также являются создание референсной молекулярной базы данных беломорского зоопланктона, проведение зимних исследований в глубоководных районах Белого моря, изучение функциональной морфологии и экологии массовых видов (размножения, роста, питания, выедания фитопланктона, сезонных изменений обмена) с использованием новых методов измерения физиологической активности животных и молекулярных методов, а также исследование состава и экологии населения малоизученных биотопов, в том числе, пограничной зоны вода-дно.

Благодарности

Работа выполнена в рамках темы Госзадания 0149-2018-0035 и при поддержке проектов РФФИ № 16-04-00375, 18-05-60158 и проекта РНФ № 14-50-00095.

Литература

- Арашкевич Е.Г., Кособокова К.Н. К вопросу о жизненной стратегии растительноядных копепоид: физиология и биохимический состав зимующего фонда *Calanus glacialis* в условиях голодания // Океанология. – 1988. – Т. 28, №4. – С. 657–662.
- Виркетис М.А. Зоопланктон Белого моря // Исслед. Фауны морей. – 1926. – Т.3. – С. 1–47.
- Виркетис М.А. К вопросу о распределении зоопланктона в Горле Белого моря // Тр. Ин-та по изучению Севера. – 1929. – Вып. 40. – С. 305.
- Гурьянова Е.Ф. Белое море и его фауна // Петрозаводск, 1948. 132 с.
- Дерюгин К.М. Фауна Белого моря и условия ее существования // Исследования морей СССР. Т. 7–8. – 1928. – 511 с.
- Ершова Е.А., Кособокова К.Н., Воробьева О.В. Изменение интенсивности размножения двух видов копепоид рода *Pseudocalanus* в Белом море в зависимости от температуры // Океанология. – 2016. – Т. 56, № 4. – С. 592–598.
- Кособокова К.Н. Новые данные о жизненном цикле *Calanus glacialis* в Белом море (на основе сезонных наблюдений за развитием генеративной системы) // Океанология. – 1998. – Т. 38, № 3. – С. 387–396.
- Кособокова К.Н., Перцова Н.М. Биология арктической копепоиды *Calanus glacialis* в Белом море // В кн.: «Биологический мониторинг прибрежных вод Белого моря». М.: ИОАН, 1990. – С. 57–71.
- Кособокова К.Н., Перцова Н.М. Зоопланктон глубоководной части Белого моря в конце гидрологической зимы. Океанология. – 2005. – Т. 45, в. 6.

- Кособокова К.Н., Перцова Н.М. Зоопланктон Белого моря: структура, динамика, экология // Система Белого моря. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера. Нед. А.П. Лисицына. Том II. Москва, Научный мир. – 2012. – С. 640–674.
- Перцова Н.М. Состав и динамика биомассы зоопланктона пролива Великая Салма Белого моря // Тр. Беломорской биол. Ст. МГУ. М.: Изд. МГУ. – 1962. – Т. 1. – С. 35–50.
- Перцова Н.М. Зоопланктон Канда拉克шского залива Белого моря // Тр. Беломорской биол. ст. МГУ. М.: Изд. МГУ. – 1970. – Т. 3. – С.34–45.
- Перцова Н.М. О количественном вертикальном распределении зоопланктона в Канда拉克шском заливе Белого моря // Комплексные исследования природы океана. М.: Изд. МГУ. – 1971. – В. 2. – С. 153–162.
- Перцова Н.М. Жизненный цикл и экология тепловодной копеподы *Centropages hamatus* в Белом море // Зоологический Журнал – 1974а. – Т. 53. № 7. – С. 1013–1022.
- Перцова Н.М. Распределение и жизненный цикл *Metridia longa* Lubbock в Белом море // Тр. Беломорской биол. ст. МГУ. М.: Изд. МГУ. – 1974б. – С. 14–31.
- Перцова Н.М. Особенности жизненных циклов тепловодных неритических копепод как одна из причин сезонных изменений количества зоопланктона в Белом море // Комплексные исследования природы океана. М.: Изд. МГУ. – 1980а. – В. 7. – С. 278–273.
- Перцова Н.М. Распределение зоопланктона в Бассейне и Канда拉克шском заливе Белого моря // Тр. Беломорской биол. ст. МГУ. М.: Изд. МГУ. – 1980б. – Т. 5. – С. 49–68.
- Перцова Н.М. Некоторые данные по экологии гидроидных медуз Белого моря. Комплексные исследования природы океана, т. 6, М., Изд. МГУ. – 1980в. – С.231–243.
- Перцова Н.М. Зоопланктон Горла Белого моря и Мезенского залива // Экология и физиология животных и растений Белого моря. М.: Изд. МГУ. – 1983. – С.17–25.
- Перцова Н.М. Жизненные циклы массовых видов копепод Белого моря. Автореферат кандидатской диссертации. М. – 1984. – 22 с.
- Перцова Н.М. К экологии бореальных копепод *Centropages hamatus* и *Temora longicornis* в Белом море и в пределах ареала. Биологические ресурсы Белого моря. М., Изд. МГУ. – 1990. – С. 80–92.
- Перцова Н.М. На берегу Великой Салмы. История Биостанции МГУ с 1951 г. Изд. Водолей, Москва. – 2014. – 208 с.
- Перцова Н.М., Кособокова К.Н. Межгодовые изменения биомассы и распределения зоопланктона в Канда拉克шском заливе Белого моря // Океанология. – 2002а. – Т. 42, № 2. – С. 240–248.
- Перцова Н.М., Кособокова К.Н. Зоопланктон эстуариев малых рек Канда拉克шского залива Белого моря. Тр. Беломорской биол. ст. им. Перцова. М.: Изд. МГУ. – 2002б. – Т. 8. – С. 175–184.
- Перцова Н.М., Кособокова К.Н. Межгодовые и сезонные изменения структуры популяции, численности и биомассы арктической копеподы *Calanus glacialis* в Белом море. Океанология. – 2010. – Т. 50, № 4. – С.1–11.
- Перцова Н.М., Пантюлин А.Н. Связь фауны веслоногих рачков (Copepoda: Calanoida) Белого и Баренцева морей и механизмы независимости беломорских популяций // Зоологический журнал. – 2005. – Т. 84, №8. – С. 948–956.
- Перцова Н.М., Прыгункова Р.В. Зоопланктон. Белое море. Биологические ресурсы и проблемы их рационального использования. Исследования фауны морей. 1995. Т. 42 (50). Ч. I. – С. 115–141.
- Перцова Н.М., Кособокова К.Н., Прудковский А.А. 2006. Жизненный цикл, размерный состав и распределение гидромедузы *Aglantha digitale* (O.F.Muller, 1766) в Белом море. Океанология. – 2006. – Т. 46, N 2. – С. 249–258.

- Прудковский А.А. Жизненный цикл *Acartia bifilosa* (Copepoda, Calanoida) в Белом море (губа Чернореченская, Канда拉克шский залив) // Тр. Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова. – 2003. – Т. 9. – 164–168.
- Прудковский А.А. 2012. Особенности жизненного цикла и питания *Bougainvillia superciliaris* (L. Agassiz, 1849) (Cnidaria, Hydrozoa, Filifera) в Белом море // Зоология беспозвоночных. Изд. КМК, Москва. Т. 9, № 2.
- Castellani C., Lucas I.A.N. Seasonal variation in egg morphology and hatching success in the calanoid copepods *Temora longicornis*, *Acartia clausi* and *Centropages hamatus* // Journal of Plankton Research. – 2003. – V. 25, 5. – 527–537.
- Kosobokova K.N. The reproductive cycle and life history of the Arctic copepod *Calanus glacialis* in the White Sea // Polar Biology. – 1999. – V. 22. – 254–263.
- Kosobokova K.N., Pertsova N.M. Zooplankton of the White Sea: Communities' Structure, Seasonal Dynamics, Spatial Distribution, and Ecology // A.P. Lisitzin and L. L. Demina (eds.). Sedimentation Processes in the White Sea: The White Sea Environment Part II, Hdb Env Chem. Springer International Publishing AG, part of Springer Nature. – 2018.
- Markus N.H. Planktonic copepods in a Subtropical Estuary: Seasonal Pattern in the abundance of Adults, Copepodites, Nauplii, and Eggs in the Sea Bed. Biol. Bull. – 1991. – 181. – 269–274.
- Pertsova N.M., Kosobokova K.N. Zooplankton of the White Sea: Features of the Composition and Structure, Seasonal Dynamics, and the Contribution to the Formation of Matter Fluxes. Oceanology. – 2003. – Vol. 43, Suppl. I, pp. S109–S122.
- Prudkovsky A.A., Neretina T.V. The life cycle of *Catabolema vesicarium* (A. Agassiz, 1862) (Hydrozoa, Pandeidae). Polar Biology. – 2016. – V. 39, № 3. – 533–542.
- Uye S. Resting egg production as a life history strategy of marine planktonic copepods // Bull. Mar. Sci. – 1983. – 37. – 440–449.

Таксономия и филогения / Taxonomy and Phylogeny

Изменчивость участка баркодингового локуса цитохромоксидазы I у калляноидных копепод северных морей

Джелали П.А.¹, Гагарина А.В.^{1,2}, Сказина М.А.¹, Полякова Н.В.¹, Стрелков П.П.¹

¹СПбГУ, биологический факультет

²Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Введение

Планктонные рачки рода *Pseudocalanus* и *Centropages* являются массовыми представителями мезозоопланктона северных морей. Проводя генетическое исследование гидробионтов морского оз. Могильного (о. Кильдин, Баренцево море), для чего нам требовались сравнительные данные по сопредельным районам Баренцева моря, мы обратили внимания на дефицит генетических данных по зоопланктону Баренцева моря. В частности, в Генбанке NCBI нет ни одной нуклеотидной последовательности *Pseudocalanus* и *Centropages* российских Баренцева и Белого морей. Поэтому мы решили проанализировать нуклеотидную изменчивость *баркодингового* участка локуса *цитохромоксидазы I* у рачков из Баренцева и Белого морей, используя стандартные методы, определить их видовой состав и сравнить структуру изменчивости в наших популяциях с изменчивостью в других морях по данным NCBI. Здесь мы докладываем предварительные результаты работы.

Материал и методы

Видовая принадлежность рачков определялась секвенированием либо RFLP фрагментов, амплифицированных с универсальными праймерами, либо амплификацией со специфическими для разных видов праймерами.

Выделение ДНК проводили с помощью коммерческого набора Gene JET Genomic DNA Purification Kit (Thermo Scientific) в соответствии с протоколом производителя. Для амплификации участка гена COI ≈ 700 п.н. использовались вырожденные праймеры Crust F1/R1. Секвенирование выполнялось на базе научного парка СПбГУ. Последовательности выравнивали в программах BioEdit (Hall, 1997) и Geneious 5.6.7. Гаплотипические сети строили методом TCS с использованием программы Popart (Leigh, Bryant, 2015).

Pseudocalanus. В Белом море отмечены *P. acuspes* и *P. minutus* (Markhaseva, 2012), в российском секторе Баренцева моря – *P. elongatus*, *P. major*, *P. acuspes* и *P. minutus* (Dvoretsky, 2010), а в сопредельных водах Норвегии – *P. acuspes*, *P. moultoni*, *P. elongatus* и *P. minutus*. По норвежским данным, виды отличаются по своим экологическим предпочтениям. *P. acuspes* – неритический вид, приуроченный к холодным водам и водам с пониженной соленостью. *P. moultoni*, *P. minutus* и *P. elongatus* – океанические виды, из которых *P. elongatus* приурочен к теплым течениям, а два остальных являются эврибионтными (Aarbakke, 2017). Морфологическое определение видов рода трудоемко, поэтому в рутинных гидробиологических исследованиях псевдокаланусов до вида обычно не определяют. В последние годы для определения видов все чаще привлекают генетический метод, основанный на выявлении различий в *баркодинговом* участке локуса *цитохромоксидазы I* (COI).

В сборах из оз. Могильного мы нашли *P. acuspes*, из Дальних Зеленцов и Кольского залива Баренцева моря – *P. acuspes* и *P. moultoni*, а из беломорской губы Чупа – *P. acuspes* и *P. minutus*. В российском секторе Баренцева моря *P. moultoni* отмечен нами впервые. Достаточные для географического сравнения данные получены по баренцевоморским *P. acuspes* и *P. moultoni*. *P. acuspes* Мирового океана очень полиморфен. Выделяются две массовые гаплогруппы. Одна

уникальна для популяций восточной Атлантики. Другая представлена в популяциях Тихого океана и притихоокеанских арктических морей, с одной стороны, и в баренцевоморском регионе, с другой. Из-за этого уровень нуклеотидной изменчивости в Баренцевом море очень высок. За распространением этой транс-арктической гаплогруппы, очевидно, стоит генетический поток из восточной Арктики в западную. Мы впервые обращаем внимание на этот факт. Оба изученных к настоящему времени беломорских рачка имели один и тот же уникальный гаплотип «атлантической» гаплогруппы. В дальнейшем, мы хотим выяснить, насколько оригинальна беломорская популяция. На фоне *P. acuspes* виды *P. minutus* и *P. moultoni* кажутся менее полиморфными и не демонстрируют четкую макрогеографическую изменчивость. По наборам и частотам гаплотипов баренцевоморские *P. moultoni* похожи на популяции норвежских морей и восточной Атлантики.

Centropages. В Белом (Martynova, 2009) и Баренцевом (Dvoretsky, 2013) морях отмечен один вид рода *Centropages* – *C. hamatus* – солоноватоводный вид, приуроченный к холодным водам (Halsband-Lenk, 2002). Данные получены по баренцевоморским рачкам. *C. hamatus* северной Атлантики демонстрирует высокое нуклеотидное разнообразие (несколько филогенетически удаленных гаплогрупп) при относительно низком гаплотипическом разнообразии. Большинство рачков из оз. Могильного, Кильдинской Салмы Баренцева моря и из Северного моря маркированы одним и тем же гаплотипом. В оз. Могильном нами обнаружена одна особь *C. hamatus*, несущая гаплотип, считавшийся уникальным для Балтики (Laakmann, 2013). Этот гаплотип отличается от массового на 12 нуклеотидных замен.

Благодарности:

Мы благодарны всем участникам баренцевоморских экспедиций СПбГУ 2016 и 2017 гг., Н.В. Усову (ЗИН РАН) за помощь в сборе и определении беломорского материала и А.Э. Машарскому (РЦ РМиКТ СПбГУ) за секвенирование образцов. Работа выполнена при поддержке РФФИ 16-04-00723-а.

Список литературы

- Aarbakke O.N.S., Fevolden S.-E., Weydmann A. Relative summer abundance and distribution of *Pseudocalanus* spp. (Copepoda: Calanoida) adults in relation to environmental variables in the Nordic Seas and Svalbard fjords // *Polar Biology*. 2017. № 1 (40). С. 51–59.
- Dvoretsky V.G., Dvoretsky A.G. Morphological variability of the common planktonic copepod *Pseudocalanus minutus* in the Barents Sea // *Doklady Biological Sciences*. 2010. № 1 (431). С. 139–143.
- Dvoretsky V.G., Dvoretsky A.G. Morphometric differentiation of *Pseudocalanus minutus* populations in the Barents Sea: Morphometric differentiation of *Pseudocalanus minutus* // *Acta Zoologica*. 2013. № 2 (94). С. 203–214.
- Halsband-Lenk C., Hirche H.-J., Carlotti F. Temperature impact on reproduction and development of congener copepod populations // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2002. № 2 (271). С. 121–153.
- Laakmann S. [и др.]. Comparison of molecular species identification for North Sea calanoid copepods (Crustacea) using proteome fingerprints and DNA sequences // *Molecular Ecology Resources*. 2013. № 5 (13). С. 862–876.
- Markhaseva E.L., Abramova A.A., Mingazov N.D. *Pseudocalanus acuspes* (Crustacea: Copepoda) from the White Sea // *Proceedings ZIN*. 2012. (316). С. 57–70.
- Martynova D.M., Graeve M., Bathmann U.V. Adaptation strategies of copepods (superfamily Centropagoidea) in the White Sea (66°N) // *Polar Biology*. 2009. № 2 (32). С. 133–146.

Щетинки беломорских полихет семейства Nephtyidae (Annelida: Polychaeta)

Днестровская Н.Ю.

МГУ им. М.В.Ломоносова, биологический факультет

Введение

В настоящее время в Белом море отмечены шесть видов полихет семейства Nephtyidae: *Micronephthys minuta*, *M. neotena*, *Nephtys ciliata*, *N. longosetosa*, *N. paradoxa* и *N. pente*. Их щетинки были изучены на сканирующем электронном микроскопе Camscan S-2 CambridgeInstrument.

Данные и методы

Для изучения тонкой структуры щетинок полихет семейства Nephtyidae из Белого моря был использован материал, хранящийся в коллекции кафедры Гидробиологии Биологического факультета МГУ, собранный на Белом море в 1983–1985 гг. Электронные фотографии были сделаны на оборудовании ЦКП МГУ имени М.В.Ломоносова при финансовой поддержке Министерства Образования и науки РФ.

Результаты и обсуждение

Все щетинконосные сегменты (ЩС) полихет семейства Nephtyidae несут простые щетинки, их состав одинаков на ното- и невроподиях. В Белом море полихеты семейства Nephtyidae несут три типа щетинок: поперечно-исчерченные, гладкие и щетинки с шипиками. Необходимо отметить что при рассматривании щетинок в световой микроскоп (под иммерсией) часто видно, что щетинки исчерчены по всей длине параллельными продольными полосками. Однако, эта продольная исчерченность вызвана внутренними структурами тела щетинки (micrivilles) и внешне она проявляется только при нарушениях наружных покровов щетинки. Щетинки могут быть короткие (растущие) и длинные (полностью развитые). Эпитокные изменения у Nephtyidae выражаются в увеличении количества щетинок и их удлинении. Появления специализированных щетинок и изменения формы параподий не происходит (Днестровская, Жирков, 2001).

Поперечно-исчерченные щетинки (barred) специфичны для Nephtyidae, присутствуют только в постадикулярном ряду. (Fig. 1A, E). Впервые появляются в нотоподиях на ЩС-1, в невроподиях – на ЩС-2. На ЩС-1–4 поперечно-исчерченные щетинки исчерчены практически целиком. На последующих ЩС происходит удлинение щетинки за счет ее гладкого основания. На задних сегментах поперечно-исчерченные щетинки намного тоньше и длиннее. Из-за меньшей толщины эти щетинки гораздо более гибкие и могут свиваться. На самых последних ЩС поперечная исчерченность выражена слабо.

Гладкие щетинки (capillary) впервые появляются на ЩС-1. Обычно они образуют пучки над и под ацикулярной лопастью. Кроме того, они, как правило, присутствуют в небольшом количестве в постадикулярном ряду. Все гладкие под световым микроскопом щетинки можно разделить на истинно гладкие (волосовидные) и более толстые, несущие очень мелкие хаотично разбросанные шипики, видные только на электронном микроскопе (Fig. 2A, 3D).

Щетинки с шипиками: полностью сформировавшиеся щетинки обычно имеют гладкое основание, однако у растущих коротких щетинок шипики имеются уже в месте выхода щетинки из тела параподии. Щетинки с шипиками обычно присутствуют в постадикулярном ряду и бывают нескольких типов. У щетинок первого типа шипики мелкие, хаотично разбросаны по всей длине щетинок вдоль одной из ее сторон (chaetae with a randomly cattered spines). Эти шипики хороши видны только под электронным микроскопом, однако на световом микроскопе они вы-

глядят гладкими (Fig. 2A, 3D). Такие щетинки обычно расположены в пучках над и под ацикулярной лопастью. У изученных червей из Белого моря щетинки такого типа были только у видов из рода *Nephtys*.

Второй тип щетинок с шипиками – это щетинки с одним латеральным рядом шипиков (segregated). Эти щетинки имеют гладкое основание, дистальнее (по щетинке) появляются хаотически рассыпанные шипики. Затем из них образуется латеральный ряд крупных шипиков, превышающий мелкие в несколько раз (Fig. 1B, C, D). Каждый из крупных шипиков поначалу может сопровождаться одним-двумя мелкими шипиками, но дистальнее эти мелкие шипики пропадают. Вершина щетинки шипиков не несет.

Для всех четырех видов рода *Nephtys* из Белого моря характерны щетинки третьего типа (spinose), шипики которых образуют поперечные ряды или «гребенки» (“combs”). Щетинки с гребенками имеют гладкое основание, дистальнее (по щетинке) появляются хаотически рассыпанные шипики, которые затем сливаются сначала в неправильные (Fig. 2B, E, 3E), а затем в правильные ряды (Fig. 2F, 3F). Затем шипики в таких рядах сливаются основаниями, образуя «гребенки», до 8–12 больших шипиков в каждой (Fig. 2 C, D, G, H, Fig. 3 A–C, G). У крупных червей на старых щетинках такие «гребенки» могут целиком отваливаться, но тогда на щетинке остаются следы от отвалившихся «гребенок» (Fig. 3C). Дистальнее размер шипиков в «гребенке» уменьшается, а число их снижается до 3–4. Затем «гребенки» рассыпаются в неправильные ряды. Все завершается хаотической россыпью мелких шипиков. Дистальный конец щетинки шипиков не несет (Dnestrovskaya, Jirkov, 2011). Число щетинок с «гребенками» заметно уменьшается на последних ЩС.

1. Род *Micronephthys*

В Белом море обитают арктический шельфовый вид *Micronephthys minuta* и приатлантический (северо-бореальный) шельфовый вид *M. neotena*. Эти виды легко отличимы от молодых других нефтиид, встречающихся вместе с ними, по малому числу ЩС (не более 18).

Поперечно-исчерченные щетинки имеются только в предацикулярном ряду, впервые появляются на нотоподиях ЩС-1 и на невроподиях ЩС-2, они замещаются гладкими через 2–3 сегмента после последнего жабронесущего ЩС, максимальное их число 11. Короткие поперечно-исчерченные щетинки встречаются вместе с большими, они единичны, встречаются очень редко (Fig. 1A, E). Поперечно-исчерченные щетинки заменяются гладкими через 2–3 сегмента после последнего ЩС, несущего жабры.

Щетинки с одним латеральным рядом шипиков появляются на 1–2 ЩС раньше жабр и имеются только в постацикулярном ряду. Максимальное их число 13. Короткие щетинки такого типа чрезвычайно редки (Fig. 1B, C, D).

Гладкие щетинки впервые появляются на ЩС-1 на невроподии, на последующих ЩС расположены на обеих ветвях параподий над и под ацикулами. Количество длинных гладких щетинок максимально на передних ЩС и достигает 8–10. Одновременно с развитием жабр происходит замена длинных гладких щетинок на щетинки с латеральным рядом шипиков. На средних ЩС имеется до 3–5 гладких щетинок, чаще всего с внутренней стороны от ацикулы (интеррамальнее). Суммарное количество длинных гладких и длинных щетинок с латеральным рядом шипиков колеблется в пределах 10–20. Большие по размеру черви несут большее число щетинок на каждом ЩС.

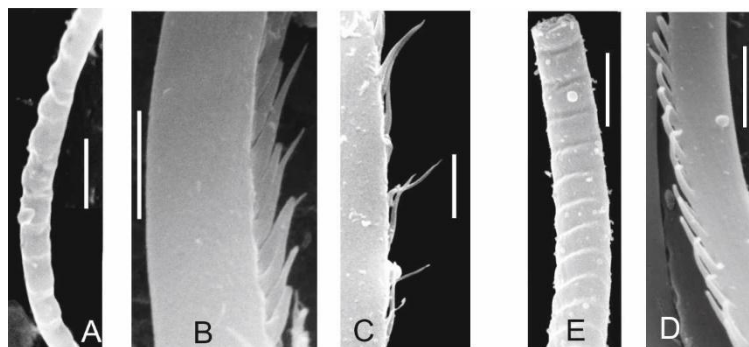


Figure 1. Chaetae of the White Sea *Micronephthys*: *M. minuta* and *M. neotena* (SEM). A–C *M. minuta*; E–D *M. neotena*. A, E – barred chaetae; B, C, D – serrated chaetae. Scale bars: all 3 μm .

2. Род *Nephtys*

В Белом море обитают: ниже-сублиторальный аркто-бореальный, атлантико-тихоокеанский вид *Nephtys ciliata*, амфибореальный сублиторальный *N. longosetosa*, ниже-сублиторальный аркто-бореальный, атлантико-тихоокеанский *N. paradoxa*, сублиторальный аркто-атлантико-тихоокеанский шельфовый *N. pente*. Во взрослом состоянии это относительно крупные черви (до 174 мм, до 121 ЩС). У таких экземпляров большая часть щетинок на средних ЩС обломана и между ними появляются короткие (растущие) щетинки разных типов.

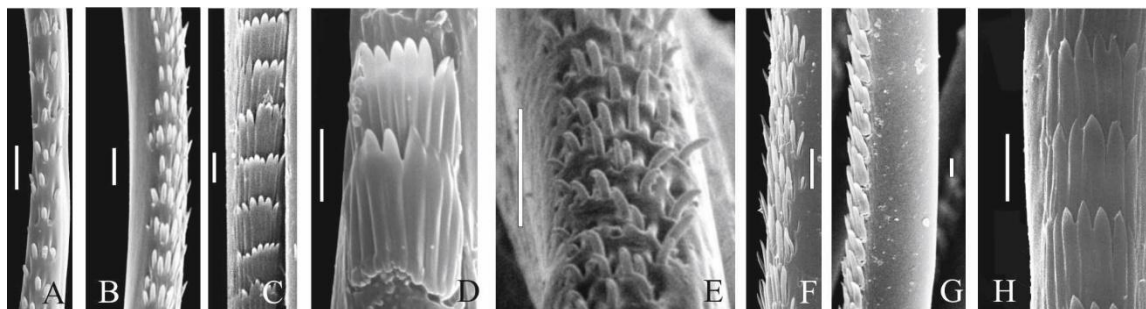


Figure 2. Chaetae with spines of the White Sea *Nephtys*: *N. ciliata* and *N. longosetosa* (SEM). A–D *N. ciliata*; E–H *N. longosetosa*. A, B, E – irregular rows of spines; F – regular rows; C, D, G, H – “combs” on chaetae. Scale bars: all 3 μm .

Поперечно-исчерченные щетинки имеются только в предацикулярном ряду, впервые появляются на нотоподиях ЩС-1 и на невроподиях ЩС-2. У крупных червей число поперечно-исчерченных щетинок может достигать до 60. На последних ЩС червей поперечно-исчерченные щетинки имеются в небольшом количестве (2–6 в ряду на ЩС-75).

Коротких (растущих) поперечно-исчерченных щетинок максимально на передних ЩС (4–6). Каудальнее, на хорошо развитых ЩС их количество сокращается до 1–2 и на последних ЩС коротких щетинок нет совсем. Поперечно-исчерченные щетинки *N. longosetosa* и *N. paradoxa* тоньше и длиннее, нежели у *N. ciliata* и *N. pente*.

Щетинки с шипиками появляются на ЩС-1 на обеих ветвях пароподий в постацикулярном ряду. На самых передних сегментах шипики на щетинках мелкие, хаотично разбросаны по всей длине щетинок вдоль одной из ее сторон (Fig. 2A, 3D). Каудальнее такие щетинки могут образовывать интеррамальные пучки (*N. ciliata*, *N. longosetosa*).

У крупных *N. ciliata* на средних ЩС между обломанными щетинками с шипиками могут иметься до 30 тонких щетинок с хаотично разбросанными шипиками. На ЩС-4–6 и далее в средней части постацикулярного ряда находятся щетинки с «гребенками» из шипиков (Fig. 2C, D, G, H, 3A–C, G). У крупных *N. ciliata* число щетинок с гребенками достигает до 70. На средних ЩС *N. paradoxa* небольшое количество (7–9) таких щетинок с гребенками может переходить из по-

стацикулярного в предацикулярный ряд через интеррамальную часть параподии. У *N. longosetosa* щетинки постацикулярного ряда очень длинные, их длина в 3–4 раза может превышать длину постацикулярных лопастей (Rainer, 1991).

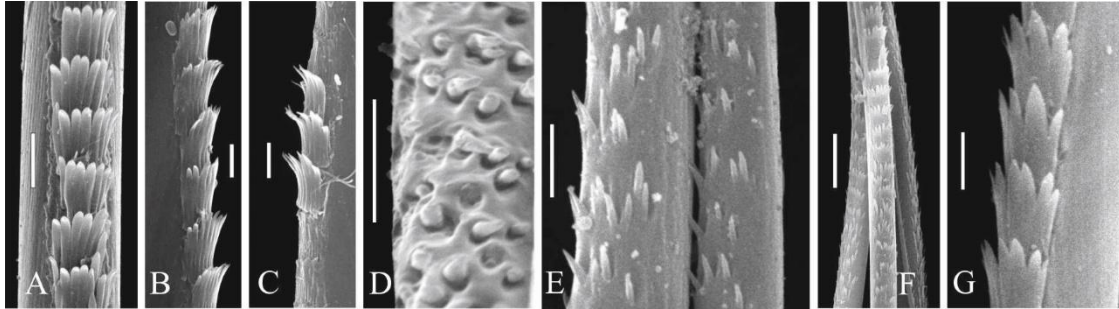


Figure 3. Chaetae with spines of the White Sea *Nephtys*: *N. paradoxa* and *N. pente* (SEM). A–C *N. paradoxa*; D–H *N. pente*. A–C, F, G – “combs” on chaetae; D, E – irregular rows of spines. Scalebars: all 3 μm .

Гладкие щетинки впервые появляются на ЩС-1. Они тонкие, волосовидные, на передних ЩС присутствуют в небольшом количестве в постацикулярных рядах (до 12), практически полностью отсутствуют у *N. paradoxa*.

Благодарности

Автор благодарит сотрудников лаборатории электронной микроскопии Давидовича Г.Н. и Богданова А.Г. за предоставленную возможность работать на их оборудовании. Работа осуществлена в рамках государственного задания (тема № АААА-А16-116021660062-9).

Список литературы

- Днестровская Н.Ю., Жирков И.А. Сем Nephtyidae / Полихеты Северного Ледовитого океана, М., Янус-К. – 2001. – С. 1810212.
- Dnestrovskaya N.Yu., Jirkov I.A. Microscopical studies of nephtyid chaetae (Annelida: Polychaeta: Nephtyidae) // Italian Journal of Zoology, Proceedings of the 10th International Polychaete Conference Lecce (Italy), 20–26 June 2010. – 2011. – Vol.78, No. S1, – P. 2190229.
- Rainer S.F. The genus *Nephtys* (Polychaeta: Phyllodocida) of northern Europe: a review of species, including the description of *N. pulchra* sp.n. and a key to the Nephtyidae // Helgolander Meeresuntersuchungen. – 1991. – No. 45, – P. 65096.

Криптическое разнообразие рода *Leucosolenia* (Porifera: Calcarea) в Белом и Баренцевом морях

Екимова И.А.¹, Азеведо Ф.², Лавров А.И.^{3,4,5}, Койнова А.⁴, Ересковский А.В.^{4,6}

¹МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

²Departamento de Zoologia, Federal University of Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil

³МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова

⁴СПбГУ, биологический факультет

⁵Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва

⁶Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Marseille, France

Известковые губки рода *Leucosolenia* являются модельным объектом в области эволюционной биологии развития. Тем не менее, последние работы по классу Calcarea, и, в частности, по подклассу Calcaronea, свидетельствуют о наличии высокого криптического разнообразия в пределах большинства родов. Целью нашей работы стало проведение комплексного исследования вида *Leucosolenia complicata* в Белом и Баренцевом морях с использованием молекулярных, морфологических, эмбриологических и экологических данных. Нами было показано, что вид *L. complicata* обитает только в Северной Атлантике. В Белом и Баренцевом морях разнообразие этого рода представлено комплексом критических широко распространенных видов.

Исследование поддержано грантами РФФИ № 19-04-00545 и № 19-04-00563 и РНФ №17-14-01089 (сканирующая электронная микроскопия).

Изучение генетической структуры атлантических и тихоокеанских популяций некоторых видов голожаберных моллюсков (Gastropoda: Nudibranchia)

Екимова И.А.¹, Чичвархин А.Ю.², Михлина А.Л.¹, Антохина Т.И.³, Щепетов Д.М.¹

¹МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

²Национальный научный центр морской биологии ДВО РАН, Владивосток

³Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

До недавнего времени считалось, что множество видов голожаберных моллюсков обладают широким распространением. Это также касалось и амфибореальных видов, ареалы которых включают в себя только северные зоны Тихого и Атлантического океанов. Однако, с развитием методов молекулярной систематики начат активный пересмотр видового статуса популяций амфибореальных видов, в ходе которого показано, что многие широко распространенные виды представляют собой комплекс криптических видов со строгой корреляцией по биогеографическому паттерну. Это обусловило тенденцию выделения атлантических и тихоокеанских популяций некоторых видов голожаберных моллюсков в ранге самостоятельных видов, даже когда молекулярные данные лимитированы или отсутствуют. Данная работа посвящена уточнению видовой принадлежности 8 видов из родов *Dendronotus* и *Coryphella*. Цель работы – изучить их генетическую структуру на основании последовательностей митохондриальной ДНК для амфибореальных видов (*Dendronotus frondosus* and *D. kalikal*) или филогенетически близких видов, обла-

дающих исключительно атлантическим и тихоокеанским распространением (*Coryphella pseudoverrucosa* и *C. verrucosa*, *C. amabilis* и *C. gracilis*, *Dendronotus dalli* и *D. niveus*). Для оценки степени внутри- и межвидовых отличий была также изучена внешняя и внутренняя морфология особей. Полученные результаты выявили строгую корреляцию между генетической структурой каждого вида и его распространением. Все изученные виды не являются панмиктическими, однако степень молекулярной дивергенции между атлантическими и тихоокеанскими популяциями или сестринскими видами различна. *Coryphella verrucosa* и *C. pseudoverrucosa* представляют собой единый гетерогенный вид ввиду их слабых генетических отличий (всего одна нуклеотидная замена). Амфибореальный статус видов *D. frondosus* и *D. kalikal* был подтвержден. Показана различная степень дивергенции видов *Coryphella amabilis* и *C. gracilis*, *D. dalli* и *D. niveus*, что является результатом различного времени дивергенций нативных предковых популяций в ходе циклических похолоданий и оледенений в течение плиоцена и плейстоцена.

Сбор материала осуществлялся при поддержке гранта Президента РФ № МК-4797.2018.4, молекулярные и морфологические исследования – при поддержке гранта РФФИ № 18-74-00062.

Криптические виды *Scoloplos gr. armiger* (Orbiniidae, Annelida) в Белом море.

Жадан А.Э., Неретина Т.Н.

МГУ им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Беломорская биологическая станция
им. Н.А. Перцова

В Белом море обнаружено два вида полихет рода *Scoloplos*, которые определяются как *Scoloplos armiger*. Оба вида массовые; они отличаются как по митохондриальным, так и по ядерным генам, для них показано отсутствие гибридизации. Эти виды занимают разные экологические ниши: один обитает на литорали, второй в сублиторали; на глубинах 0-3 м эти виды обитают совместно. Исследования морфологии показали слабые различия во внешнем строении: литоральный вид имеет больше крючковидных щетинок в торакальных невроподиях и больше сегментов с такими щетинками, однако значения этих признаков перекрываются у двух видов. Сравнение с данными из Генбанка показало, что сублиторальный вид совпадает с особями из типового местообитания *S. armiger*, а литоральный отличается от всех остальных генетических линий и будет описан как новый вид. Необходимы дальнейшие исследования биологии и распространения как беломорских, так и других видов, определяемых как *S. armiger*.

Особенности популяционной структуры некоторых видов беспозвоночных Белого моря

Неретина Т. В., Колбасова Г. Д., Цетлин А.Б.

МГУ им. М.В. Ломоносова, Беломорская биостанция им. Н.А. Перцова

Введение

Белое море является одним из характерных районов Северного Ледовитого океана с однолетним льдом и экстремальными для многих своих обитателей условиями. Условия в Белом море отличаются от условий в Северной Атлантике и основной части Арктики более низкой среднегодовой температурой ($-1,2^{\circ}\text{C}$ зимой и $+4,2^{\circ}\text{C}$ летом), меньшей соленостью (24–25‰) и малой концентрацией фитопланктона, обусловленной полярной ночью и долгим ледовым периодом (Бергер 2007; Ильяш и др. 2003); все эти различия могут влиять на эффективную численность и, соответственно, на уровень изменчивости популяций беспозвоночных, причем направление этого влияния может быть разным у разных видов в зависимости от деталей их экологии и физиологии. История формирования и заселения Белого моря, а также условия в настоящем приводят к низкой равновесной численности и/или к частым «бутылочным горлышкам» в жизни популяций и, как следствие, низкому внутривидовому полиморфизму. Мы попытались рассмотреть особенности генетической популяционной структуры некоторых видов – обитателей Белого моря.

Материалы и методы

Работа выполнена на материале, собранном на Беломорской биостанции МГУ. В последние годы (2011–2018 гг.) на беломорской биостанции создавалась спиртовая (генетическая) коллекция беспозвоночных – обитателей Кандалакшского залива и коллекция ДНК, выделенной из этих образцов. ДНК была выделена с использованием набора «Диатом» фирмы «Изоген» и на колонках фирмы «Promega» согласно протоколу производителей. Для изучения генетической структуры популяций использовались последовательности фрагментов генов CO1, гистона 3 внутренних транскрибируемых рибосомальных спейсеров (ITS) рибосомальных генов, а также последовательности самих генов, кодирующих рибосомальную ДНК (18 и 28S). Последовательности фрагментов получали секвенированием по Сэнгеру на капиллярном генетическом анализаторе ABI 3500

Результаты

Для большинства видов, для которых были получены данные о последовательностях 3-х и более генов был показан очень низкий уровень полиморфизма (по крайней мере для сравниваемых фрагментов). Для многих беломорских видов отмечено наличие бесполого размножения как особой репродуктивной стратегии, возникающей в экстремальных условиях. К таким видам, в частности, относятся широко распространенные аркто-североатлантические многощетинковые черви-фильтраторы и седиментаторы *Pseudopotamilla reniformis* (Sabellidae). В Белом море у этих полихет было отмечено массовое бесполое размножение (Цетлин, Маркелова, 1985, 1986; Kolbasova et al. 2013), которое, согласно литературным данным, нехарактерно для них в других частях их ареала. Мы предполагаем, что в Белом море половое размножение у этих видов редуцировано, происходит не каждый год и используется животными для расселения (с помощью плавающих личинок), в то время как бесполое размножение происходит регулярно, так как позволяет быстро заселить субстрат без больших затрат энергии на образование половых продуктов. Применение

микросателлитного анализа показало полную генетическую однородность изучаемых популяций *P. reniformis*.

Особенности гидрологии горла Белого моря, по-видимому, создают серьезные препятствия для планктонных организмов и способствуют изоляции беломорских популяций. Построение карты гаплотипов для такого известного представителя планктонных организмов как *C. capillata* (рис. 1) показало, что в беломорской популяции присутствуют уникальные гаплотипы, которые не были найдены в других морях. Еще одна особенность беломорских популяций некоторых видов, это присутствие двух значительно различающихся вариантов гаплотипов. Несмотря на низкий уровень генетического полиморфизма большинства изученных популяций, для некоторых видов (*Arenicola marina* и др.) наблюдается присутствие в Белом море двух и более гаплотипов. Один из гаплотипов имеет большой процент гомологии с тихоокеанскими представителями вида, другой – с атлантическими (рис. 2)

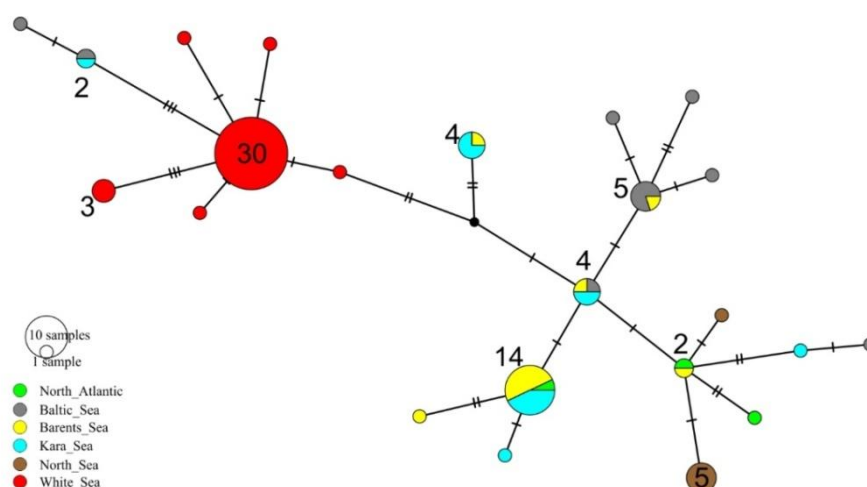


Рис. 1. Карта гаплотипов *C. capillata*.

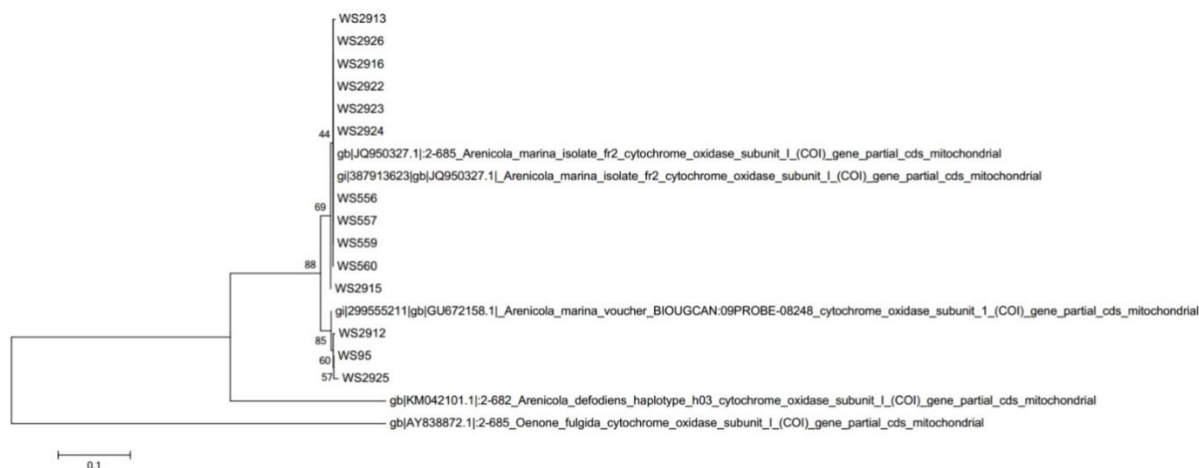


Рис. 2. Филогенетическое дерево, построенное по результатам анализа последовательностей COI *Arenicola marina* методом максимального правдоподобия.

Различие между последовательностями фрагментов составляет более двух процентов, однако сравнение ядерных маркеров показывает отсутствие какой-либо генетической изоляции между носителями разных гаплотипов.

Выводы

Особенности Белого моря оказывают значительное влияние на генетическую структуру популяций населяющих его видов. С одной стороны, мы можем наблюдать низкий генетический полиморфизм внутри популяций. С другой стороны, в некоторых случаях популяции образуют носители двух значительно различающихся гаплотипов. И еще одна характерная особенность, обнаруженная у некоторых планктонных видов – присутствие «эндемичных» гаплотипов, которые пока найдены только в беломорской популяции.

Благодарности

Работа поддержана РФФИ (грант № 18-05-60158) и грантом РНФ № 14-50-00029.

Авторы благодарят Анну Эльмировну Жадан за помощь в сборе коллекций и за ценный вклад в обсуждение результатов и водолазную службу беломорской биостанции за помощь в получении материала для исследований.

Список литературы

- Бергер В. Я. 2007. Продукционный потенциал Белого моря. Исследования фауны морей. // СПб: ЗИН РАН – 2007. – Т. 60 (68).
- Ильяш Л.В., Житина Л.С., Федоров В.Д. Фитопланктон Белого моря. // М.: Янус К, – 2003 –. 168 с.
- Kolbasova G., Tzetlin A., Kupriyanova E. Biology of *Pseudopotamilla reniformis* (Müller 1771) in the White Sea, with description of asexual reproduction // Invertebrate Reproduction and Development. – 013. – Vol. 57, no. 4. P. 264–275.
- Цетлин А., Маркелова Н. 1985. Некоторые аспекты распространения и биологии *Nicomache minor* Arwidsson (Polychaeta, Maldanidae) в Белом море // Многощетинковые черви, морфология, систематика, экология. Т. 34. Исследования фауны морей Москва. – С. 136-138.

Меропланктон белого моря: использование молекулярно-генетических методов для видовой идентификации

Прудковский А.А.¹, Неретина Т.В.²

¹МГУ им. М.В.Ломоносова, биологический факультет

²МГУ им. М.В.Ломоносова, биологический факультет, Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова

Структуры популяций морских беспозвоночных определяются особенностями протекания жизненных циклов. Видовое разнообразие морских беспозвоночных – огромно. Несмотря на многочисленные работы, изучены жизненные циклы только у небольшой части от числа видов морских беспозвоночных. Меропланктон – это хороший показатель репродуктивной активности донных беспозвоночных с пелагическим типом личиночного развития. Однако личиночные стадии развития обычно не учитывают при количественном учёте планктона по причине сложности их идентификации. Для некоторых видов личиночного меропланктона не установлена точная видовая принадлежность. Новые представления о жизненных циклах беспозвоночных животных можно получить при помощи молекулярно-генетических методов.

Материал собирали в акватории беломорской биостанции МГУ в 2016-2017 гг. Идентификация личинок была выполнена в лаборатории молекулярной биологии биостанции. Всего было идентифицировано 10 видов личинок многощетинковых червей (*Neoamphitrite figulus*, *Bipalponephtys neotena*, *Eulalia viridis*, *Glycera capitata*, *Laonice cirrata*, *Lepidonotus squamatus*, *Lagis (Pectinaria) koreni*, *Phyllodoce maculata*, *Polydora* sp., *Scoloplos armiger*), 10 видов личинок моллюсков (*Limecola (Macoma) balthica*, *Modiolus modiolus*, *Mya arenaria*, *Alderia modesta*, *Anacaula gibbosa*, *Eubbranchus rupium*, *Flabellina (Coryphella) verrucosa*, *Paracoryphella islandica*, *Palio dubia*, *Lacuna vineta*), а также цифонаутисы мшанок *Electra pilosa* и личинки морских звёзд *Asterias rubens*. Полученные данные планируется использовать для оценки биоразнообразия, а также для изучения особенностей реализации жизненных циклов морских беспозвоночных в Белом море.

Уточнение систематического положения морского окуня рода *Sebastes* Белого моря молекулярно-генетическими методами

Рольский А.Ю.¹, Артамонова В.С.², Махров А.А.²

¹Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича, Мурманск

²ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

Введение

Несмотря на длительные исследования и постоянно растущее внимание к биоразнообразию Северного Ледовитого океана ученых и практиков, его видовой состав изучен далеко не полностью. В частности, до сих пор нет подробных сведений даже о видовом составе рыб Белого моря.

Так, давно известно, что морской окунь рода *Sebastes* встречается в приловах при промысле других видов рыб Белого моря (Аверинцев, 1927; Зборовская, 1951; Травин, 1952; Шульман, Шульман-Альбова, 1953), но его видовая принадлежность до сих пор установлена не была. Многие авторы формально относили его к виду *Sebastes norvegicus* (синоним *Sebastes marinus*), однако, эта традиция сложилась еще в тот период, когда считалось, что *S. norvegicus* – единственный вид морского окуня, обитающий в Арктике. Позже, однако, было показано, что в арктических водах обитают еще два вида морских окуней – малый окунь *S. viviparus* и окунь-клювач *S. mentella* (Травин, 1951), и с тех пор вопрос о видовой принадлежности морского окуня Белого моря оставался открытым.

Несмотря на то, что в литературе регулярно появлялись сведения о поимке морских окуней в Белом море, обзор сведений об этих представителях рода *Sebastes* был опубликован только в начале XXI-го столетия – в работе К.В. Древетняка с соавторами (Древетняк и др., 2001). В ней авторы сделали вывод о том, что морские окуни, периодически встречающиеся в Белом море, могут оказаться представителями как *S. viviparus*, так и *S. norvegicus*: особенности их морфологии не позволяют однозначно отнести этих рыб к тому или другому виду.

Настоящая работа посвящена решению вопроса о видовой принадлежности морского окуня Белого моря.

Материалы и методы

Материалом для исследований послужили два образца беломорских окуней из коллекции Зоологического института РАН, собранные А.Д. Наумовым в Белом море в 2000 г. у мыса Картеш, а также два окуня, выловленные нами в Белом море в районе о. Средний в 2014 г.

Места отлова и основные биологические характеристики морских окуней представлены на рисунках 1 и 2, а также в таблице 1.

Морфологические признаки морских окуней Белого моря, отловленных в августе 2014 года в районе острова Средний, были изучены с использованием методических рекомендаций по определению видов морских окуней северной части Атлантического океана и прилежащих морей (Барсуков и др., 1984). Гистологические препараты готовили по методике, описанной в работе (Роскин, Левинсон, 1957). Стадию зрелости гонад оценивали по шкале, разработанной В.П. Сорокиным и Л.М. Шестовой (Сорокин, Шестова, 1988). Возраст рыб определяли по препаратам отоликов.

Тотальную ДНК выделяли из тканей, фиксированных 96% этанолом (1:5) при помощи набора реагентов для выделения геномной ДНК из биологического материала на колонках «К-СОРБ-100» (ЗАО «Синтол», Москва) в соответствии с инструкцией изготовителя. Для генетической идентификации вида анализировали нуклеотидные последовательности контрольного реги-

она митохондриальной ДНК (*D-loop*, 534 п.н.) и второго интрона ядерного гена, кодирующего белок *S7* (*RP2 S7*, 597 п.н.), ПЦР-продукты для этих локусов получали с использованием праймеров и условий, как описано ранее (Chow, Hazama, 1998; Hyde, Vetter, 2007). Секвенирование проводили на базе Межинститутского Центра коллективного пользования «ГЕНОМ» ИМБ. Результаты секвенирования анализировали с использованием редактора BioEditv. 7.0.5 (Hall, 1999). В случае сильно деградированной ДНК для определения видовой принадлежности рыб использовали тест-систему на основе аллель-специфической ПЦР, позволяющую определять видоспецифичные нуклеотиды в последовательности контрольного региона мтДНК разных видов морских окуней Северной Атлантики (Рольский, 2016).



Рис 1. Место отлова морских окуней в Белом море. 1 – пост. 5-001, мыс Картеш (16.08.2000); 2 – район о. Средний (26.08.2014 г.). Синим цветом обозначены изобаты и соответствующие им глубины.



Рис 2. Морской окунь Белого моря (самец № 2, 26.08.2014 г.).

Таблица 1. Некоторые пластические и меристические признаки окуней Белого моря, отловленных в августе 2014 года в районе острова Средний.

№	Место сбора материала	Дата поимки	Пол	Длина, см			Масса, г.	Стадия зрелости	Высота, см		Наклон шипов, °		Число					
				AL	SL	LC			H	D	3-го	5-го	1	2	3	4	5	6
1	район о. Средний	20.08.14	♂	25,6	21,3	7,6	310	2	7,0	1,7	40	78	<u>7</u>	18	35	53	14	-
2	район о. Средний	26.08.14	♂	27,8	23,5	8,2	203	2	8,1	2,0	35	95	8	18	36	56	14	30*

AL – абсолютная длина; SL – стандартная длина; LC – длина головы; H – высота тела; D – высота стебля хвостового плавника; 1 – число лучей в анальном плавнике; 2 – число лучей в грудном плавнике; 3 – число жаберных тычинок; 4 – число косых рядов чешуй; 5 – число лучей спинного плавника; 6 – число позвонков. Жирным шрифтом и нижним подчеркиванием выделены признаки не характерные для *S. norvegicus*. * у *S. norvegicus* обычно 31 позвонок, хотя иногда встречаются особи с 30 позвонками «Методические указания...» (Барсуков и др., 1984). Прочерк означает отсутствие данных.

Результаты и обсуждение

Результаты морфологического анализа морских окуней, выловленных в Белом море в 2014 г., показали, что по некоторым признакам их действительно можно отнести к *S. viviparus*, а по другим – к *S. norvegicus*. Так, в частности, число лучей в грудном и анальном плавниках, а также количество позвонков у проанализированных особей было характерно для *S. viviparus*, в то время как угол наклона 5-го преоперкулярного шипа в обоих случаях и число косых рядов чешуй в одном случае указывали на принадлежность этих рыб к *S. norvegicus*.

Визуальный осмотр гонад рыб показал, что обе особи являются неполовозрелыми (II-я стадия зрелости) самцами. Семенники рыб выглядели как тонкие длинные тяжи розового цвета. Гистологическое исследование подтвердило ювенильную природу этих рыб. Половые клетки в семенниках были представлены сперматогониями, сперматоцитами I и II порядка и сперматидами. Зрелых половых клеток и признаков имевшего место ранее нереста обнаружено не было.

Возраст рыб, определенный по препаратам отолитов, составил 19 и 22 года соответственно. В желудке одной из них были обнаружены мелкие планктонные ракообразные семейства Euphausiidae. Данные о морфологии и биологических особенностях музейных образцов беломорских морских окуней, к сожалению, не опубликованы.

Трудности при проведении генетического анализа коллекционных образцов морских окуней были связаны с тем, что ДНК этих рыб сильно деградировала, и получить ПЦР-продукт, пригодный для секвенирования, не представлялось возможным. Вместе с тем, тестирование ДНК беломорских окуней из Зоологического музея с помощью тест-системы, позволяющей определять видоспецифичные нуклеотиды в последовательности контрольного региона мтДНК, позволило сразу исключить принадлежность этих рыб к *S. viviparus* и *S. mentella*.

При генотипировании образцов, собранных в 2014 году, была изучена частичная последовательность митохондриального локуса *D-loop* и ядерного локуса, представляющего собой частичную последовательность второго интрона рибосомного белка *S7*. Обе эти последовательности различаются у всех четырех видов рода *Sebastes*, обитающих в Северной Атлантике, в отличие от последовательности гена *COI*, которую используют для определения видовой принадлежности биологических объектов (Barcoding) в большинстве случаев.

Результаты генетического анализа позволили однозначно отнести исследованных рыб к виду *S. norvegicus*. У обеих особей был выявлен один и тот же гаплотип контрольного региона мтДНК, ранее обозначенный нами как MR1 (Artamonova et al., 2013). Последовательность, соответствующая этому гаплотипу, приведена в Международной базе данных GenBank под номером JQ846254. Этот гаплотип является наиболее широко распространенным у представителей *S. norvegicus* Северной Атлантики. Последовательность второго интрона гена, кодирующего ри-

босомный белок S7, также была идентична у обеих особей, и полностью совпадала с последовательностью, приведенной для вида *S. norvegicus* в GenBank под номером JX887157 (Rehbein, 2013). Как и в случае с *D-loop* мтДНК, анализ последовательности S7 ядерной ДНК подтвердил принадлежность беломорского окуня к виду *S. norvegicus*.

Результаты генетического анализа подтвердили предположение о принадлежности беломорских окуней к *S. norvegicus*, в том числе правоту В.В. Барсукова, полагавшего, что рыбы, достаточно регулярно вылавливаемые рыбаками-любителями в Белом море осенью на глубинах 30–40 метров, относятся к виду *S. norvegicus*, хотя морфологически они отличаются от типичных представителей этого вида, обитающих в Баренцевом море.

Вполне вероятно, что внешние морфологические особенности беломорского окуня, выявлявшиеся как нами, так и другими исследователями – следствие того, что онтогенез этих рыб проходит в нетипичных условиях (сильно распресненная вода, относительно небольшие глубины и/или низкая температура воды). Однако нельзя полностью исключить и того, что эти особенности уже закрепились на генетическом уровне, если дальнейшие исследования покажут, что популяция *S. norvegicus* Белого моря является самовоспроизводящейся.

Благодарности

Авторы работы признательны В.В. Игнатенко, оказавшему огромную помощь в отлове рыб, а также А.В. Балушкину, Ю.Ю. Дгебуадзе, Д.Л. Лайусу, И.Г. Мурза и О.Л. Христофорову за консультации и обсуждение проблем, затронутых в работе. Работа поддержана Программой фундаментальных исследований президиума РАН «Арктика – научные основы новых технологий освоения, сохранения и развития» (проект И.Н. Болотова) и Программой «Рациональное использование биологических ресурсов России: фундаментальные основы управления».

Список литературы

- Аверинцев С.В. Материалы к познанию промысловых рыб и рыболовства Баренцева моря в связи с перспективами дальнейших исследований // Труды научн. ин-та рыбн. хоз-ва. – 1927. – Т. 2. – № 3. – С. 1–24.
- Зборовская М.Б. Список рыб Гридинской губы Белого моря // Тр. Карело-Финск. отд. ВНИОРХ. – 1951 – № 3. – С. 197–210.
- Травин В.И. Семейство скорпеновых – Scorpaenidae // Промысловые рыбы Баренцева и Белого морей. Л.: ПИНРО. – 1952. – С. 183–198.
- Травин В.И. Новый вид морского окуня в Баренцевом море (*Sebastesmentella*, Travinsp. nov.) // Докл. Академии наук. – 1951. – Т. 77. – № 4. – С. 741–744.
- Шульман С.С., Шульман-Альбова Р.Е. Паразиты рыб Белого моря // М. Л. – 1953. – 198 с.
- Древетняк К.В., Исаев Н.А., Понаморенко В.П. Морской окунь в Белом море // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря: тез.докл. VIII регион. науч.–практ. конф. – Архангельск. – 2001. – С. 134–137.
- Барсуков В.В., Н.И. Литвиненко В.П., Серебряков. Методические указания по определению видов морских окуней северной части Атлантического океана и прилегающих морей //АтлантНИРО. – Калининград. – 1984. – 28 с.
- Сорокин В.П., Шестова Л.М. Рост и половое созревание окуня-клювача норвежско-баренцевоморского стада // Биология рыб в морях Европейского Севера: Сб. науч. тр. ПИНРО-Мурманск. – 1988. – С. 97–111.
- Рольский А.Ю. Особенности дифференциации морских окуней рода *Sebastes* Атлантического и Северного Ледовитого океанов // автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., – 2016. – 26 с.
- Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. Микроскопическая техника // М.: Советская наука. – 1957. – 465 с.
- Chow S., Hazama K. Universal PCR primers for S7 ribosomal protein gene introns in fish // Mol. Ecol. – 1998. – Vol. 7, № 9. – P. 1255–1256.

- Hyde J.R., Vetter R.D. The origin, evolution, and diversification of rockfishes of the genus *Sebastes* (Cuvier) // Molecular Phylogenetic and Evolution. – 2007. – Vol. 44. – P. 780–811.
- Artamonova V.S., Makhrov A.A., Karabanov D.P., Rolskiy A.Yu., Bakay Yu.I., Popov V. I. Hybridization of beaked redfish (*Sebastes mentella*) with small redfish (*S. viviparus*) and diversification of redfishes in the Irminger Sea // J. of Natural History. – 2013. – Vol. 1, № 47 (25-28). – P. 1791-1801.
- Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucl. Acids. Symp. – 1999. № – 41. – P. 95-98.
- Rehbein H. Differentiation of fish species by PCR-based DNA analysis of nuclear genes // European Food Res. and Technology. – 2013. – Vol. 236, № 6. – P. 979-990.

Немертины Белого моря

Чернева И.А., Екимова И.А., Щепетов Д.М., Неретина Т.В., Малахов В.В.

МГУ им. М.В. Ломоносова

Немертины – широко распространённая группа преимущественно морских беспозвоночных животных. Эти засадные хищники, вооружённые ядовитым выворачивающимся хоботом, играют важную роль в экологии морских сообществ и нередко попадают на глаза биологам. Но из-за отсутствия большего количества легкодоступных определительных признаков, эта группа вселяет ужас в сердца большинства зоологов и систематиков. Даже в таком хорошо изученном водоёме как Белое море, на котором давно и плодovито работают российские ученые, видовой состав фауны немертин изучен довольно поверхностно и неполно. Вооружившись методами не только классической морфологии, но и молекулярной филогенетики, мы рискнули исправить данную ситуацию. Цель данного исследования состоит в выяснении количества видов немертин, обитающих в Белом море. На данный момент эта работа не закончена и находится на стадии предварительного оглашения результатов.

На основании анализа участков генов *COI*, *16S* и *ITS* можно утверждать, что на литорали Белого моря обитает три вида рода *Lineus*, а не два, как предполагалось ранее. Удалось найти морфологические отличия, позволяющие четко различать *L. ruber*, *L. viridis* и *L. clandestinus*. Предварительно, на основании анализа участка гена *COI* виды *Cerebratulus fissularis*, *C. fuscus*, *C. borealis* и *C. marginatus* можно говорить об объединении их в один вид. Так же стоит поднять вопрос о присутствии на литорали Белого моря вида *Ramphogordius sanguineus*, который упоминается в литературе, но ни разу не был обнаружен нами в типовых местах обитания.

Изучение строения генитальных структур каляноидных копепод

Юрикова Д.А.

МГУ им. М.В. Ломоносова

Введение

Морские копеподы играют важную роль в планктонных сообществах многих районов Мирового океана, осуществляя связь между пелагическими продуцентами и организмами, занимающими более высокие трофические уровни в морских пищевых сетях. В северной части Атлантического и Северном Ледовитом океане к числу массовых видов копепод относятся представители рода *Calanus*: *C. finmarchicus*, *C. glacialis* и *C. hyperboreus*.

Calanus finmarchicus и *Calanus glacialis* – очень сходные по морфологии и близкие по размеру виды, однако для них характерны разные жизненные циклы и несколько различающиеся, хотя и перекрывающиеся, районы распространения (Nielsen et al., 2014). *C. glacialis* встречается во всех шельфовых арктических морях, включая север Баренцева моря, а также в Белом море и в Арктическом Бассейне. Представителям вида необходимо не менее двух лет для завершения жизненного цикла (Кособокова, 2012; Conover, 1988; Daase et al., 2013). Центр распространения атлантического вида *C. finmarchicus* – Норвежское море и море Лабрадор, но он также очень обилен к югу от Ньюфаундленда, в Баренцевом море и вдоль побережья Норвегии. Для *C. finmarchicus* характерен преимущественно однолетний цикл развития (Broms & Melle, 2007).

Ввиду широкого перекрывания ареалов и большого морфологического сходства обоих видов, рядом исследователей на основании молекулярно-генетических данных недавно была высказана гипотеза о возможности их гибридизации (G. Parent, Plourde, Joly, & Turgeon, 2015), опровергнутая в скором времени также на основании молекулярных исследований (Choquet et al., 2017b).

Целью нашей работы стало изучение особенностей строения репродуктивной системы взрослых особей *C. glacialis* и *C. finmarchicus* для выявления морфологических различий, которые могли бы являться препятствием для гибридизации этих видов. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- 1) изучение внешнего и внутреннего строения генитальных сегментов и генитальных полостей самок *C. glacialis* и *C. finmarchicus*;
- 2) сравнение их биологии и жизненных циклов по литературным данным;
- 3) обсуждение других возможных причин отсутствия гибридизации между этими сходными по морфологии видами;
- 4) сравнение методов исследования морфологии каляноидных копепод.

Материал и методы

Материал для работы был собран в Белом (*C. glacialis*) и Норвежском (*C. glacialis*, *C. finmarchicus*) морях. В Белом море пробы отбирали сетями Джели с фильтрующим конусом из газа с ячейей 180 μm путём вертикального облова водной толщи с глубины 100 и 150 м до поверхности. После сбора живые пробы разводили фильтрованной морской водой и разбирали, отсаживая взрослых самок. Отобранный материал фиксировали 4%-м формалином и 96%-м этиловым спиртом. В Норвежском море пробы собирали сетями WP-2 с ячейей 150-200 μm путём вертикального облова водной толщи с глубины 100 и 150 м до поверхности и фиксировали 96%-м этиловым спиртом. Используемые в нашей работе особи, которые были взяты из проб, собранных в Норвежском море, были проверены с помощью молекулярных маркеров коллегами из Норвегии (Dr.

Marvin Choquet) до проведения наших исследований, поэтому их видовая принадлежность нам была точно известна.

Собранный материал исследовали с применением световой микроскопии, сканирующей электронной микроскопии (СЭМ), конфокальной лазерной сканирующей микроскопии (КЛСМ), а также компьютерной микротомографии (микроКТ).

У самок регистрировали наличие (или отсутствие) прикрепленного сперматофора, место и характер его прикрепления, а также степень наполненности сперматек. Для визуализации структур половой системы и определения стадии созревания гамет особей, фиксированных формалином, окрашивали борным кармином по методике, описанной в статье Кособоковой К.Н. (Kosobokova, 1999). Ввиду относительно крупных размеров рачков, изготавливали препараты только абдоменов. Особое внимание уделялось изучению строения сперматек и каналов сперматек. Фотографии были получены с помощью микроскопа LeicaDM5000. С помощью рисовального аппарата под данным микроскопом была зарисована общая схема строения репродуктивной системы самок калянусов.

Подготовка объектов к изучению методами СЭМ осуществлялась в соответствии со стандартным протоколом (Hopkins, 1978). Изучение образцов проводилось в Центре коллективного пользования МГУ им. М.В. Ломоносова и в Институте океанологии им. П.П. Ширшова РАН на сканирующих электронных микроскопах JEOLJEM-2000 FXII и VEGA-3sem (TESCAN).

При изучении внутреннего строения генитального сегмента методами КЛСМ самок окрашивали красным конго и кислым фуксином для усиления автофлуоресценции хитина (Kamanli et al., 2017). Изучение объектов проводилось на Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова и на Биологическом факультете МГУ им. М.В. Ломоносова на конфокальных микроскопах NikonA1. Обработка полученных данных и создание частичных Z-проекций максимальной интенсивности осуществлялась при помощи программы ImageJ.

Для выяснения взаимного пространственного расположения внутренних структур репродуктивной системы самок, локализованных в генитальном сегменте, были применены методы компьютерной томографии высокого разрешения. Сканирование производилось при напряжении 25 kV, силе тока 139 μ A с шагом 1.48 μ m между оптическими срезами на томографе SkyScan 1172 в Центре коллективного пользования на геологическом факультете МГУ им. М.В. Ломоносова. Для оценки полученных результатов использовалась программа CTvox.

Результаты. Особенности морфологии самок *C. glacialis* и *C. finmarchicus*

Строение генитального сегмента самок калянусов характеризуется наличием комплекса взаимосвязанных морфологических структур, обеспечивающих получение и хранение семенных продуктов самца, оплодотворение и последующую откладку яиц, т.е. определяет протекание ключевых этапов их размножения.

Для *C. glacialis* характерны генитальные сегменты цилиндрической формы, а для *C. finmarchicus* – сферической, с мелкими складками по нижнему краю. Самец калянуса прикрепляет сперматофор на вентральную сторону генитального сегмента самки под генитальную крышечку или как можно ближе к её краю. По полученным нами данным, крышечки у *C. glacialis* и *C. finmarchicus* различаются по соотношению ширины к высоте: у *C. finmarchicus* оно больше, чем у *C. glacialis*. На месте прикрепления сперматофора обычно заметна масса клейкого вещества, удерживающего сперматофор до его полной разрядки, которое может быть секретом желёз, расположенных в передней части сперматофора или в сперматофорной сумке самца.

По обе стороны от генитальной крышечки под половым отверстием *Calanus* располагаются парные сперматеки, покрытые хитиновыми оболочками, в которых самки способны сохранять половые продукты на протяжении всей жизни. Сперматозоиды попадают в сперматеки по каналам через щелевидные копуляторные поры, расположенные на дне генитального атриума – области под крышечкой. Взаимное расположение копуляторных пор обеспечивает одновременное

осеменение обеих сперматек. По полученным нами данным, размер и форма сперматек не зависят от степени их наполненности.

Возможные причины отсутствия гибридизации

Различия между видами *C. glacialis* и *C. finmarchicus*, выявленные в результате сравнения по морфологическим признакам, не позволяют сделать вывод о роли строения генитальных сегментов их самок в ограничении возможности межвидовых скрещиваний. Однако, среди каляноидных копепоидов существуют примеры значительных морфологических различий в репродуктивной системе между двумя близкими видами. Например, в работе, посвящённой исследованию рода *Neocalanus* в Беринговом море, было выявлено два вида этого рода – *Neocalanus flemingeri* и *N. plumchrus* (Miller, 1988) с существенно различающимся строением сперматек.

Роль химических и поведенческих репродуктивных барьеров в репродуктивной изоляции *C. glacialis* и *C. finmarchicus* пока остается не исследованной, хотя для некоторых видов рода *Calanus* доказано значение видоспецифичных химических факторов для размножения.

Наиболее вероятно, что репродуктивная изоляция *C. glacialis* и *C. finmarchicus* в районах их совместной встречаемости достигается различиями в их жизненных циклах и расхождением сроков присутствия и динамики созревания взрослых самок и самцов, т.е. разной фенологией этих видов. Различия в фенологии могут исключить или в значительной степени минимизировать вероятность встречи самок одного вида с самцами другого.

Методологические аспекты изучения строения каляноидных копепоидов

Сравнение результатов, полученных с помощью различных методов микроскопии и компьютерной микротомографии, позволяет оценить применимость и эффективность данных методов при изучении морфологии каляноидных копепоидов.

Сканирующая электронная микроскопия позволяет получить изображения высокого разрешения для поверхностных, а также внутренних кутикулярных структур.

Применение конфокальной лазерной микроскопии позволяет визуализировать расположение внутренних структур друг относительно друга путём получения серии оптических срезов с последующим созданием общих или частичных проекций разной степени интенсивности, за счёт чего возможна более точная визуализация структур, которые теряются с применением световой микроскопии.

Красители, специфически окрашивающие различные ткани, делают более заметными определённые внутренние структуры. Борный кармин широко применяется при изучении созревания гонад и хорошо визуализирует элементы репродуктивной системы, делая заметными яйца в половых путях самок. Это даёт возможность определить расположение яйцеводов внутри генитального сегмента, а также их связь со сперматеками. Красный конго и кислый фуксин усиливают автофлуоресценцию хитина, однако нами не были выявлены принципиальные различия между результатами исследования препаратов, окрашенных красным конго отдельно и в смеси с кислым фуксином. Это указывает на эффективность красного конго как красителя, усиливающего собственную флуоресценцию кутикулы.

Трёхмерная реконструкция, полученная с помощью методов компьютерной микротомографии, позволяет оценить взаимное расположение крупных органов репродуктивной системы. Однако, для выявления структур более тонкого строения необходимо опробовать другие способы фиксации и подготовки объекта, а также исследование при помощи прибора, имеющего большую разрешающую способность по сравнению с использованным в данной работе.

Заключение

Выявленные нами различия во внешнем строении генитального сегмента самок, по нашему мнению, недостаточно существенны, чтобы служить препятствием для перекрестного спаривания *C. glacialis* и *C. finmarchicus*, заключающегося в переносе и успешном прикреплении спер-

матофора. Особенности морфологии генитального сегмента самок могут быть использованы в качестве дополнительных признаков при различении *C. glacialis* и *C. finmarchicus*, но не в качестве самостоятельного критерия. Отсутствие гибридизации между исследованными видами может быть обусловлено сочетанием химического и фенологического репродуктивных барьеров, а также различиями в реализации жизненных стратегий.

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность научным руководителям, К.Н. Кособоковой и А.С. Петруниной за предоставление материала и помощь в его сборе и обработке, а также за постоянную помощь в выполнении и написании работы; Marvin Choquet за предоставление генетически идентифицированного материала по каланусам из Норвежского моря, Е.Н. Темеревой, Н.Н. Римской-Корсаковой, П.А. Беловой и Е.В. Богомоловой за обучение навыкам создания и обработки научных иллюстраций; Н.М. Бисеровой, Б.В. Осадченко за помощь в освоении методов микроскопирования. Работа выполнена при частичной поддержке проекта РФФИ №18-35-00341.

Список литературы

- Кособокова К.Н., 2012. Зоопланктон Белого моря: структура, динамика и экология сообществ // Монография «Система Белого моря. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера», М.: Изд-во Научный мир. Т. 2., ч. 7.2, с. 640-674.
- Broms C., & Melle W. (2007). Seasonal development of *Calanus finmarchicus* in relation to phytoplankton bloom dynamics in the Norwegian Sea. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 54(23–26), 2760–2775. <https://doi.org/10.1016/J.DSR2.2007.08.021>
- Choquet M., Hatlebakk M., Dhanasir A. K. S., Kosobokova K., Smolina I., Søreide J. E., Hoarau G. (2017). Genetics redraws pelagic biogeography of *Calanus*. Biology Letters, 13(12), 20170588. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2017.0588>
- Conover R.J. (1988). Comparative life histories in the genera *Calanus* and *Neocalanus* in high latitudes of the northern hemisphere. Hydrobiologia, 167–168(1), 127–142. <https://doi.org/10.1007/BF00026299>.
- Daase M., Falk-Petersen S., Varpe Ø., Darnis G., Søreide J. E., Wold A., Fortier L. (2013). Timing of reproductive events in the marine copepod *Calanus glacialis*: a pan-Arctic perspective. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 70(6), 871–884. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0401>
- Hopkins C.C.E. (1978). The male genital system, and spermatophore production and function in *Euchaeta norvegica* Boeck (Copepoda: Calanoida). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 35(3), 197–231. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(78\)90076-X](https://doi.org/10.1016/0022-0981(78)90076-X)
- Kamanli S.A., Kihara T.C., Ball A.D., Morritt D., & Clark P.F. (2017). A 3D imaging and visualization workflow, using confocal microscopy and advanced image processing for brachyuran crab larvae. Journal of Microscopy, 266(3), 307–323. <https://doi.org/10.1111/jmi.12540>
- Kosobokova, K.N. (1999). The reproductive cycle and life history of the Arctic copepod *Calanus glacialis* in the White Sea. Polar Biology, 22(4), 254–263. <https://doi.org/10.1007/s0030000050418>
- Miller C.B. (1988). *Neocalanus flemingeri*, a new species of Calanidae (Copepoda: Calanoida) from the subarctic Pacific Ocean, with a comparative redescription of *Neocalanus plumchrus* (Marukawa) 1921. Progress in Oceanography, 20(4), 223–273. [https://doi.org/10.1016/0079-6611\(88\)90042-0](https://doi.org/10.1016/0079-6611(88)90042-0)
- Nielsen T. G., Kjellerup S., Smolina I., Hoarau G., & Lindeque P. (2014). Live discrimination of *Calanus glacialis* and *C. finmarchicus* females: can we trust phenological differences? Marine Biology, 161(6), 1299–1306. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2419-5>
- Parent G., Plourde S., Joly P., & Turgeon J. (2015). Phenology and fitness of *Calanus glacialis*, *C. finmarchicus* (Copepoda), and their hybrids in the St. Lawrence Estuary. Marine Ecology Progress Series, 524, 1–9. <https://doi.org/10.3354/meps11240>

Физиология / Physiology of marine animals

Сравнительный анализ двигательной иннервации осевой мускулатуры позвоночных

Балезина О.П.

МГУ им. М.В.Ломоносова, Москва, Россия

В докладе рассматриваются структурно-функциональные особенности двигательной иннервации быстрой осевой скелетной мускулатуры у разных групп рыб (хрящевых, хрящевых ганоидов, костистых) и низших рыбообразных позвоночных (круглоротых). Обсуждаются собственные и литературные данные о природе феномена «двойной» иннервации быстрых мышечных волокон осевой мускулатуры, на основании сравнительного электрофизиологического и морфологического анализа устройства нервно-мышечных синаптических контактов мышечных волокон речной (балтийской) миноги (*Lampetra fluviatilis*) и беломорской трески (*Gadus morhua marisalbi*).

Последовательность деполяризации и реполяризации миокарда желудочка атлантической трески (*Gadus morhua*)

Вайкшнорайте М.А., Витязев В.А., Азаров Я.Э.

Институт физиологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар

Введение

Последовательность активации и распределение длительности потенциалов действия определяют пространственно-временную организацию электрических процессов в сердце, которые запускают механическую активность миокарда и диктуют ее особенности (скорость, силу и длительность сокращения, скорость расслабления). Следовательно, изучение пространственно-временной организации деполяризации и реполяризации миокарда у разных видов рыб (активные и малоактивные) может раскрыть механизмы насосной функции сердца с позиции физиологии адаптации. На активацию миокарда влияет как развитие проводящей системы в миокарде желудочка, так же и строение миокардиального слоя стенки желудочка. Для рыб вследствие слабого развития проводящей системы, характерен «последовательный» тип активации миокарда – с медленным распространением волны возбуждения в желудочке сердца (Шмаков Д.Н., Рощевский М.П., 1975). Влияние строения стенки миокарда на последовательность его активации еще мало исследовано. Показано, что рыбы в связи с адаптацией к разному образу жизни (активные и малоактивные) имеют: 1) разную форму желудочка сердца (цилиндрический, мешкообразный и пирамидальный) (Santer, 1985); 2) разную толщину компактного слоя миокарда и тип коронарного кровоснабжения (Tota, 1983). Это разделение имеет несколько функциональных последствий. Пирамидальные желудочки связаны с активным образом жизни, относительно высоким сердечным выбросом и плотной стенкой желудочка, состоящей из смешанного (губчатого и компактного) миокарда, а сердца с мешкообразной и цилиндрической формой желудочка состоят из губчатого миокарда и встречаются у костных рыб без активных плавающих привычек (Simões

et al., 2002). Установлено, что трансмуральная разница в активации миокарда у щук присутствует только в области основания (Вайкшнорайте и др., 2009). Тогда как у карпа, **ведущего «малоактивный образ жизни»**, внешняя форма желудочка сердца **которого** имеет **также** пирамидальную форму, однако его стенка представлена **крайне слабо развитым компактным миокардом** (Santer, 1985), трансмуральная разница в активации существует по всей толще миокарда (Вайкшнорайте, 2018). На последовательность реполяризации желудочков влияют два фактора: последовательность активации и распределение локальных длительностей реполяризации, однако величина вклада этих двух факторов, по оценке разных авторов, сильно различается. Показано, что длительность потенциала действия кардиомиоцита желудочка малоподвижного карпа больше, чем у щуки или форели (Кузьмин и др., 2014).

Известно, что треска ведет донный образ жизни, в тоже время жизнь атлантической трески тесно связана с океаническим течением, этим обусловлены длительные сезонные миграции, заставляющие стаи рыб преодолевать расстояния до 1,5 тысяч км от нерестилищ до мест откорма. К сожалению, нам не известны работы по исследованию строения стенки желудочка сердца трески, известно только, что желудочек сердца трески, как у щуки и карпа, имеет пирамидальную форму. Будут ли, особенности в последовательности распространения волны возбуждения и в последовательности реполяризации миокарда желудочка трески представляет интерес.

Целью исследования явилось установление последовательности деполяризации и реполяризации в интрамуральных слоях желудочка сердца атлантической трески.

Данные и методы

Работа проводилась в сентябре на Беломорской биостанции МГУ. Электрофизиологические исследования проведены на сердце атлантической трески (*Gadus morhua marisalbi*, n=11, масса 310 ± 145 гр.) при температуре 12°C.

В качестве индифферентного электрода использовали объединенный электрод по Вильсону от трех удаленных от сердца точек на поверхности тела. Регистрация электрофизиологических показателей производилась с помощью 128-канальной компьютерной картографической установки (полоса пропускания 0,05-1000 Гц, частота дискретизации 4000 Гц, динамический диапазон входных сигналов от ± 10 мВ до ± 100 мВ, уровень шума не более ± 10 мкВ, разрешающая способность от 10 до 100 мкВ на один разряд аналого-цифрового преобразования). Регистрацию интрамуральных электрограмм желудочка сердца трески осуществляли при помощи трех интрамуральных игольчатых электродов (Витязев, Шмаков, 2001). Иглы вводили перпендикулярно стенке желудочка: в область «основания» (зона рядом с местом соединения желудочка с луковицей аортой); в область вблизи атриовентрикулярного отверстия; в область миокарда «верхушки» (противоположная область соединения желудочка и с луковицей аорты. Интрамуральная игла состояла из металлического носителя (основания) на который были намотаны изолированные (ПЭВ-2) медные провода (0,07 мм). На каждой игле располагались по восемь регистрирующих макроэлектродов. Длина интрамуральной иглы зависела от толщины стенки желудочка трески (от 3,5 до 4 мм), следовательно, субэпикардальные электрограммы регистрировали от двух первых электродов на игле, а субэндокардиальные – от двух последних электродов, миокардиальные – остальные четыре электрода. Момент прихода волны возбуждения в область отведения потенциала (время деполяризации) определяли по минимуму первой производной потенциала по времени ($dV/dt_{\min}$) в период комплекса QRS, а момент реполяризации (время реполяризации) – по максимуму первой производной потенциала по времени ($dV/dt_{\max}$) в период ST-T комплекса. Интервал активация-восстановление определяли как период между моментами деполяризации реполяризации. Трансмуральный градиент активации определяли как разницу между значениями на эндокарде и эпикарде, апикобазальный градиент – как разницу между значениями в области соединения желудочка с предсердием и областью верхушки. Статистическая обработка данных проводилась с помощью программ BIOSTAT 4.03, SPSS. Длительности интервалов и

комплексов представлены в виде медианы и интерквартильного интервала (Me (25%; 75%)), для сравнения значений использовался критерий Уилкоксона, критерий Фридмана с поправкой Ньюмена-Кейсла, различия считали значимыми при $p < 0,05$.

Результаты

Частота сердечных сокращений сердца трески – 34 ± 5 уд./мин. при температуре 12С. Первые очаги активации миокарда появляются в субэндокардиальных слоях возле атриовентрикулярного отверстия, а поздние – в субэпикардиальных слоях верхушки. Волна активации в миокарде желудочка трески движется от зоны атриовентрикулярного отверстия к области верхушки (Табл. 1), и по всей толще желудочка от эндокарда к эпикарду (21 (11;29) и 35 (19;43) $p < 0,05$, соответственно). Ранняя зона реполяризации расположена на субэндокарде верхушки, а поздняя – на субэпикарде в области атриовентрикулярного отверстия (Табл. 1). В базальной части и на верхушке желудочка последовательность реполяризации по всей толще желудочка от эндокарда к эпикарду (451 (419;590) и 513 (472;582), $p < 0,05$, соответственно) совпадает с направлением движения волны активации. Интервалы активация-восстановления в области верхушки и в области соединения желудочка с луковицей аортой достоверно меньше, чем в области атриовентрикулярного отверстия.

Таблица 1. Длительности времени активации, реполяризации и интервалов активация – восстановление в разных участках миокарда трески, (Me(25%;75%)), мс

Участки миокарда	Длительность деполяризации	Длительность реполяризации	Длительность интервала активация-восстановление
Область верхушки желудочка	33 (29; 44)	513 (451; 571)	482 (427; 544)
Область соединения желудочка с предсердием	9* (3; 15)	528* (440; 590)	516* (430; 580)
Область соединения желудочка с луковицей аортой	33# (25; 43)	446 (430; 551)	416# (390; 497)

Примечание: $p < 0,05$, (#) – сравнение между значениями в области атриовентрикулярного отверстия и значениями в область соединения желудочка с луковицей аорты; $p < 0,05$ (*) – сравнение между значениями в области атриовентрикулярного отверстия и значениями в области верхушки.

Заключение

Таким образом, последовательность распространения волны возбуждения по миокарду желудочка трески характеризуется общим направлением от атриовентрикулярного отверстия к верхушке, и к зоне соединения желудочка с аортой, а также от эндокарда к эпикарду. Последовательность реполяризации миокарда желудочка повторяет последовательность активации. Существует значимые трансмуральные и базеоапикальные градиенты длительностей активации и реполяризации по всей толще желудочка трески.

Благодарности

Работа выполнена в рамках темы «Сравнительно-физиологическое исследование пространственно-временной организации электрофизиологических процессов и сократимости миокарда позвоночных животных (№ ГР АААА-А17-117012310154-6) по Программе ФНИ на 2013-2020 гг. и в рамках Комплексной программы УрО РАН №ГР АААА-А18-118012290365-2 (2018-2020).

Список литературы

- Вайкинорайте М.А.* Последовательность активации миокарда желудочка карпа (*Cyprinus carpio*) // Росс. физиол. журн. им. И.М. Сеченова. – 2018. – Т. 104, № 2. – С. 238-244.
- Вайкинорайте М.А., Цветкова А.С., Витязев В.А., Азаров Я.Э., Шмаков Д.Н.* Последовательность реполяризации миокарда желудочка щук // Росс.физиол. журн. им. И.М. Сеченова. – 2009. – Т. 95, № 2. – С. 116-122.
- Витязев В.А., Шмаков Д.Н.* Способ изготовления игольчатого электрода. Патент Россия № 2167599. Бюллетень – №15. 2001.
- Кузьмин В.С., Абрамочкин Д.В., Тарасова О.С., Ловатъ М.Л.* Практические задачи по физиологии морских животных: учебное пособие. М: Университетская книга, – 2014. – 188 с.
- Шмаков Д.Н., Роцевский М.П.* Активация миокарда. 1997. Изд. Института физиологии Коми научного центра УрО РАН. Сыктывкар. 165 с.
- Santer R.M.* Morphology and innervation of the fish heart // Adv. Anat. Embryol. Cell. Biol. – 1985. – Vol. 89. – P. 100-102.
- Simões K., Vicentini C.A., Orsi A.M., Cruz C.* Myoarchitecture and vasculature of the heart ventricle in some fresh water teleosts // J. Anat. – 2002. – Vol. 200. – P. 467-475.
- Tota B.* Vascular and metabolic zonation in the ventricular myocardium of mammals and fishes // Comp. Biochem. Physiol. – 1983. – Vol. 76A. – P. 423-438.

Роль типов онтогенеза, становления эндотермии и акустической стимуляции в развитии слуха и поведения у птиц

Голубева Т.Б.¹, Корнеева Е.В.²

¹Кафедра зоологии позвоночных МГУ им. М.В. Ломоносова; tbgolubeva@list.ru

²Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва

Введение

Эндотермия, высокий уровень организации, внеутробное развитие птиц делают этот класс удобной моделью для изучения поведения в раннем онтогенезе. Разнообразные типы онтогенеза птиц (Stark, Ricklefs, 1998) образуют ряд, создающий возможность для сравнительного изучения развития сенсорных систем, в частности, слуха, и сенсорно управляемого поведения (Golubeva, Tikhonov, 1985). Ведущие афферентации в раннем онтогенезе большинства птиц – слуховая и зрительная. Слуховая чувствительность у эндотермных животных в онтогенезе появляется раньше зрения. В онтогенезе эндотермных животных, птиц и млекопитающих, первым формируется пищевое поведение, затем оборонительное. Оборонительное поведение (реакция затаивания) у птенцовых птиц появляется в момент открытия глаз и вызывается сигналом тревоги родителей. Активность сердца, RR ритмограмма и вариабельность сердечной активности могут служить показателем пищевого и оборонительного поведения (Montano et al., 2009).

Материал и методы

Развитие слуха и поведения исследовали у кряквы дикой формы и домашней утки (*Anas platyrhynchos*) – представителя выводковых, у сизой (*Larus canus*) и серебристой (*Larus argentatus*) чаек и полярной крачки (*Sterna paradisaea*) – полувыводковых, у ушастой совы (*Asio otus*) – полуптенцовой и у птенцовых видов – галки (*Coloeus monedula*) и мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*). Работа с чайками и крачками проведена на Беломорской биостанции МГУ, остальные виды, ареалы которых захватывают Кольский полуостров или его южный берег, изучали на Звенигородской биостанции МГУ. Большая часть исследований по развитию поведения мухоловки-пеструшки выполнена в Приокско-Террасном заповеднике.

Для регистрации кохлеарных потенциалов электроды первоначально вживляли в улитку внутреннего уха. В последующем электроды помещали в кости капсулы среднего уха, что уменьшало возможную травму улитки, при этом использовали метод регистрации акустических стволовых вызванных потенциалов с меньшим, чем при помещении электродов на черепе, числом накоплений ответа (20-100). Операцию вживления электродов проводили под местной анестезией новокаином у эмбрионов и птенцов первых дней после вылупления, под нембуталовым наркозом и местной анестезией у птенцов старшего возраста (Golubeva, 1997). В ряде случаев в качестве анестезии у птенцов до установления эффективной терморегуляции использовали кратковременное охлаждение до комнатной температуры и местную анестезию новокаином.

О развитии слуховой чувствительности судили по микрофонному компоненту кохлеарного потенциала. Нервный компонент выявляется значительно позже, чем поведенческий ответ на звук, появление которого совпадает с регистрацией микрофонного компонента и вызванных потенциалов из высшего слухового центра – поля L, расположенного в нидопаллиуме и мезопаллиуме. За порог микрофонного компонента кохлеарных потенциалов принимали минимальную величину звукового давления, при котором МК еще различим на фоне шума.

Исследовали развитие способности птенцов поддерживать температуру тела при помещении их в термостат с температурой среды, равной нижней критической температуре термонейтральной области взрослых: 24°C у мухоловки-пеструшки по данным Gavrilov, Dolnik (1985),

14°C у серебристой чайки, 18°C у домашней курицы, у 19°C японского перепела (*Coturnix coturnix*), 14°C у кряквы и домашней утки.

Регистрацию и анализ ЭКГ проводили с помощью усилителя PowerLab 8/30 (Австралия) и пакета программ Lab Chart. Установка снабжена термопарой с адаптером для регистрации температуры тела и температуры среды. Изменение температуры внешней среды осуществляли с помощью термостата Stable Systems и температурного контроллера PELT5 (США).

Тональные звуковые сигналы формировали специальными программами, с их помощью предъявляли также видоспецифические сигналы. Давление звука определяли с помощью прецизионного импульсного шумомера Robotron.

Результаты

Роль типа онтогенеза в развитии слуха

У всех птиц в процессе развития слуха выделяются три этапа. У выводковых птиц МК регистрируется с начала второй половины инкубационного периода. У полувыводковых птиц – с конца второй трети инкубационного периода, у птенцовых – накануне вылупления или с момента вылупления. I этап характеризуется узким диапазоном слуховой чувствительности и медленным понижением порогов слуха, II – быстрым понижением порогов, особенно у выводковых. На III этапе относительно быстрое понижение порогов имеет место на высоких частотах, на низких и средних очень медленное (Golubeva, 1997; Голубева, 2006). Продолжительность каждого этапа обусловлена типом онтогенеза (рис. 1). Начало II этапа совпадает либо с появлением дыхания и вокализации (у выводковых и полувыводковых), или с увеличением громкости собственной вокализации (у птенцовых и полуптенцовых). У выводковых II этап приходится на эмбриональный период и захватывает примерно сутки после вылупления, у полувыводковых – на паранатальный период, то есть начинается с выхода клюва эмбриона в воздушную камеру яйца за 3-4 дня до вылупления и заканчивается с установлением эффективной терморегуляции на 2-4 день после вылупления.

Влияние собственной и родительской акустической активности на развитие слуха

В течение всего II этапа развития слуха акустическое окружение влияет на слуховую чувствительность и ускоряет развитие слуха. Особенно четко это влияние выявилось у эмбрионов чаек. Собственные сигналы у них относительно узкополосные, а пороговые характеристики слуха отличаются от пороговых кривых других видов наличием узких областей повышенной чувствительности. В экспериментах на утках с акустической стимуляцией эмбрионов тональными частотами в диапазоне их слышимости было показано, что проигрывание тональных сигналов эмбрионам вызывает понижение порогов на частоте стимуляции и ускоряет развитие сенсорного эпителия улитки (Голубева, 1987).

Аналогичный результат был получен при дополнительной стимуляции птенцов мухоловки пеструшки пищевым родительским сигналом, сигналом тревоги или тональными посылками частотой 5 кГц: пороги вызванных потенциалов из поля L нидопаллиума и мезопаллиума, аналога слуховой коры млекопитающих у птенцов, получивших озвучивание, были достоверно ниже на частотах спектра сигнала озвучивания (Корнеева и др., 2006). Птенцы чаек, уток, и японского перепела, в эмбриогенезе получивших стимуляцию тональными сигналами, после вылупления демонстрировали пищевое поведение в ответ на предъявление им соответствующего сигнала (Golubeva, 1997; Корнеева и др., 2007).

II этап является также сенситивным периодом, который входит в состав критического периода импринтинга, в течение которого происходит запечатление частоты сигнала.

Становление эндотермии и развитие терморегуляции

Момент установления эффективной терморегуляции наступает, когда птенец может поддерживать температуру тела выше 37°C при температуре среды, равной нижней критической температуре термонеutralной зоны взрослых. Зависимость изменения температуры тела (T_B) при охлаждении птенца при температуре среды, равной нижней границе термонеutralной зоны описывается экспоненциальным уравнением: $T_B = T_0 + A_1 \exp(-x/t_1)$, где x – время в мин, A_1 и t_1 – коэффициенты. Переход к III этапу развития совпадает с моментом установления эффективной терморегуляции у всех исследованных видов, за исключением куриных. У цыпленка и японского перепела момент установления эффективной терморегуляции наступает на несколько дней позже, чем наступает III этап развития слуха, что может быть и результатом одомашнивания, и особенностью семейства. В любом случае эти птенцы нуждаются в более частом обогревании наседкой.

Границы между I и II этапами также характеризуются определенными качественными изменениями в процессе развития гомеотермии и энергетики.

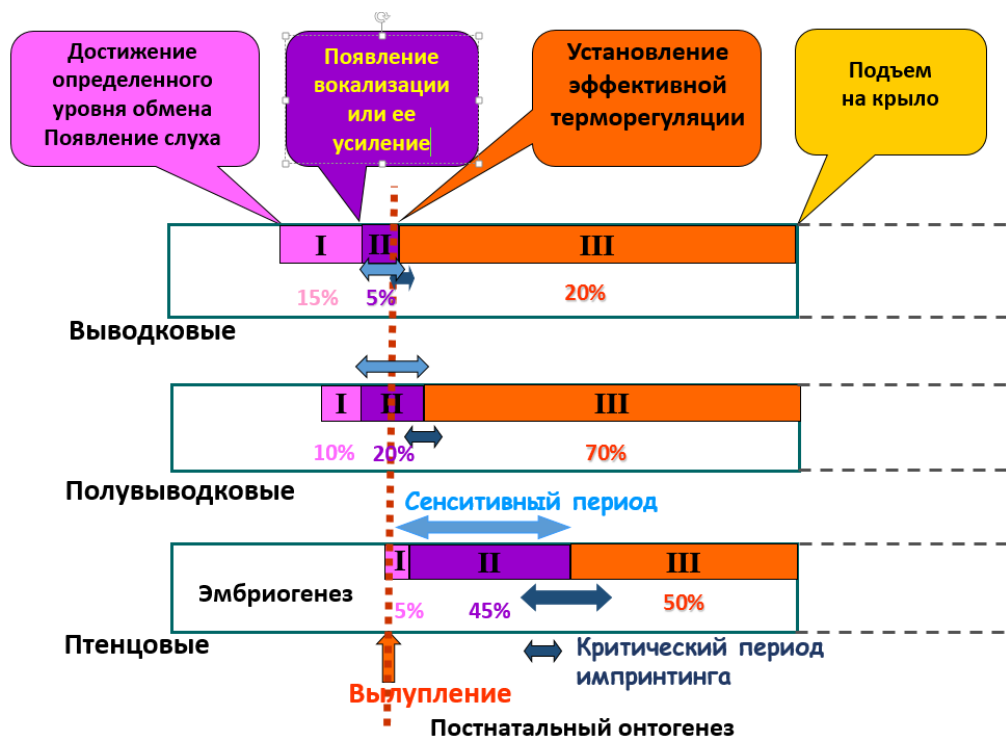


Рис 2. Этапы (I, II и III) развития слуха у птиц с разными типами онтогенеза. Относительная продолжительность этапов показана в %, если за 100% принять продолжительность периода развития слуха от момента появления слуховой чувствительности до подъема птенцов на крыло. Границами этапов служат события, определяемые, прежде всего, развитием эндотермии.

Кардиоритмограмма в ответ на акустические сигналы как показатель поведения и состояния птенца

Характер изменений и колебаний RR интервалов адекватно отражает общее функциональное состояние организма и основные поведенческие реакции – пищевую и оборонительную. На рис. 2 представлены изменения RR интервалов при пищевом поведении – выпрашивании пищи и получении ее и при оборонительном поведении у птенца мухоловки-пеструшки перед вылетом из гнезда. RR ритмограмма свободного поведения характеризуются относительно регулярными колебаниями с длительностью периодов от 7 до 20 с. Пищевая реакция всегда сопровождается резким уменьшением RR интервалов, волновая структура ритмограммы обычно со-

храняется. При охлаждении птенцов амплитуда всех колебаний, включая дыхательные, резко уменьшаются, демонстрируется линейная зависимость RR интервалов от T_B .

Оборонительное поведение в ответ на акустический сигнал тревоги родителей у птенцов в возрасте 6-9 суток (II период развития слуха) характеризуется колебаниями RR ритмограммы от 25 до 40 с, но преобладают периоды длительностью 31-33 с. Продолжительность RR интервалов увеличивается параллельно росту T_B , обеспечиваемому терморегуляционной активностью грудных мышц. Перед вылетом птенцов из гнезда амплитуда колебаний во время оборонительной реакции уменьшается, у слетков медленные колебания RR интервалов практически исчезают.

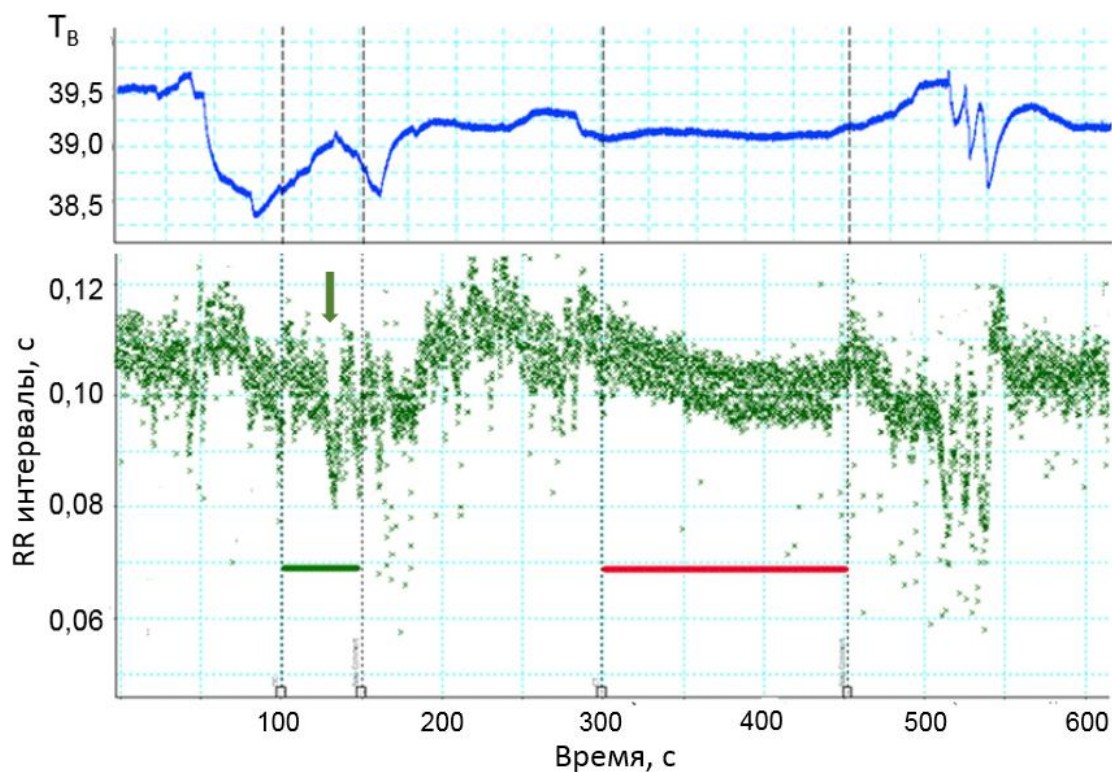


Рис 2. Динамика RR интервалов у птенца мухоловки-пеструшки в возрасте 16 суток при звучании пищевого родительского сигнала (зеленая линия) и сигнала тревоги (красная линия). Зеленая стрелка – получение пищи. Колебания после 500 с – птенец пытается улететь.

У птенцов при неблагоприятных условиях (пропадает один из родителей, затяжные дожди) обнаружилось резкое уменьшение амплитуды всех волн RR ритмограммы, прежде всего дыхательных. В дождливый холодный сезон колебания с периодом около 30 с плохо выражены.

В условиях свободного поведения у птенцов мухоловки-пеструшки выделены высокочастотный дыхательный ритм, низкочастотный, характерный для пищевого и ориентировочного поведения с частотой от 0,05 до 0,14 Гц. Частота оборонительного ритма составляет около 0,03 Гц. При ухудшении жизнеобеспечения птенцов RR ритмограммы слабо модулированы, все ритмы имеют уменьшенную амплитуду.

Заключение

В процессе развития слуха выделяются три этапа, эти этапы коррелируют с этапами становления поведения. II этап характеризуется быстрым развитием слуховой чувствительности и является сенситивным периодом, когда акустическая стимуляция позволяет подстроить слух под видоспецифические акустические сигналы. «Детский» импринтинг осуществляется с установле-

нием эффективной терморегуляции, когда в обычных условиях обитания птенец может поддерживать температуру тела постоянной, выше 37°C, тем самым обеспечивая стабильные условия передачи информации. В этот период происходит выучивание видоспецифических акустических сигналов. К моменту установления эффективной терморегуляции приурочены способность анализировать частотно-временные характеристики акустического сигнала, появление предметного зрения и критический период акустического и зрительного импринтинга. RR ритмограмма оказывается хорошим показателем пищевого и оборонительного поведения в ответ на акустические сигналы, а также спокойного состояния и сна. RR ритмограмма демонстрирует также неблагоприятное в жизни птенца, не регистрируемое наблюдением за поведением.

Благодарности

Авторы благодарят Беломорскую биостанцию имени Н.А. Перцова, Звенигородскую биостанцию имени С.Н. Скадовского и Приокско-Тerrasный заповедник имени М.А. Заблоцкого за предоставленную возможность проводить исследования.

Работа поддержана РФФИ (грант № 17-06-00404)

Список литературы

- Александров Л.И., Хаяутин С.Н., Корнеева, Е.В. 1995. Влияние видовой песни на формирование слуховой чувствительности птенцов мухоловки-пеструшки // Орнитология, Т. 26. С. 200-201.
- Голубева Т.Б. Роль акустической стимуляции в развитии слуховой чувствительности и поведении птиц в раннем онтогенезе // Роль сенсорного притока в созревании функций мозга, М.: Наука, 1987, С. 183-188.
- Давыдов А.Ф., Кескпайк Ю.Э., 1992. Онтогенез терморегуляции у птиц. СПб: Наука. 176 с.
- Корнеева Е.В., Александров Л.И., Голубева Т.Б., Раевский В.В. Развитие слуховой чувствительности и формирование акустически направляемого оборонительного поведения у птенцов мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*. Журн. Эвол. Биохим. Физиол., 2006, Т. 42, №6, 548-553.
- Корнеева Е.В., Т.Б. Голубева, Л.И. Александров, Т.С. Гурьева, Дадашева О.А., Сычев В.Н., Раевский В.В. Влияние пренатальной акустической стимуляции на пищевое поведение птенцов японского перепела (*Coturnix coturnix japonica*). – Авиакосмическая и экологическая медицина. 2007, №1, с. 47-50.
- Gavrilov V.M., Dolnik V.R. Basal metabolic rate, thermoregulation and existence energy in birds: world data // Acta XVIII Congressus Internationalis Ornithologici. 1985. V. 1. Moscow: Nauka, P. 421-466.
- Golubeva T.B. Type of ontogeny and species-specific stimulation in the development of auditory sensitivity in birds // Phisyology and General Biology Revue. 1997. V. 12, part 1. Amsterdam, London: Harwood Academic Publishers, OPA. P. 1-106.
- Golubeva T.B., Tikhonov A.V. The voice and hearing of birds in onthogeny // Acta XVIII Congressus Internationalis Ornithologici. 1985. V. 1. Moscow: Nauka, P. 259-274.
- Stark J.M., Ricklefs R.E., 1998. Avian Growth and development // Evolution within the altricial-precocial spectrum. New York: Oxford University Press. 441 p.
- Montano N., Porta A., Cogliati C., Costantino G., Tobaldini E., Rabello Casali K., Iellamo F. Heart rate variability explored in the frequency domain: A tool to investigate the link between heart and behavior // Neuroscience and Biobehavioral Reviews. 2009. V. 33. P. 71-80.

Фармакологическая чувствительность трансмембранных потенциалов клеток спонтанно сокращающегося сердца асцидии *Styela rustica*Гонотков М.А.¹, Косевич И.А.², Головкин В.А.¹¹*Институт физиологии Коми научного центра УрО РАН, ФИЦ Коми НЦ УрО РАН*²*МГУ им. М.В. Ломоносова*

Недавно проведенный генетический анализ показал, что оболочники – родственники позвоночных. Особенно близкое эволюционное развитие позвоночных и оболочников прослеживается во время эмбрионального развития. Например, сердце человека на 20-40 день внутриутробного развития сходно по строению с трубчатым сердцем оболочника. Цель настоящей работы состояла в выяснении роли токов K^+ , Na^+ и Ca^{2+} в формировании потенциалов действия миоэпителиальных клеток трубчатого сердца асцидии с помощью ингибиторного анализа и метода микроэлектродных отведений. Эксперименты проводились на Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцова биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова (Карелия, Россия). На первом этапе исследования проведен иммуноцитохимический анализ миоэпителиальных клеток изолированного сердца асцидии, который не выявил нервных элементов у изолированных сердечных трубок. На втором этапе исследования изолированные сердца асцидии помещали в экспериментальную ванночку с аэрированной морской водой, которая имела температуру 15°C. Потенциалы действия регистрировали со стороны полости сердца. Проведенный анализ эффектов специфических блокаторов ионных каналов (лидокаин, ивабрадин, нифедипин, тетраэтиламмоний, 4-аминопиридин) и хелатора Ca^{2+} – EGTA позволил установить, что K^+ –каналы, чувствительные к 4-аминопиридину и тетраэтиламмонии играют определяющую роль в генерации автоматизма миоэпителиальных клеток сердца асцидии.

Согласие физиологического и «митохондриального» пола мидий *Mytilus edulis* и *M. trossulus* в условиях интрогрессии и гибридизации (северная Европа)

Сказина М.А.¹, Гагарина А.В.², Стрелков П.П.¹

¹СПбГУ, Биологический факультет

²Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

Введение

Мидии *Mytilus edulis* и *M. trossulus* сосуществуют и гибридизуют в пределах обширного региона северной Европы, формируя серию гибридных зон от северной Шотландии через побережья Норвегии до Белого моря (Vainola & Strelkov, 2011). Для мидий характерна интрогрессивная гибридизация, в результате которой генофонды гибридизующих популяций родительских видов «загрязняются» чужеродными аллелями в ходе многочисленных раундов возвратных скрещиваний. Например, в Балтийском море в результате интрогрессии до 100% особей *M. trossulus* несут митохондриальную ДНК *M. edulis* (Zbawicka et al., 2007).

Мидии р. *Mytilus*, как и многие другие двустворчатые моллюски, имеют два митохондриальных генома, различающихся по последовательности ДНК – женский (F-мтДНК, наследуется от матери всем потомкам) и мужской (M-мтДНК, наследуется от отца потомкам мужского пола). В норме самка мидии имеет только один тип митохондриальной ДНК – F-мтДНК (такое состояние называют гомоплазмией), а самцы – два типа F- и M-мтДНК (гетероплазмия). Данный механизм наследования получил название двойного однородительского наследования (DUI, doubly uniparental inheritance, (Breton et al., 2007). Таким образом, генотипирование по мтДНК потенциально позволяет определить не только вид, но и пол моллюска. Однако литературные данные о согласованности между «физиологическим» и «митохондриальным» полом у мидий из гибридных зон противоречивы (Brannock et al., 2009; Hilbish et al., 2010), следовательно, требуют проверки. В данной работе мы оцениваем надежность идентификации пола и вида у мидий из гибридизующих популяций северной Европы с помощью митохондриальных маркеров.

Данные и методы

Материалом для исследования послужили мидии собранные в Шотландии, Норвегии, Белом и Баренцевом морях (таб. 1).

Таблица 1. Координаты и объемы выборок мидий, использованных в данной работе

Код (шт)	Год сбора	Место сбора (год сбора)	Координаты
LE (61)	2011	Озеро Лох Этив, Шотландия, сваи пирса	56,451299 5,279797
GA (37)	2015	Госейд, Норвегия, литораль	62,462349 6,251562
AR (41)	2015	Арефьорд, Норвегия, литораль	60,361371 5,143365
CH (60)	2015	Губа Чупа, Россия, литораль	66,270117 33,071685
MOG (47)	2015	Озеро Могильное, Россия, сублитораль	69,319416 34,349987

Для идентификации видопринадлежности мидии были генотипированы по 8 ядерным локусам: четырем аллозимам (*Pgm*, *Est-D*, *Odh*, *Gpi* Vainola & Hvilsom, 1991) и четырем ПЦР-маркерам (Me15/16 (Inoue et al., 1995), ITS (Heath et al., 1995), MAL-I (Rawson et al., 1995) и EFBis (Kijewski et al., 2006), за исключением выборок CH и MOG, изученных по 4 ПЦР-маркерам. Мидии были классифицированы на гибридов и чистопородных по вкладу генов *M. edulis* и *M. trossulus* в индивидуальные генотипы. Вклад генов (индивидуальные нагрузки) был определен с помощью алгоритма реализованного в программе STRUCTURE (Pritchard et al, 2000). Особей с долей генов *M. edulis* или *M. trossulus* выше порогового значения в 90% относили к чистопород-

ным *M. edulis* или *M. trossulus*, соответственно, а остальных – к гибридам, по рекомендациям Vaha & Primmer, 2006.

Для проверки соответствия между физиологическим и «митохондриальным» полом мидии были генотипированы по мтДНК локусу 16s, который позволяет различать половую и видовую принадлежность мтДНК (Rawson et al., 1995). Физиологический пол мидий был определен путем микроскопирования гистологических препаратов тканей гонады. Данные по 16s также использовались для анализа согласия между митохондриальными и ядерными (чистопородные, гибриды) генотипами.

Результаты

Распределение мидий из изученных популяций по трем категориям (чистопородные *M. edulis*, *M. trossulus* и гибриды) на основе ядерных генотипов отражено в таблице 2. В выборке MOG обнаружены исключительно *M. edulis*. В LE, GA и AR найдены *M. edulis* (по 77%, 43% и 71%, соответственно) и гибриды (21%, 57% и 23%), единичные *M. trossulus* отмечены в LE и AR. И только в выборке СН из Белого моря в преобладают чистопородные *M. edulis* и *M. trossulus* (по ~40%), гибридов меньшинство (20%).

Таблица 2. Результат классификации ядерных генотипов в изученных популяциях на основании индивидуальных нагрузок STRUCTURE с пороговым значением 90% и результаты определения пола у мидий с помощью гистологического метода.

Выборки:	LE	GA	AR	CH	MOG
<i>Mytilus edulis</i>	43	16	15	22	47
<i>Mytilus trossulus</i>	1	0	1	22	0
Гибриды	12	21	5	9	0
Соотношение полов	22♂/34♀	21♂/16♀	9♂/12♀	31♂/28♀	36♂/11♀

По гистологическим данным соотношение полов в каждой из выборок было близко к 1:1, за исключением MOG, где соотношение оказалось 3:1 в пользу самцов (таб. 2). В большинстве случаев физиологический пол совпадал с митохондриальным. Наилучший результат наблюдается в норвежских выборках GA и AR, где результат определения пола двумя разными методами совпал в 100% случаев. Среди особей у которых «митохондриальный» пол не соответствовал физиологическому мы обнаружили гомоплазмичных самцов, у которых не детектируется стандартный М-мтДНК (по 8% в LE и MOG, 3% в СН), а так же гетероплазмичных самок несущих М-мтДНК (10% в СН и 1% в MOG). Таким образом, наихудшее согласие наблюдается в выборке СН, где у 13% особей физиологический пол не совпал с «митохондриальным».

Соответствие результатов идентификации вида по ядерным маркерам (анализ STRUCTURE, пороговое значение 90%) и по локусу 16s мтДНК продемонстрировано в таблице 2. Далее для удобства будут использованы аббревиатуры М- и F- мтДНК *M. trossulus* обозначены как *mt* и *ft*, *M. edulis* – как *me* и *fe*, соответственно.

Степень митохондриальной интрогрессии по F-мтДНК невелика – в среднем по всем изученным выборкам вероятность обнаружения у чистопородной *M. edulis* *fe* составляет 86%, а у *M. trossulus* – 100%. Однако наличие гибридов в выборке снижает качество идентификации

В выборке из СН обнаружены уникальные особи с гетероплазмией «второго порядка» (триплазмичные): чистопородный самец ME с тремя наборами мтДНК – *fe/me/mt* *M. edulis* и *M. trossulus* и гибридная самка с *cft/fe/me*.

Таблица 2. Частоты митохондриальных генотипов в разных категориях у самок и самцов *M. edulis* (ME), *M. trossulus* (MT) и гибридов.

МтДНК генотип		<i>fe/me</i>		<i>fe</i>		<i>ft/mt</i>		<i>ft</i>		<i>fe/mt</i>		<i>ft/me</i>		<i>fe/ft/me</i>		<i>fe/me/mt</i>	
Физиологич.																	
Пол		♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
LE	ME	0	12	26	1	0	0	1	0	0	1	0	2	0	0	0	0
	H	0	1	4	3	0	0	2	0	0	2	0	0	0	0	0	0
	MT	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
GA	ME	0	6	9	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
	H	0	9	5	0	0	0	2	0	0	0	0	5	0	0	0	0
AR	ME	1	8	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	H	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	MT	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
CH	ME	1	14	4	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	H	1	1	1	0	1	0	2	0	0	5	0	4	1	0	0	0
	MT	0	0	0	0	0	5	13	0	0	0	3	1	0	0	0	0
MOG	ME	1	20	9	2	0	0	1	1	0	0	0	13	0	0	0	0

Заключение

В популяциях *M. edulis* и *M. trossulus* северо-восточной Европы наблюдается хорошее согласие (максимальная погрешность – 13%) между «митохондриальным» полом и физиологическим полом (гомоплазмия у самок и гетероплазмия у самцов), несмотря на обширную гибридизацию. Молекулярный метод определения пола является хорошей альтернативой традиционному гистологическому (по состоянию гонад половозрелых мидий в преднерестовый период), поскольку позволяет идентифицировать пол у мидий всех возрастов в любое время года. Нарушения двоякого однородительского наследования (DUI), оцененные по кодирующей части митохондрий, проявляются в гетероплазмии у самок, гомоплазмии у самцов и гетероплазмии по женским митохондриям от разных видов.

В популяциях *M. edulis* и *M. trossulus* северо-восточной Европы митохондриальная интродукция незначительна. Это позволяет считать митохондриальные маркеры таксономически информативными. В тоже время, из-за обширной гибридизации, надежность определения видопринадлежности особей по митохондриальным генотипам снижается.

Благодарности

Работа поддержана РФФИ (грант № 16-04-00723).

Список литературы

- Brannock P.M., Wetthey D.S., Hilbish T.J. Extensive hybridization with minimal introgression in *Mytilus galloprovincialis* and *M. trossulus* in Hokkaido, Japan // Marine Ecology Progress Series. – 2009. – Т. 383. – С. 161-171.
- Breton S., Beaupre, H.D., Stewart, D.T., Hoeh, W.R., & Blier, P.U. The unusual system of doubly uniparental inheritance of mtDNA: isn't one enough? // Trends in Genetics. – 2007. – Т. 23. – №. 9. – С. 465-474.
- Heath D.D., Rawson P.D., Hilbish T.J. PCR-based nuclear markers identify alien blue mussel (*Mytilus* spp.) genotypes on the west coast of Canada // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1995. – Т. 52. – №. 12. – С. 2621-2627.

- Hilbish T.J., Brannock, P.M., Jones, K.R., Smith, A.B., Bullock, B.N., & Wetthey, D.S. Historical changes in the distributions of invasive and endemic marine invertebrates are contrary to global warming predictions: the effects of decadal climate oscillations // *Journal of Biogeography*. – 2010. – T. 37. – №. 3. – C. 423-431.
- Inoue K., Waite, J.H., Matsuoka, M., Odo, S., & Harayama, S. Interspecific variations in adhesive protein sequences of *Mytilus edulis*, *M. galloprovincialis*, and *M. trossulus* // *The Biological Bulletin*. – 1995. – T. 189. – №. 3. – C. 370-375.
- Kijewski T.K., Zbawicka, M., Väinölä, R., & Wenne, R. Introgression and mitochondrial DNA heteroplasmy in the Baltic populations of mussels *Mytilus trossulus* and *M. edulis* // *Marine Biology*. – 2006. – T. 149. – №. 6. – C. 1371-1385.
- Pritchard J. K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data // *Genetics*. – 2000. – T. 155. – №. 2. – C. 945-959.
- Rawson P.D., Hilbish T.J. Evolutionary relationships among the male and female mitochondrial DNA lineages in the *Mytilus edulis* species complex // *Molecular Biology and Evolution*. – 1995. – T. 12. – №. 5. – C. 893-901.
- Vaha J.P., Primmer C.R. Efficiency of model-based Bayesian methods for detecting hybrid individuals under different hybridization scenarios and with different numbers of loci // *Molecular Ecology*. – 2006. – T. 15. – №. 1. – C. 63-72.
- Väinölä R., Strelkov P. *Mytilus trossulus* in northern Europe // *Marine biology*. – 2011. – T. 158. – №. 4. – C. 817-833.
- Zbawicka M., Burzyński A., Wenne R. Complete sequences of mitochondrial genomes from the Baltic mussel *Mytilus trossulus* // *Gene*. – 2007. – T. 406. – №. 1. – C. 191-198.

Адаптации эктотермных животных высоких широт

Филатова Т.С.^{1,2}, Абрамочкин Д.В.^{1,2,3}

¹ МГУ им. М.В. Ломоносова

² Российский национальный исследовательский медицинский университет им. Н.И. Пирогова

³ Институт физиологии Коми научного центра Уро РАН

Введение

Организмы, обитающие на высоких широтах, сталкиваются со значительными изменениями температуры в течение года. У эктотермных видов животных, сохраняющих активность в зимний период, подобные изменения окружающей среды требуют для выживания значительных перестроек функционирования различных систем организма, в том числе и сердечно-сосудистой системы: снижение температуры изменяет вязкость крови и кинетику ионных каналов мышечных клеток. На сегодняшний день было проведено множество исследований, посвященных проблеме изменений электрической и сократительной активности сердца при адаптации эктотермных позвоночных к низким температурам, однако большинство из них (за редкими исключениями) были выполнены с использованием протоколов искусственной холодовой акклимации в лабораторных условиях (Haverinen, Vornanen, 2004; Vornanen, 1998). Тем не менее, недавно проведенные исследования показывают, что сезонная акклиматизация, происходящая в естественных условиях, может оказывать значительно более выраженное влияние на сердечную функцию таких эктотермных организмов как рыбы: в работах, выполненных на базе ББС МГУ им. Н.А. Перцова было продемонстрировано изменение как электрической активности сердца рыб, так и ее регуляции в зимний период (Abramochkin, Vornanen, 2015; Abramochkin, Vornanen, 2017; Hassinen, Abramochkin, Vornanen, 2014). Однако, до нынешнего момента не проводилось прямого сравнения адаптационных процессов, происходящих при искусственном снижении температуры в лабораторных условиях и имеющих место быть в природе при смене сезонов. В настоящей работе было произведено сравнение влияния искусственной холодовой акклимации и сезонной акклиматизации в естественных условиях на электрическую активность сердца европейского керчака (*Myoxocephalus scorpio*) – одного из наиболее широко распространенных эктотермных видов рыб, обитающих в районе ББС МГУ им. Н.А. Перцова.

Материалы и методы

Животные были выловлены в Кандалакшском заливе в районе ББС МГУ им. Н.А. Перцова и подразделены на 3 группы: 1) выловленные летом и акклиматизированные к летним условиям (ТА, температура воды 12°C); 2) выловленные летом и в течение не менее 1 месяца искусственно адаптированные к низким температурам в лабораторных условиях (ХА, температура воды 2°C); 3) выловленные в марте и прошедшие акклиматизацию к зимним условиям в природе (ЗА, температура воды 1-3°C). Исследования были выполнены на изолированных рабочих кардиомиоцитах европейского керчака. Кардиомиоциты выделяли по описанной ранее методике (Abramochkin, Vornanen, 2015): животных наркотизировали, декапитировали, после чего быстро вырезали сердце и ретроградно перфузировали его бескальциевым раствором с низким содержанием Na^+ для вымывания ионов Ca^{2+} . После 5-8 минут перфузию переключали на раствор аналогичного состава, содержащий протеолитические ферменты (коллагеназа, трипсин) и бычий сыrovороточный альбумин. Ионные токи и потенциалы действия (ПД) регистрировали с использованием стандартного метода пэтч-кламп в конфигурации whole-cell при температуре сравнения +7,5°C, являющейся арифметическим средним температур, к которым были адаптированы экспериментальные животные. Ионные токи регистрировали в режиме поддерживаемого потенциала (voltage-clamp), потенциалы действия – в режиме поддерживаемого тока (current-clamp).

При анализе ПД проводили сравнение мембранного потенциала покоя, длительности ПД на уровнях реполяризации 90%, 50% и 25% (ДПД90, ДПД50 и ДПД25, соответственно), а также максимальной скорости нарастания переднего фронта ПД. При исследовании основных ионных токов, вносящих вклад в электрофизиологический фенотип сердца рыбы, рассматривали калиевый ток аномального выпрямления I_{K1} , калиевый ток задержанного выпрямления I_{Kr} , быстрый натриевый ток I_{Na} и кальциевый ток L-типа I_{CaL}). Амплитуду тока и заряд, переносимый током, нормировали по электрической емкости клетки. Временную константу инактивации тока (τ) для I_{CaL} , I_{Na} и I_{Kr} вычисляли по экспоненциальному уравнению Чебышева:

$$f(t) = \sum_{i=1}^n A_i e^{-t/\tau_i} + C \quad (1)$$

Кривые зависимости активации токов I_{CaL} , I_{Na} и I_{Kr} от мембранного потенциала строили как функцию нормализованной проводимости от поддерживаемого на мембране потенциала по уравнению Больцмана:

$$y = \frac{1}{1 + \frac{\exp(V - V_{50})}{S}} \quad (2)$$

где V – поддерживаемый мембранный потенциал, V_{50} – потенциал полуактивации, S – наклон кривой.

Нормализованную проводимость определяли по вольт-амперной характеристике тока с использованием следующего уравнения:

$$G = \frac{I}{V - V_{rev}} \quad (3)$$

Данные представлены в виде среднего $\pm$ стандартной ошибки среднего; сравнение проводилось с использованием непараметрического аналога однофакторного дисперсионного анализа (тест Краскела-Уоллиса) с последующим post-hoc тестом Данна. Различия считали статистически значимыми при $p < 0,05$.

Результаты

Сезонная акклиматизация, происходящая в естественных условиях, вызвала ярко выраженные изменения в конфигурации ПД в изолированных желудочковых кардиомиоцитах керчака: ДПД90 и ДПД50 были статистически значимо снижены в клетках, полученных от животных группы ЗА по сравнению с группой ТА (рис. 1). Мембранный потенциал покоя и максимальная скорость фронта нарастания ПД не различались между группами.

Подобные изменения характерны для всех эктотермных животных в зимний период (Haverinen, Vornanen, 2009); они препятствуют чрезмерному увеличению длительности ПД и возникновению аритмий при снижении температуры окружающей среды и связаны, как правило, с изменением уровня экспрессии ионных каналов в миокарде.

В первую очередь длительность ПД связана с активностью калиевых каналов задержанного выпрямления, обеспечивающих реполяризацию клетки после генерации ПД. Как в желудочковых, так и в предсердных кардиомиоцитах животных группы ЗА амплитуда калиевого тока задержанного выпрямления I_{Kr} и переносимый им заряд оказались статистически значимо выше по сравнению с таковыми для групп ТА и ХА. Временная константа инактивации (τ) и форма активационной кривой для данного тока не изменились в результате адаптации к низким температурам.

Калиевый ток аномального выпрямления I_{K1} , также принимающий участие в реполяризации клетки и поддержании мембранного потенциала покоя, также был подвержен влиянию адаптации к низким температурам: амплитуда как его входящей, так и выходящей компоненты была статистически значимо выше в кардиомиоцитах животных, прошедших акклиматизацию к зиме,

по сравнению с животными, пойманными летом. Различия между группами ТА и ХА при этом не были статистически значимыми. Поскольку для каналов калиевых токов аномального выпрямления не характерна ни потенциал-зависимая активация, ни зависимость от времени инактивации, для тока I_{K1} оценивали только амплитуду, нормированную на емкость клетки.

Для кальциевого тока L-типа (I_{CaL}) было характерно увеличение пиковой амплитуды как в предсердиях, так и в желудочках под действием сезонной акклиматизации, происходящей в естественных условиях, что также было отражено в увеличении количества заряда, переносимого данным током, в кардиомиоцитах животных группы ЗА по сравнению с группами ТА и ХА. Различия между летними группами рыб были незначительными. Помимо этого, при адаптации к низким температурам наблюдался также сдвиг активационной кривой тока I_{CaL} в область более положительных потенциалов, который в случае сезонной акклиматизации был статистически значимым по сравнению с группой животных, акклиматизированных к летним условиям. Характеристики зависимой от времени инактивации тока в желудочковых кардиомиоцитах керчака также были изменены под действием холодовой адаптации: временная константа инактивации τ была статистически значимо выше в группе ЗА по сравнению с группой ТА. Более медленная инактивация тока в желудочковых миоцитах животных, прошедших акклиматизацию к зиме, может быть связана со значительным увеличением его пиковой амплитуды: так, в предсердных клетках, где увеличение пиковой амплитуды тока было несколько менее выражено по сравнению с желудочковым миокардом, различия временной константы инактивации между группами были статистически незначимы.

Для быстрого натриевого тока, однако, регуляция при адаптации к низким температурам имела другой характер: как в желудочковых, так и в предсердных кардиомиоцитах животных групп ЗА и ХА пиковая амплитуда тока I_{Na} оказались статистически значимо ниже по сравнению с таковыми для группы ТА. В предсердиях холодовая адаптация также повлияла на потенциал-зависимую активацию и зависимость от времени инактивацию тока: холодовая акклимация и сезонная акклиматизация к зимним условиям приводили к сдвигу активационной кривой тока I_{Na} в область более отрицательных значений (с соответствующими статистически значимыми изменениями V_{50}) и к увеличению временной константы быстрой инактивации тока τ_{fast} . По всей видимости, благодаря этому количество заряда, переносимого быстрым натриевым током, не различалось между экспериментальными группами. Данные изменения характеристик активации и инактивации тока при адаптации к зимним условиям могут быть связаны не столько с изменением уровня экспрессии ионных каналов, сколько с изменением соотношения экспрессии их изоформ. Данное предположение, однако, требует проверки с использованием молекулярно-биологических методов.

Также под вопросом остается функциональное значение описанной нами регуляции быстрого натриевого тока в миокарде керчака под действием низких температур: для всех остальных доминантных ионных токов миокарда нами было показано увеличение амплитуды, связанное, по всей видимости, с увеличением уровня экспрессии и числа ионных каналов при адаптации к низким температурам. Подобные изменения электрофизиологического фенотипа миокарда противодействуют негативным эффектам низких температур. Учитывая образ жизни объекта исследования (поскольку нерест европейского керчака в Белом море происходит с ноября по январь, в зимний период керчак сохраняет активность и, по всей видимости, продолжает фуражировать), для быстрого натриевого тока следовало бы ожидать противоположных изменений его амплитуды у групп ХА и ЗА. Описываемые изменения характеристик I_{Na} , однако, должны способствовать снижению возбудимости миокарда и скорости проведения возбуждения в сердце при низких температурах, что в свою очередь благоприятствует возникновению аритмий.

Заключение

Таким образом, нами было показано, что сезонная акклиматизация к зимним условиям, происходящая в естественной среде обитания, оказывает значительно более выраженное воздействие на электрофизиологический фенотип миокарда европейского керчака, нежели искусственная адаптация к низким температурам в лабораторных условиях. Возможно, это связано с гораздо более продолжительным воздействием низких температур на организм керчака в зимний период по сравнению с таковым при использовании протоколов искусственной холодовой акклимации; однако, это может также быть связано с изменениями образа жизни керчака в зимний период (а именно с происходящим в это время нерестом). Большинство описываемых изменений электрической активности миокарда керчака под воздействием низких температур связаны, по всей видимости, с изменением уровня экспрессии и, соответственно, числа функциональных ионных каналов на мембране кардиомиоцитов. Тем не менее, есть основания предполагать, что в некоторых случаях может происходить изменение соотношения экспрессируемых изоформ ионных каналов. Эти предположения требуют, однако, для проверки проведения дальнейших экспериментов с использованием молекулярно-биологических методов.

Список литературы

- Abramochkin D. V., Vornanen M.* Seasonal acclimatization of the cardiac potassium currents (IK1 and IKr) in an arctic marine teleost, the navaga cod (*Eleginus navaga*) // *J. Comp. Physiol. B Biochem. Syst. Environ. Physiol.* – 2015. – V. 185, № 8. – P. 883-890.
- Abramochkin D. V., Vornanen M.* Seasonal changes of cholinergic response in the atrium of Arctic navaga cod (*Eleginus navaga*) // *J. Comp. Physiol. B Biochem. Syst. Environ. Physiol.* – 2017. – V. 187, № 2. – P. 329-338.
- Hassinen M., Abramochkin D.V., Vornanen M.* Seasonal acclimatization of the cardiac action potential in the Arctic navaga cod (*Eleginus navaga*, Gadidae) // *J. Comp. Physiol. B Biochem. Syst. Environ. Physiol.* – 2014. – V. 184, № 3. – P. 319-327.
- Haverinen J., Vornanen M.* Temperature acclimation modifies Na⁺ current in fish cardiac myocytes. // *J. Exp. Biol.* – 2004. – V. 207, № Pt 16. – P. 2823-2833.
- Haverinen J., Vornanen M.* Responses of Action Potential and K⁺ Currents to Temperature Acclimation in Fish Hearts: Phylogeny or Thermal Preferences? // *Physiol. Biochem. Zool.* – 2009. – V. 82, № 5. – P. 468-482.
- Vornanen M.* L-type Ca²⁺ current in fish cardiac myocytes: effects of thermal acclimation and beta-adrenergic stimulation. // *J. Exp. Biol.* – 1998. – V. 201, № Pt 4. – P. 533-547.

Экология / Ecology

Распределение и структура популяции двух симпатрических видов *Pseudocalanus* в Белом море

Воробьева О.В.¹, Юрикова Д.А.¹, Ершова Е.А.²

¹МГУ им. М.В. Ломоносова

²Институт океанологии имени П.П. Ширшова РАН, Москва

Каляноидные копеподы рода *Pseudocalanus* играют важную роль в планктонных сообществах Белого моря, будучи одной из доминантных групп по численности и составляя существенную долю биомассы зоопланктона. В Белом море обитает два симпатрических вида данного рода, *P. acuspes* и *P. minutus*, но традиционно, все планктонные исследования объединяли их в одну группу вследствие чрезвычайно незначительных морфологических различий между видами, особенно на ювенильных стадиях. В данном исследовании мы рассматриваем видоспецифичное распределение и структуру популяции рачков рода *Pseudocalanus* в Белом море на основе материала, собранного на НИС «Профессор Зенкевич» в августе 2018 на разрезе через Кандалакшский Залив. Для определения видов на ранних копеподитных стадиях использовался молекулярный метод видо-специфичная полимеразная цепная реакция (всПЦР). Численность рачков в данном регионе составила 200-400 экз./м⁻³, увеличиваясь к югу разреза. В популяциях обоих видов преобладали старшие копеподитные стадии (CIII-CV), тем не менее структура популяций *P. acuspes* и *P. minutus* существенно различалась. Данное наблюдение говорит о том, что эти виды находятся на разных стадиях своего жизненного цикла, и, вероятно, по-разному эксплуатируют весеннюю продукцию, что позволяет им сосуществовать на одной акватории.

Работа поддержана РФФИ (грант № 18-35-00341 мол_а).

Влияние факторов среды на рост и функционирование распределительной системы гидроида *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758)

Дементьев В.С., Марфенин Н.Н.

МГУ им. М.В. Ломоносова

Введение

Колониальный гидроид *Dynamena pumila* является характерным представителем нижней литорали и сублиторали Белого моря, где обрастает поверхность камней и слоевища водорослей. Несмотря на отсутствие центра управления жизненными процессами, организм гидроидов является физиологически целостной и самоорганизующейся биологической системой. Пищевые частицы поступают в различные участки колонии по распределительной системе, представленной общей гастроваскулярной полостью, соединяющей гидранты, побеги и столоны. Жидкость, заполняющая гастроваскулярную полость (гидроплазма) перемещается по колонии за счёт поперечного латерального сокращения стенок ценосарка и гидрантов, приводящего к уменьшению величины просвета канала (Marfenin, Dementyev, 2017; Марфенин, Дементьев, 2017, 2018 а). Населяя приливно-отливную среду обитания, колонии оказываются под влиянием множества внешних факторов (волнового воздействия, осушения, колебаний солёности и температуры и т.п.) во время фаз приливно-отливного цикла. По реакции распределительной системы можно определить состояние колониального организма: возможность существования при заданных параметрах среды, интенсивность процессов жизнедеятельности и экологический преферендум, т.е. способности данного вида существовать при различных абиотических воздействиях. Результаты исследования необходимы для ответа на вопрос о степени эврибионтности *D. pumila*, а также проверки предположения о возможности использования показателей работы распределительной системы в качестве экспресс-индикаторов реакции гидроидов на состояние внешней среды. Мы не ставили задачу по изучению адаптации колоний к постепенному изменению абиотических факторов и исследовали только кратковременную первичную реакцию на изменение температуры, солёности, водообмена, а также на осушение.

Методика

Использовали разработанный нами метод цейтраферной микровидеосъемки колоний в течение 2-10 ч с последующим анализом количественных показателей (Marfenin, Dementyev, 2017; Марфенин, Дементьев, 2017). Регистрировали с помощью микровидеосъемки пульсации и рост верхушки столонов и побегов, а также латеральные пульсации ценосарка и перемещение частиц в гастроваскулярной полости в первом модуле колоний, содержащихся в морской воде при следующих абиотических воздействиях: 1) температуре 10, 15, 20, 25, 28°C; 2) солёности 26, 20, 15, 10‰; 3) пребывании в стоячей и проточной воде; 4) осушении на 5, 10, 20, 30 и 60 мин.

Результаты

Температура

Реакция ростовых, латеральных пульсаций и гидроплазматических течений (ГПТ) на изменение температуры нелинейная. Реакция столон на изменение температуры выражена более отчетливо по сравнению с побегом. Наибольшие изменения происходят в диапазоне между 10 и 15°C из изученного промежутка от 10 до 28°C. Оптимальный диапазон, при котором наблюдаются высокая скорость роста, интенсивные перемещения гидроплазмы и наибольший объем перенесенной гидроплазмы, составляет от 10 до 20°C. При 28°C пульсации ценосарка столон стано-

вятся неустойчивыми, прирост, как правило, замедляется, перемещения гидроплазмы становятся менее активными.

В диапазоне от 10 до 28°C повышение температуры воды вызывает, в конечном итоге, сокращение периода и уменьшение амплитуды ростовых пульсаций ценосарка *D. pumila*, однако в столонах и побегах эти процессы выражены по-разному. В столонах уменьшение амплитуды ростовых пульсаций и прироста за цикл при повышении температуры происходит сильнее, чем в побегах. В результате рост столонов при 28°C снижается почти в 10 раз по сравнению с 15-20°C, а в побегах лишь в 1,5-2 раза. Однако рост побегов при неблагоприятных обстоятельствах продолжается лишь до завершения формирования модуля. Следовательно, верхним температурным пределом нормальной жизнедеятельности беломорских колоний *D. pumila*, по результатам анализа пульсаций ценосарка, является температура в пределах 25-28°C.

Вариабельность пульсаций ценосарка: как продольных (ростовых), так и поперечных (латеральных) – свидетельствует о влиянии неких дополнительных факторов. Мы предполагаем, что вариабельность является следствием взаимодействия ростовых и латеральных пульсаторов между собой.

ГПТ обладают наибольшей скоростью при 15 и 20°C. Увеличение скорости ГПТ при повышении температуры от 10 до 15°C свидетельствует о нормальной реакции организма на подъем температуры. Снижение скорости ГПТ при повышении температуры от 20 до 28°C означает разбалансировку распределительной системы и является дополнительным аргументом в пользу предположения о приближении к верхнему температурному пределу существования *D. pumila*.

Солёность

Колонии *D. pumila* при температуре 14°C способны существовать без проявления признаков угнетения в диапазоне солёности от 26 до 20‰, причем не только 2 ч, но и в течение по крайней мере 8 ч (Дементьев, Марфенин, 2018).

Наибольший прирост столонов и побегов как за один час, так и за одну пульсацию был при 26‰ и 20‰. При 15‰ прирост за одну пульсацию уменьшается в 1,5 раза по сравнению с 26‰. При солёности 10‰ наблюдаются признаки стресса, проявляющиеся в остановке роста столонов и значительном замедлении роста побегов. При 10‰ период ростовых пульсаций верхушек побега и столонов двукратно возрастает. Реакция столонов и побегов при 10‰ по амплитуде ростовых пульсаций не совпадала: у побегов амплитуда не изменялась, а у столонов снижалась примерно в 10 раз.

При опреснении от 15‰ до 10‰ увеличивается период и снижается амплитуда латеральных пульсаций ценосарка в первом модуле столона. При опреснении возрастает фаза покоя латеральных пульсаций и ГПТ, как в побегах, так и в столонах, что может свидетельствовать о снижении пропульсаторной активности. Скорость перемещения гидроплазмы в ближайшем к верхушке роста модуле ценосарка по мере опреснения изменяется в побегах и столонах неодинаково: у столонов уменьшается слабо, а в побегах значительно.

Водообмен

Не выявлено существенных изменений в пульсациях ценосарка, росте и перемещении гидроплазмы при сравнении их на одной и той же колонии последовательно в проточной и стоячей воде (Марфенин, Дементьев, 2018 б). В то же время обнаружено, что в проточном режиме по сравнению с непроточным период ростовых пульсаций увеличивается на 20%, период ГПТ в столоне возрастает на 42%, а максимальная скорость течений уменьшается на 20%. В результате расчетный объем перемещенной в столоне гидроплазмы за одно ГПТ уменьшается в проточных условиях на 30%.

Осушение

В целом не выявлено существенных изменений в пульсациях ценосарка, и перемещении гидроплазмы при сравнении их на одной и той же колонии последовательно в контроле и в ряду осушений продолжительностью до 30 мин включительно. При этом значимо не изменялись ни частота и амплитуда поперечных пульсаций ценосарка ни активность и протяженность течений гидроплазмы. Осушение на 20 и 30 мин вызывает снижение амплитуды ростовых пульсаций. Осушение на 20 мин приводит к уменьшению прироста за один акт ростовой пульсации более чем на 1/3, а осушение на 30 мин – ещё в два раза.

Таким образом, предел допустимого осушения колоний *D. pumila* находится между 10 и 20 мин. Такое непродолжительное осушение не приводит к нарушениям работы распределительной системы и роста верхушек, а значит – может применяться при проведении лабораторных исследований колоний.

Более продолжительное осушение, а именно на 1 ч, становится критическим для колонии, поскольку приводит к нарушению целостности её структуры. Происходит деградация тканей, а сквозь отверстия в лопнувшем перисарке верхушки роста внутреннее содержимое начинает изливаться наружу.

Заключение

Метод дистанционной регистрации пульсаций ценосарка позволяет в течение двух часов адекватно обнаруживать реакцию колонии на абиотические воздействия, что классическими методами удастся сделать лишь спустя несколько суток. Реакция ростовых, латеральных пульсаций и гидроплазматических течений на изменение факторов внешней среды нелинейная. Колонии устойчивы к воздействию факторов внешней среды и не демонстрируют существенных признаков угнетения в изученном диапазоне температуры, солёности, а также осушения и отсутствия водообмена. Реакция колоний на факторы среды позволила установить пределы толерантности для данного вида.

Список литературы

- Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2018. Влияние опреснения на рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dynamenarumila* (L., 1758) // Журнал общей биологии. Т. 79. № 5. С. 376-392.
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2017. Парадокс протяженных течений гидроплазмы в колониальном гидроиде *Dynamenarumila* (Linnaeus, 1758) // Журнал общей биологии. Т. 78. № 4. С. 3–20.
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2018а. Продольные пульсации столона у колониального гидроида *Dynamenarumila* (Linnaeus, 1758) // Журнал общей биологии. Т. 79. № 2. С. 85-96.
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2018б. Рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dynatena pumila* (L., 1758) в проточной и непроточной кюветах // Журнал общей биологии. Т. 79. № 2. С. 97-107.
- Marfenin N.N., Dementyev V.S., 2017. Functional morphology of hydrozoan stolons: stolonial growth, contractility, and hydroplasmic movement in *Gonothyrea loveni* (Allman, 1859) // Marine Biology Research. V. 13. N. 5. P. 521-537.

Влияние некоторых факторов морской среды на формирование поликультуральных биопленок сапротрофными бактериями и *Listeria monocytogenes*

Еськова А.И., Бузолева Л.С., Пономарева А.Л.

Абстракт

Известно, что морская среда неблагоприятна для существования патогенных бактерий. Однако, описано присутствие и размножение листерий как в прибрежных, так и в океанических водах. По данным литературы, *Listeria monocytogenes* способна сохранять жизнеспособность и размножаться в широком диапазоне температур и значений pH, выдерживать замораживание, высушивание, присутствие соли. По мнению многих исследователей, микроорганизмы более устойчивы к абиотическим факторам окружающей среды именно благодаря тому, что существуют в виде биопленок. Целью нашей работы стало изучение способности сапротрофных морских бактерий формировать биопленки с патогенной *L. monocytogenes* при влиянии некоторых абиотических факторов: изменении температуры и солености среды (по данным литературы это ведущие факторы, влияющие на интенсивность биопленкообразования в морской среде). Было получено, что бактерии как в моно-, так и в поликультуральных биопленках при изменении температуры или солености в среде сохраняют свою жизнеспособность. В модельных условиях среды, которые были близки к условиям естественной среды обитания (соленость, температура), интенсивность биопленкообразования поликультуральных биопленок, состоящих из морских сапротрофных гетеротрофных бактерий и *L. monocytogenes* была выше.

Люцифераза полихеты *Odontosyllis undecimdonga*

Котлобай А.¹, Шульц Д.², Шахова Е.¹, Ямпольский И.^{1,3}, Оба Юичи⁴

¹Институт биоорганической химии им. М.М. Шенякина и Ю.А. Овчинникова РАН, Москва

²Департамент биомолекулярной инженерии и биоинформатики университета Калифорнии, США

³Российский национальный исследовательский медицинский университет имени Н.И. Пирогова, Москва

⁴Департамент биологии окружающей среды университета Чубу, Япония

Введение

Odontosyllis это широко распространенный род морских биолуминесцентных полихет [1–5]. Биолуминесценция (БЛ) червей *Odontosyllis* обусловлена наличием люциферин люциферазной системы в их организме [6], однако структуры как люциферина, так и люциферазы оставались неизвестными, не смотря на целый ряд биохимических исследований, первые из которых были проведены в 1931 году Харви [6–11]. Более того, аминокислотная последовательность фермента (люциферазы) и структура субстрата остаются неизвестными для всех видов полихет из тринадцати семейств, имеющих биолуминесцентные виды [12].

Сбор материала

Odontosyllis undecimdonga вид обитающий в заливе Тояма в Японии, который демонстрирует яркую биолуминесценцию во время периода спаривания в первое новолуние октября [13]. Биоматериал, использованный в данной работе для выделения и очистки люциферазы и нуклеиновых кислот, был собран 6-го октября 2016 года в префектуре Тояма, город Намерикава, Япония. Вылов червей *Odontosyllis* производили на закате с помощью мелкочаистой сети с использованием света фонаря для привлечения полихет. Часть выловленных червей консервировали с помощью Invitrogen RNAlater, а остальных лиофилизировали для последующих экспериментов.

Выделение и очистка люциферазы

Для последующей очистки люциферазу экстрагировали из лиофилизированных червей с помощью натрий фосфатного буфера. Полученную смесь замораживали в жидком азоте и измельчали с помощью пестика в ступке. После инкубации полученную суспензию центрифугировали и супернатант, содержащий люциферазу, использовали для очистки методом анион обменной хроматографии. Фракции, содержащие люциферин и люциферазу, определяли путем попарного смешивания во всех возможных комбинациях (Рис. 1А). После ультрафильтрации концентрированный образец люциферазы использовали для дальнейшей очистки с помощью гель-фильтрации. В процессе разделения были собраны различные фракции (Рис. 1В). Фракции, обладающие биолуминесцентной активностью, были использованы для проведения гелеэлектрофореза (Рис. 1С). Таким образом, несколько полос, соответствующих БЛ активности во фракциях после гель-фильтрации (Рис. 1D), были идентифицированы методом электрофореза в полиакриламидном геле. Эти полосы были вырезаны из геля и проанализированы методом масс-спектрометрии. Для анализа использовалось программное обеспечение Mascot и транскриптом *O. undecimdonga*.

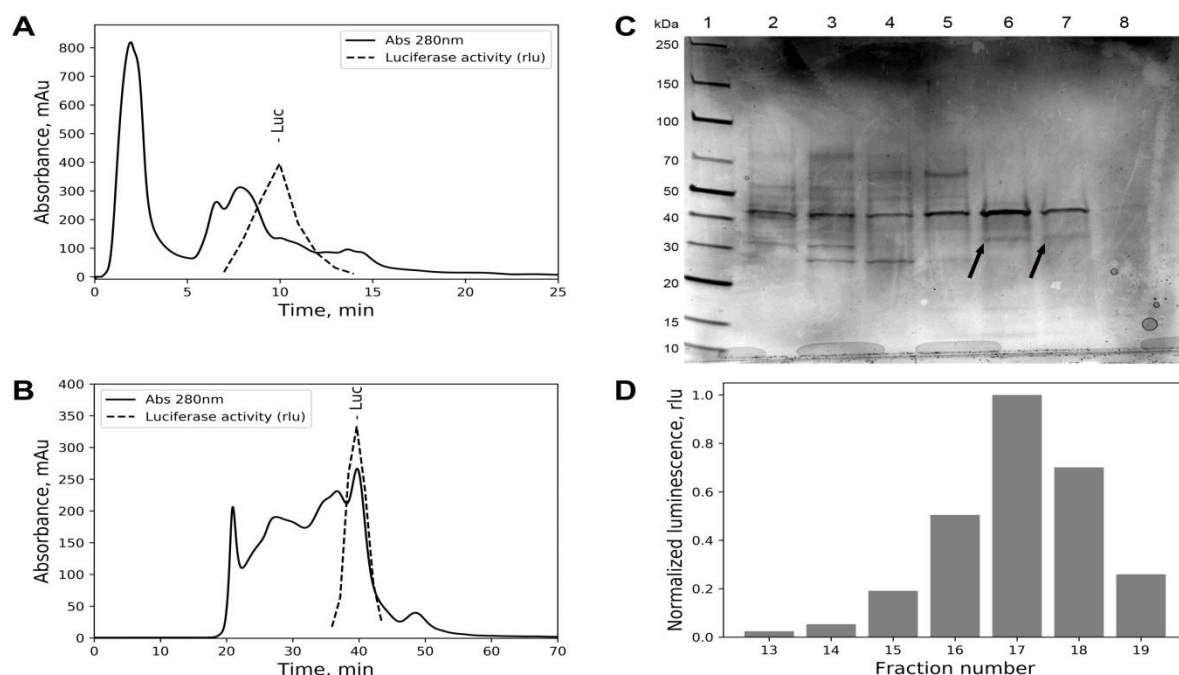


Рис. 1. Выделение и очистка люциферазы *O. undecimdonga*. А – Хроматографический профиль анион обменной хроматографии водного экстракта лиофилизированных червей *O. undecimdonga*, проведенной на колонке DEAE Sepharose Hi Trap Fast Flow. Сплошная линия – поглощение 280 нм. Профиль активности люциферазы *Odontosyllis* показан пунктирной линией. В – Хроматографический профиль гель-фильтрации концентрированной фракции анион обменной хроматографии, содержащей люциферазу, выполненной на колонке Superdex 200. Сплошная линия – поглощение 280 нм. Профиль активности люциферазы *Odontosyllis* показан пунктирной линией. С – Электрофорез фракций, полученных в результате гель-фильтрации, в полиакриламидном геле. Дорожка 1 – Page Rulerproteinladder (Thermo Scientific), дорожки 2-8 – фракции, полученные в результате гель-фильтрации, номера 13-19, соответственно. Стрелками указаны полосы, вырезанные из геля и использованные для масс-спектрометрического анализа. D – Нормированная люминесценция фракций, полученных в результате гель-фильтрации и использованных для полиакриламидного гелеэлектрофореза.

Клонирование и экспрессия люциферазы

Массспектрометрический анализ позволил идентифицировать в качестве потенциальной люциферазы четыре транскрипта кандидата (Рис. 2). Три длинных транскрипта c9g1i2 (990 нп), c9g1i3 (993 нп), c9g1i6 (990 нп) имели различия в ц-концевой последовательности. Транскрипт c9g1i5 (711 нп) был гомологичен вышеупомянутым трем транскриптам, но с отсутствующей 118-ти аминокислотной н-концевой аминокислотной последовательностью.

	1	10	20	30	40	50	60
1. c9_g1_i5	M	K	L	A	L	L	S
2. c9_g1_i2	M	K	L	A	L	L	S
3. c9_g1_i6	M	K	L	A	L	L	S
4. c9_g1_i3	M	K	L	A	L	L	S
	70	80	90	100	110	120	130
1. c9_g1_i5	D	N	P	I	P	P	E
2. c9_g1_i2	D	N	P	I	P	P	E
3. c9_g1_i6	D	N	P	I	P	P	E
4. c9_g1_i3	D	N	P	I	P	P	E
	140	150	160	170	180	190	
1. c9_g1_i5	E	L	A	P	E	E	Y
2. c9_g1_i2	E	L	A	P	E	E	Y
3. c9_g1_i6	E	L	A	P	E	E	Y
4. c9_g1_i3	E	L	A	P	E	E	Y
	200	210	220	230	240	250	260
1. c9_g1_i5	I	M	H	L	S	K	D
2. c9_g1_i2	I	M	H	L	S	K	D
3. c9_g1_i6	I	M	H	L	S	K	D
4. c9_g1_i3	I	M	H	L	S	K	D
	270	280	290	300	310	320	330
1. c9_g1_i5	N	F	H	C	S	A	D
2. c9_g1_i2	N	F	H	C	S	A	D
3. c9_g1_i6	N	F	H	C	S	A	D
4. c9_g1_i3	N	F	H	C	S	A	D

Рис. 2. Выравнивание аминокислотных последовательностей четырех транскриптов кандидатов люциферазы. Черные рамки показывают последовательности идентифицированные методом масс-спектрометрии по соответствующим пептидам. Процент гомологии всех четырёх транскриптов между собой составляет около 94%. Все транскрипты имеют высоковариабельный ц-конец.

ДНК всех четырех кандидатов была синтезирована в виде линейных двуцепочечных ДНК фрагментов и клонирована с использованием технологии MoClo. После чего эти конструкции были использованы для трансфекции клеток млекопитающих. Лизаты культур клеток, трансфецированных двумя из четырех вышеупомянутых конструкций, обладали люминесценцией при смешивании с препаратом люциферина (c9g1i2 и c9g1i6). Спектры биолуминесценции лизатов культур клеток позитивных клонов совпадали со спектром биолуминесценции червей *O. undecimdonata* [14]. Нелизированные клетки, трансфецированные упомянутыми конструкциями не обладали биолуминесценцией при добавлении раствора люциферина.

Заключение

Мы решили выделить и очистить люциферазу *Odontosyllis* из лиофилизированных червей и успешно идентифицировали ген люциферазы, используя классические методы очистки белков и новейшие технологии секвенирования нуклеиновых кислот. Так же мы воссоздали систему биолуминесценции *Odontosyllis in vitro*, используя очищенный белок и люциферин, без добавления дополнительных кофакторов. Наконец, мы установили последовательность гена люциферазы *Odontosyllis* и подтвердили его функцию путем воспроизведения БЛ реакции лизата клеток, содержащих рекомбинантную люциферазу, и люциферина, спектр биолуминесценции (λ_{max} 510 nm) данной реакции совпадал с таковым у живых червей *Odontosyllis in vivo*.

Благодарность

Данная работа была выполнена при поддержке гранта Министерство науки и высшего образования РФ номер RFMEFI61317X0066.

Список литературы

- [1] Galloway T.W., P.S. Welch. Studies on a phosphorescent Bermudan annelid, *Odontosyllis enopla* Verrill, Trans. Am. Microsc. Soc. (1911).
- [2] Berkeley E. Swarming of *Odontosyllis phosphorea*, Moore, and of other Polychæta near Nanaimo, B.C, Nature. 136 (1935), 1029.

- [3] Gaston G.R., J. Hall. Lunar periodicity and bioluminescence of swarming *Odontosyllis luminosa* (Polychaeta: Syllidae) in Belize, Gulf Caribb. Res. 12 (2000), 47-51.
- [4] Tsuji F.I., E. Hill. Repetitive Cycles of Bioluminescence and Spawning in the Polychaete, *Odontosyllis phosphorea*, Biol. Bull. 165 (1983), 444-449.
- [5] Haneda Y. Luminous Swimming Polychaeta from the Banda Islands, Science Report of the Yokosuka City Museum. (1971), 34-35.
- [6] Harvey E.N. Bioluminescence, Academic Press, New York, 1952.
- [7] Goto T., Y. Kishi. Luciferins, bioluminescent substances, Angew. Chem. Int. Ed Engl. 7 (1968) 407-414.
- [8] Shimomura O., F.H. Johnson, Y. Saiga. Partial purification and properties of the *Odontosyllis* luminescence system, J. Cell. Comp. Physiol. 61 (1963), 275-292.
- [9] Shimomura O., J.R. Beers, F.H. Johnson. The cyanide activation of *Odontosyllis* luminescence, J. Cell. Comp. Physiol. 64 (1964), 15-21.
- [10] Trainor G.L. Studies on the *Odontosyllis* bioluminescence system, PhD, Harvard University, 1979.
- [11] Deheyn D.D., M.I. Latz. Internal and secreted bioluminescence of the marine polychaete *Odontosyllis phosphorea* (Syllidae), Invertebr. Biol. 128 (2009), 31-45.
- [12] Verdes A., D.F. Gruber. Glowing Worms: Biological, Chemical, and Functional Diversity of Bioluminescent Annelids, Integr. Comp. Biol. (2017).
- [13] Horii N, Observation on luminous polychaeta, *Odontosyllis undecimdonga* from Toyama Bay, Japan Sea, Science Report of the Yokosuka City Museum. (1982), 1-3.
- [14] Schultz D.T., A.A. Kotlobay et al. Luciferase of the Japanese syllid polychaete *Odontosyllis undecimdonga*, Biochem Biophys Res Commun. 502(3) (2018), 318-323.

Состояние популяции *Zostera marina* L. в районе Ругозерской губы Белого моря

Любезнова Н.В.

МГУ имени М.В.Ломоносова, биологический факультет

Проблемы сохранения и восстановления промыслового потенциала Белого моря не могут быть решены без изучения функционирования морских экосистем и оценки влияния на происходящие в них процессы природных и антропогенных факторов (Алимов и др., 2004). Прибрежная зона – одна из наиболее важных экосистем. *Zostera marina* L. –единственный массовый вид на заиленных участках побережья. В экосистеме Белого моря *Z. marina* играет заметную роль, служа местом кормежки и нереста ряда рыб (Краснова и Бек, 2008) и в международном сообществе мониторинг ее популяций признаны одним из приоритетных направлений природоохранной работы. *Z. marina* (Взморник морской) – один из немногих видов высших растений целиком приспособившийся к обитанию в водной среде. *Z. marina* имеет циркумбореальный ареал, в Белом море встречается в основном в его южной и западной частях. Массовая гибель зарослей *Z. marina* впервые была зафиксирована в 1930 году и была вызвана миксомицетом *Labyrinthula macrocystis* Cienc. (Giesen et al., 1990). В 1960 году массовая гибель *Z. marina* наблюдалась в Белом море, численность побегов после нее восстанавливалась очень медленно (Вехов, 1992). Повторная массовая гибель побегов произошла в 1975 и в конце XX века еще трижды наблюдалась гибель побегов и корневищ, хотя не такая катастрофическая (Вехов, 1992; Краснова и Бек, 2008).

Современное состояние популяции *Z. marina* изучалось нами в 2009, 2010 и 2015 гг. в Ругозерской губе в окрестностях ББС МГУ имени М.В. Ломоносова. Исследования в 2009, 2010 гг. проводились в рамках геоботанической практики студентов третьего курса кафедры высших растений. Повторный учет был проведен в конце июля 2015 г. Было исследовано состояние зарослей в окрестностях Биостанции на участке побережья от Ермолинской губы до оконечности Киндомыса, а также в Кислой губе (Рис). Учет проводился в максимальный отлив маршрутным способом. Плотность побегов в зарослях оценивалась путем подсчета числа побегов на площади 25×25 см и сравнивалась с литературными данными, приведенным В.Н. Веховым (1992) для Ермолинской губы.

Карельский берег Белого моря после стаивания ледника испытывает постепенное поднятие. В районе Ругозерской губы оно происходит со скоростью 4 мм в год (Олюнина, Романенко, 2007). Этот фактор оказался очень важным в динамике популяций *Z. marina*.

Согласно литературным данным (Вехов, 1992; Максимович и др., 2005) основные, наибольшие по численности побегов и полночленные по возрастному составу, заросли *Z. marina* обычно располагаются в закрытых от сильного прибойного волнения губах. В Ругозерской губе, относительно узкой и укрытой со стороны открытого моря островом Великий не бывает такой сильной прибойной волны, как на открытых морских побережьях. В Ермолинской губе, закрытой от волн берегами и перегораживающей ее каменистой отмелью на входе, литораль составляет более половины площади губы. Дно губы глинистое, что очень благоприятно для произрастания *Z. marina*. В 2009 г. по визуальным оценкам число побегов на нижней литорали составляло не менее 1500 побегов на квадратный метр (табл.). В 2010 г. *Z. marina* исчезла с нижней литорали во всей части губы, перегороженной отмелью. Небольшие разреженные заросли остались на сублиторали только по самому краю, на оконечностях губы, где каменистая отмель не перегораживает доступ волн и свежей морской воды. После катастрофы 2010 г. *Z. marina* начала быстро восстанавливаться и достаточно густые заросли наблюдались на космоснимке в 2013 г. (Макаров, 2015). В 2015 г. *Z. marina* была нами отмечена в Ермолинской губе. Ее численность составила около 700 побегов на 1 м², причем генеративных побегов практически не было. Заросли отступи-

ли ниже на сублитораль и наблюдаются в максимальный отлив по самому урезу воды. Нижняя литораль, занимаемая *Z. marina* в 2009 г. заросла *Ruppia maritima* L., а средняя и верхняя литораль – *Salicornia europaea* L.



Рисунок. Расположение участков произрастания *Zostera marina* в окрестностях ББС МГУ.

Таблица. Численность побегов *Zostera marina* в окрестностях ББС МГУ (шт. на 1 м²).

Год\ Губа	Ермолинская	Безымянная	Кислая	у Кисло-Сладкого оз.
2009	~1500	500		
2010	0	1488±91	1070±117	1264±207
2015	688	1021±109	773±168	832±28
По: В.Н. Вехов (1992)	2148,5±560			

Вдоль берега периодически расположены небольшие губы. Чаще всего они являются устьями ручьев и большинство из них безымянны. В этих губах, практически не защищенных от волн *Z. marina* встречался в основном на сублиторали и нижней литорали, на среднюю литораль растения выходили вдоль русел ручьев. Разреженные заросли *Z. marina* расположены в небольшой Безымянной губе по дороге к Ермолинской. Численность побегов в 2009 г. была невелика около 500 штук на 1 м², что было обусловлено открытостью бухты и ее в основном песчаным грунтом на нижней литорали и сублиторали. В 2010 г. численность *Z. marina* возросла почти в три раза (табл.). Такая же численность наблюдалась в другой безымянной губе у Кисло-Сладкого озера. В 2010 г. численность побегов *Z. marina* прибывала на очень высоком, практически максимальном уровне, о чем свидетельствовала большая плотность побегов, и небольшие их размеры, что характерно для загущенных зарослей. В 2015 г. численность побегов несколько упала (табл.). За 5 лет берег поднялся на 2 см, и это особенно видно в пологих губах, занятых *Z. marina*. Во многих местах она отступила ниже по берегу на 4–5 метров.

Обильные заросли *Z. marina* были обнаружены в 2010 г. у Кислой губы. По данным Красновой, которая регулярно проводила учет пескожила еще несколько лет назад *Z. marina* в этой бухте не встречалась. Не упоминается она и у В.Н. Вехова (1992). На нижней литорали численность побегов составляла около 1070 побегов на 1 м² (табл.). В 2010 г. в отдельных местах

было встречены почерневшие поврежденные *L. macrocystis* побеги: в Кислой губе, в безымянных губах, в лужах на литорали. В 2015 г. численность снизилась и она практически исчезла из средней части губы, и редкие группы сохранились на краях (20–30 побегов на 1 м²).

В окрестностях биостанции во многих местах литораль широкая и пологая, в области нижней литорали на камнях произрастают фукусовые водоросли, формируя сплошные заросли. Во многих местах область средней литорали была расположена по уровню ниже, чем область нижней. В таких местах на ней формируются лужи разной величины, не высыхающие во время отлива. Почва на средней литорали в таких местах часто бывает глинистой, как и предпочитает *Z. marina*. В 2009 г. в маленьких лужах по дороге к Ермолинской губе (рис.) были обнаружены особи *Z. marina* первого года жизни, в больших – наряду с однолетними встречались и двулетние особи. Генеративных особей в этих лужах встречено не было. Такие лужи большинством авторов (Вехов, 1992; Максимович и др., 2005) считаются неподходящими для постоянного обитания *Z. marina*, так как в таких местах она сильно повреждается в зимний период. Однако повторный маршрут в 2010 г. показал, что значительной части особей первого года жизни удалось выжить, а особи второго и более года жизни дали генеративные побеги. При этом было встречено всего два новых однолетних растения. Учет, проведенный в 2015 г. показал, что во всех лужах не смотря на поднятие морского берега *Z. marina* выжила, образовав местами крупные заросли с большим количеством генеративных побегов. В этих лужах *Z. marina* реже поражается грибом *L. macrocystis*, и возможно может служить источником семян во время локальных эпидемий. На аналогичных участках литорали в сторону Киндо-мыса также были встречены лужи иногда со значительными по величине зарослями *Z. marina*, в которых наблюдалось много генеративных побегов. По данным Т.Ю. Репкиной, много лет изучающей припайный лед на литорали (Репкина и др., 2015) в местах луж с *Z. marina*, лед часто не достигает поверхности почвы, а остается «приподнятым» на камнях. Кроме того, побеги *Z. marina* на зиму отмирают, и вмерзшие в лед отмершие побеги легко отрываются без ущерба для почек возобновления.

Таким образом, на фоне постепенного и довольно быстрого поднятия берега *Z. marina* вынуждена отступать на большую глубину. Это отступление может быть катастрофическим как в Ермолинской губе, где в 2010 г. резко погибла вся локальная популяция. В последующие годы популяция восстановилась на большей глубине и почти не видна во время отливов. Но в 2015 г. она еще не достигла численности 2009 г. (табл.) и в ней относительно мало генеративных побегов.

В Кислой губе и безымянных губах отступление *Z. marina* может быть равномерным выглядевшим как сначала разрежение зарослей, их активная поражаемость грибом *L. macrocystis* и постепенное исчезновение.

Большое число проростков, сформировавшихся в 2008 и 2009 гг. в не высыхающих лужах на литорали, может свидетельствовать о большом урожае семян в 2007-2008 гг. В своей книге В.Н. Вехов (1992) отмечает небольшую семенную продуктивность отдельного генеративного побега и низкую всхожесть семян *Z. marina* в природных популяциях. Поэтому высокая семенная продуктивность также косвенно свидетельствует о высокой численности генеративных побегов в последние годы, а также о благоприятных условиях для прорастания сложившихся в 2008-2009 годах. В 2015 г. были отмечены только уже сформировавшиеся особи, новых проростков не наблюдалось.

Освоение *Z. marina* новых ниш на побережье, таких как относительно глубокие не обсыхающие в отлив лужи на средней литорали, в которых ранее она никем не отмечалась.

Список литературы

Алимов А.Ф., Алексеев А.П., Бергер В.Я., Кулачкова В.Г. Итоги и направления исследований Белого моря в 2002-2004 гг. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны

- ресурсов Белого моря. Материалы IX международной конференции 11-14 октября 2004 г., Петрозаводск. Петрозаводск, – 2005. – С. 14-26.
- Вехов В.Н.* Зостера морская (*Zostera marina* L.) Белого моря. М.: Изд-во Моск. ун-та, – 1992. – 144 с.
- Краснова Е.Д., Бек Т.А.* Ермолинская губа // Путешествия по Киндо-мысу / Под.ред. Т.А. Бек и Д.А. Воронова. Тула: Гриф и К, – 2008. – С. 90-97.
- Макаров А.В.* Классификация прибрежных ландшафтов с помощью данных дистанционного зондирования земли на примере литорали и сублиторали окрестностей ББС МГУ // Сборник тезисов IV Международной научно-практической конференции «Морские исследование и образование MARESEDU-2015» 19-24 октября 2015 Москва, МГУ. – 2015. – С. 290-294.
- Максимович Н.В., Иванов М.В., Букина М.В.* Современное состояние и перспективы промысла морской травы *Zostera marina* L. в прибрежных акваториях карельского берега Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. Материалы IX международной конференции. 11-14 октября 2004 г. Петрозаводск. Петрозаводск, – 2005. – С. 208-210.
- Олюнина О.С., Романенко Ф.А.* Поднятие Карельского берега белого моря в голоцене по результатам изучения торфяников // Мат-лы V всерос. совещ. по изучению четвертичного периода: «Фундаментальные проблемы квартера: итоги изучения и основные направления дальнейших исследований» (7-9 ноября 2007 г., Москва, Геологический институт РАН) М.: ГЕОС. – 2007. – С. 312-315.
- Репкина Т.Ю., Ефимова Л.Е., Косевич Н.И., Шевченко Н.В.* Неволновые факторы морфолитогенеза береговой зоны Кандалакшского залива Белого моря (Результаты мониторинга на ББС МГУ в 2009-2015 гг.) // Сборник тезисов IV Международной научно-практической конференции «Морские исследование и образование MARESEDU-2015» 19-24 октября 2015 Москва, МГУ. – 2015. – С. 345-347.
- Giesen W.B.J.T., Katwijk M.M. van and Hartog C. den.* Temperature, salinity, insolation and wasting disease of eelgrass (*Zostera marina* L.) in the dutch wadden sea in the 1930's // Netherlands Journal of Sea Research. – 1990.– 25 (3). – P. 395-404.

Первая регистрация цветения *Thalassiosira angulata* (Bacillariophyceae) в Белом море

Радченко И.Г.¹, Шевченко В.П.², Кравчишина М.Д.², Чульцова А.Л.³, Ильяш Л.В.¹

¹ МГУ им. М.В. Ломоносова

² ФГБУН Институт океанологии им. П.П. Shirshova РАН, Москва

³ Северо-Западное отделение ФГБУН Института океанологии им. П.П. Shirshova РАН, Архангельск

Введение

В связи с наблюдаемым потеплением Арктики и субарктики прогнозируется изменение структуры фитопланктона и, в частности, состава доминирующих видов (Lovejoy et al., 2007). Надежный прогноз изменений структуры и функционирования морских экосистем Арктики затруднен в силу недостаточного объема имеющихся данных. Последнее обусловлено труднодоступностью Арктики в течение большей части года, высокой стоимостью и краткосрочностью экспедиционных исследований. В связи с этим, исследования структуры фитопланктона субарктического Белого моря, по абиотическим условиям сочетающего черты как арктических, так и умеренных морей, имеют особую актуальность. Вопрос о влиянии климатического фактора на фитопланктон Белого моря рассматривался с точки зрения многолетней динамики концентрации хлорофилла «а», как показателя биомассы планктонных водорослей. Опубликованные результаты носят противоречивый характер. Ряд авторов считает, что имеет место увеличение концентрации хлорофилла «а» (Pozdnyakov et al., 2007). По данным других исследователей, концентрация хлорофилла «а» в Белом море колеблется в пределах многолетних изменений, и нет оснований говорить об изменениях фитопланктона под влиянием климатического фактора (Кравчишина и др., 2013). В настоящей работе показано, что изменения фитопланктона уже происходят и проявляются в изменении структуры сообществ планктонных водорослей. А именно, летом 2011 г. впервые зарегистрировано цветение диатомовой водоросли *Thalassiosira angulata*, ранее никогда (о чем свидетельствуют результаты столетних исследований фитопланктона Белого моря) не доминировавшей в фитопланктоне Белого моря. Также, для понимания возможных трендов изменения структуры фитопланктона полярных районов крайне важным является выявление факторов, благоприятствующих преимущественному развитию видов, ранее не достигавших лидирующего положения в сообществе («нетипичных» доминантов).

Выше перечисленное определило цель настоящей работы – анализ пространственного распределения диатомовой водоросли *Thalassiosira angulata* при ее доминировании на значительной части акватории Белого моря в первой декаде июля 2011 г. в связи с гидрологическими и гидрохимическими условиями, биомассой и структурой фитопланктона.

Материалы и методы

Материалом для работы послужили пробы воды, отобранные в Бассейне, Горле, Двинском и Онежском заливах Белого моря (всего 29 станций) 5 – 12 июля 2011 г. в ходе рейса НИС «Эколог». На всех станциях мультипараметрическим зондом CTDM проводили вертикальное зондирование для измерения температуры, солености и расчета условной плотности воды. По градиенту условной плотности оценивали степень стабильности водного столба и глубину верхнего перемешиваемого слоя. Протяженность фотической зоны оценивали по глубине исчезновения белого диска. Определяли концентрацию хлорофилла «а» (хл «а»), растворенных нитритного азота (NO_2^-), кремния (Si), неорганического фосфора (PO_4^{3-}). Количественную обработку проб фитопланктона проводили согласно описанной ранее методике (Ильяш и др., 2014). Для верификации видовой принадлежности были сделаны фотографии створок диатомовых водорослей с исполь-

зованием сканирующего электронного микроскопа (СAM-Scan). Для выявления взаимосвязи между оцениваемыми параметрами использовали канонический анализ соответствий (ССА). Сходство сообществ фитопланктона оценивали с помощью индекса Брея–Кёртиса, затем проводили ординацию сообществ методом многомерного шкалирования (MDS). Достоверность различий групп станций по структуре сообществ фитопланктона оценивали методом ANOSIM. Характерные виды, обуславливающие высокое сходство внутри каждой группы проб, выделяли с помощью процедуры SIMPER.

Результаты

В первой декаде июля 2011 г. на значительной акватории Бассейна и Двинского залива Белого моря фитопланктон находился на стадии летнего цветения. Об этом свидетельствуют величины концентрации хл «а» в поверхностном слое более 1 мг/м³. При этом на большей части акватории по биомассе преобладала диатомовая водоросль *T. angulata* (11 – 47% от суммарной биомассы). Численность и биомасса *T. angulata* в поверхностном слое варьировали в пределах 0,06–24 тыс. кл./л и 0,08–34,56 мг С/м³, соответственно. В вертикальном распределении *T. angulata* наибольшая биомасса отмечалась либо в поверхностном слое, либо на глубинах 3–5 м с наибольшими значениями до 179 тыс. кл./л и 258 мг С/м³. Варьирование биомассы *T. angulata* определялось (согласно результатам ССА) устойчивостью водного столба (положительная связь) и соленостью (отрицательная связь). Преобладание *T. angulata* отмечено при выраженной стратификации водного столба с температурой и соленостью поверхностного слоя 10–16°С и 24,4–26,8‰. В слабо стратифицированных и перемешанных водах с низкой температурой и повышенной соленостью поверхностного слоя отмечены наименьшие величины биомассы *T. angulata*.

Именно *T. angulata* выступала характерным видом, обуславливающим сходство фитопланктона (51%) в самой многочисленной (20 станций) группе станций по сходству структуры фитопланктона. В двух других группах сходства биомасса *T. angulata* была меньше, а характерными и доминирующими видами были водоросли *Scrippsiella acuminata*, *Coscinodiscus concinnus*, *Thalassiosira anguste-lineata*, *Odontella aurita*, чье доминирование неоднократно отмечалось в фитопланктоне (Pyash et al., 2018). Изменчивость биомассы этих «типичных» доминантов определялась другими по сравнению с *T. angulata* факторами. Например, изменчивость биомассы *O. aurita* определяли протяженность перемешиваемого слоя и концентрации NO₂⁻ и PO₄³⁻. Изменчивость биомассы *C. concinnus* была отрицательно связана с концентрацией Si и положительно – с протяженностью фотической зоны.

Обсуждение

T. angulata – широко распространенный вид в полярных и умеренных водах (Hasle, 1978; Park et al., 2016). В Белом море эта диатомея отмечалась в планктоне с весны до начала зимы (Rat'kova, 2000; Semina, 2003), однако ранее в состав доминирующих видов не входила. Предположительно обитает и в ледовом биотопе (Гогорев, 1998). Нетипичное массовое развитие *T. angulata* в Белом море мы связываем с изменением климата. Так, повышение температуры воздуха над акваторией моря и его бассейном (Filatov et al., 2005) ведет к повышению температуры поверхностного слоя вод, увеличению количества осадков и объема речного стока. Это, в свою очередь, обуславливает выраженную стратификацию водного столба, повышенную температуру и пониженную соленость в поверхностном слое, что способствует формированию условий, благоприятствующих развитию *T. angulata*. Поэтому, с учетом климатического тренда, можно ожидать регулярного летнего цветения этой диатомеи в Белом море.

Благодарности

Анализ проб в сканирующем электронном микроскопе выполнен на оборудовании ЦКП Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ. Работа по исследованию структуры фитопланктона выполнена в рамках Государственного задания МГУ имени М.В.Ломоносова (тема №АААА-А16-116021660052-0). Обработка проб и приготовление препаратов выполнены при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16-05-00502). Интерпретация данных по хлорофиллу и биогенным элементам выполнена при финансовой поддержке РНФ (проект № 14-27-00114-П).

Список литературы

- Гогорев Р.М., 1998. Диатомовые водоросли поздневесеннего льда Белого моря // Новости систематики низших растений. Т. 32. С. 8-13.
- Кравчишина М.Д., Буренков В.И., Конелевич О.В., Шеберстов С.В., Вазюля С.В., Лисицын А.П., 2013. Новые данные о пространственно-временной изменчивости концентрации хлорофилла а в Белом море // Доклады Академии наук. Т. 448. № 3. С. 342-348.
- Ильяш Л.В., Радченко И.Г., Шевченко В.П., Здоровеннов Р.Э., Пантюлин А.Н., 2014. Контрастные сообщества летнего фитопланктона в стратифицированных и перемешанных водах Белого моря // Океанология. Т. 54. № 6. С. 781-790.
- Filatov N., Pozdnyakov D., Johannessen O.M., Pettersson L.H., Bobylev L.P., 2005. Oceanographic regime // White Sea. Its marine environment and ecosystem dynamics influenced by global change. Filatov N.N. and Pozdnyakov D.V. (Eds.). London: Springer-Verlag London Ltd. P. 73-154.
- Hasle G.R., 1978. Some *Thalassiosira* species with one central process (Bacillariophyceae) // Norw. J. Bot. V. 25. P. 77-110.
- Ilyash L.V., Belevich T.A., Zhitina L.S., Radchenko I.G., Ratkova T.N., 2018. Phytoplankton of the White sea // The Handbook of Environmental Chemistry. Barceló D. and Kostianoy A.G. (Eds.). Berlin, Heidelberg:Springer. P. 1–36. DOI: 10.1007/698_2018_320.
- Lovejoy C., Vincent W.F., Bonilla S., Roy S., Martineau M.J., Terrado R., Potvin M., Massana R., Pedros-Alio C., 2007. Distribution, phylogeny, and growth of cold-adapted picoprasinophytes in arctic seas // J. Phycol. V. 43. P. 78-89.
- Park J.S., Jung S.W., Lee S.D., Yun S.M., Lee J.H., 2016. Species diversity of the genus *Thalassiosira* (Thalassiosirales, Bacillariophyta) in South Korea and its biogeographical distribution in the world // Phycologia. V. 55. № 4. P. 403-423.
- Pozdnyakov, D.V., O.M. Johannessen, A.A. Korosov, L.H. Pettersson, H. Grassl, M.W., 2007. Miles. Satellite evidence of ecosystem changes in the White Sea: A semi-enclosed arctic marginal shelf sea // Geophys. Res. Lett. V. 34. L08604. DOI: 10.1029/2006GL028947.
- Rat'kova T.N., 2000. Phytoplankton composition in the White Sea Basin in summer–autumn 1998 and 1999 // Berichte Polarforsch. V. 359. P. 97-109.
- Semina H.J., 2003. Iconographia Diatomologica, Volume 10: SEM-studied diatoms of different regions of the World Ocean. Germany: Koeltz Scientific Books. 363 p.

Эпибиоз красных водорослей *Phycodrys rubens* и его связь с размером растений в проливе Великая Салма (Кандалакшский залив, Белое море)

Чава А.И.¹, Артемьева А.В.², Яковис Е.Л.²

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

²СПбГУ

Введение

Взаимоотношения между видами вносят важнейший вклад в формирование структуры сообществ живых организмов (Tilman и др., 1982; Bertness, Callaway, 1994). В частности, положительным взаимодействиям между средообразующими видами (эдификаторами) и зависимыми от них видами (консортиями) обязаны своим существованием целые ландшафты, такие как леса на суше и коралловые рифы в море. В литорали и сублиторали в качестве видов-эдификаторов нередко выступают донные макрофиты (Sousa, 1979; Bruno и др., 2005), которые служат укрытием для личинок и субстратом для многочисленных прикрепленных организмов. Несмотря на то, что эпибиозы описаны для многих бурых и зелёных водорослей (Seed, O'Connor, 1981) красные водоросли в этом ключе изучены мало (D'Antonio 1985, Гришанков, 2000). Кроме того, эпибиозы полярных широт исследованы очень слабо по сравнению тепловодными (Lippert et al., 2001).

Сообщества, формируемые эдификаторами, чаще всего описывают с точки зрения различий населения, сопутствующего разным видам эдификаторов (Christie et al., 2009). В то же время известно, что индивидуальные особенности экземпляра эдификатора могут существенно определять структуру сообщества зависящих от него видов. Этот аспект устройства эпибиозов морских донных макрофитов практически не изучен. Немногочисленные работы посвящены бурым водорослям и эпибионтам разных частей их таллома – ризоидов, черешка и пластины (Carlsen и др., 2007; Shunatova и др., 2018). Для исследования влияния внутривидовой изменчивости вида-эдификатора на зависимые виды мы выбрали сообщество прикрепленного макробентоса на красной пластинчатой водоросли *Phycodrys rubens*, которая обитает в верхней сублиторали и широко распространена по всей Арктике, в частности в Белом море. Мы предположили, что количественный состав эпибионтов будет связан с размером водоросли.

Методы

В сентябре 2015 года мы исследовали обрастания 80 кустов *P. rubens* в окрестностях ББС МГУ. Мы собирали материал на двух станциях, удалённых друг от друга на 1,7 км («К» под островом Каменуха N 66.33,028 E 33.9.295 и «В» под островом Великий N 66.33,276 E 33.6,470), на глубине 10-12 м. На станциях брали по две пробы, каждая из которых содержала все макрофиты, собранные со случайной квадратной площадки 0,25 м². Из каждой пробы мы выбирали все талломы *Ph. rubens*, отбирали из них 15 случайных растений и ещё 5 самых крупных из оставшихся, фиксировали в 70% этаноле и затем анализировали фауну обрастателей. Доля *Ph. rubens* от общего веса всех водорослей на площадках составляла 69±4%. Пластины *Ph. rubens* формируются каждый год весной, растут в течение лета и частично отмирают за зиму. На отдельном талломе легко различить молодые пластины (прирост текущего года), которые составляют большую часть его площади, и (у большинства, но не у всех растений) остатки старых пластин, которые формируют «стебель». Для того чтобы выяснить зависимость состава обрастания от возраста таллома, мы исследовали эти части отдельно. Для каждой молодой пластины мы измеряли её площадь и подсчитывали и измеряли всех встреченных на поверхности прикрепленных эпибионтов. Старые части мы обследовали схожим образом, но целиком, так как в них не всегда возможно различить отдельные пластины. У одиночных обрастателей мы измеряли линейные размеры, а у колониальных подсчитывали количество модулей, после чего переводили эти параметры в площадь (в

соответствии с предварительно построенными уравнениями линейной регрессии), занимаемую на поверхности водоросли, а далее в проективные покрытия.

Для того чтобы выяснить, зависит ли проективное покрытие обрастателей и соотношение покрытий одиночных и колониальных организмов от размера растения, мы использовали бета-регрессию с логит-связью (R 3.1.4, пакет betareg 3.1-1; Zeileis и др., 2011). Для выявления различий между средними суммарными покрытиями разных частей растений мы использовали парный критерий Вилкоксона. Средние суммарные покрытия между станциями сравнивали с помощью двухвыборочного t-критерия Стьюдента для независимых выборок. Для того, чтобы охарактеризовать соотношение обилий видов обрастателей на разных частях растений и станциях, мы использовали ординацию по методу главных координат (PCO, principal coordinates analysis) (PRIMER 6.0, Anderson и др., 2008). Связь населения с местом сбора и размером растения мы выявляли с помощью пермутационного многомерного дисперсионного анализа (PERMANOVA, Anderson, 2014).

Вероятность ошибки первого рода $p = 0,05$. Все средние значения приведены с указанием стандартной ошибки.

Результаты

На обеих станциях суммарные проективные покрытия обрастателей на старых частях растений были в 3-5 раз выше, чем на молодых. Для тех растений, у которых присутствовала и старая и молодая часть, эти различия были достоверны ($p < 0,001$, парный критерий Вилкоксона, станции и площадки объединены). При этом достоверных различий в суммарных покрытиях между двумя станциями не наблюдалось. Средние суммарные проективные покрытия эпибионтов, видовое богатство и разнообразие для двух станций и для пластин разного возраста указаны в таблице 1.

Таблица 1. Интегральные характеристики эпибиоза *P. rubens*.

Станция	Возраст пластин	Среднее суммарное проективное покрытие	Суммарное количество видов эпибионтов, (среднее количество видов, встреченных на одном растении), станции и площадки объединены	Суммарное видовое разнообразие эпибионтов по Шэннону H' (среднее H' эпибионтов на одном растении), по проективным покрытиям, станции и площадки объединены	Суммарное видовое разнообразие эпибионтов по Шэннону H' (среднее H' эпибионтов на одном растении), по численности, станции и площадки объединены
К	Молодые	0,071±0,006	35 (9,933±0,491)	1,616 (1,330±0,038)	1,530 (1,472±0,032)
	Старые	0,359±0,087	42 (12,067±1,899)	1,506 (1,128±0,172)	2,286 (1,779±0,136)
В	Молодые	0,104±0,014 0	31 (8,633±0,564)	2,154 (1,357±0,074)	1,771 (1,582±0,046)
	Старые	0,238±0,068	30 (9,091±1,239)	1,734 (1,332±0,074)	2,517 (1,921±0,093)

С ростом логарифма размера растений суммарные проективные покрытия на молодых пластинах падали (бета-регрессия, $p = 0,038$, $z\text{-value} = -2,077$, $SE = 0,047$, $estimate = -0,098$, $pseudoR^2 = 0,181$) а на старых – оставались неизменными ($p = 0,754$, $z\text{-value} = 0,314$, $SE = 0,140$, $estimate = 0,044$, $pseudoR^2 = 0,016$). При этом на молодых пластинах покрытие падало с ростом размера растения за счет того, что уменьшалось обилие колониальных организмов (в основном мшанок), а обилие унитарных эпибионтов (в основном сидячих полихет) оставалось постоянным (рис.1). Обилие мшанок на молодых пластинах падало за счёт уменьшения числа колоний, а не их размера, что может свидетельствовать о недостаточной интенсивности пополнения данных организмов, в частности *Cribrillina annulata* на станции К, *Celleporella hyalina* и *Electra pilosa* на станции В.

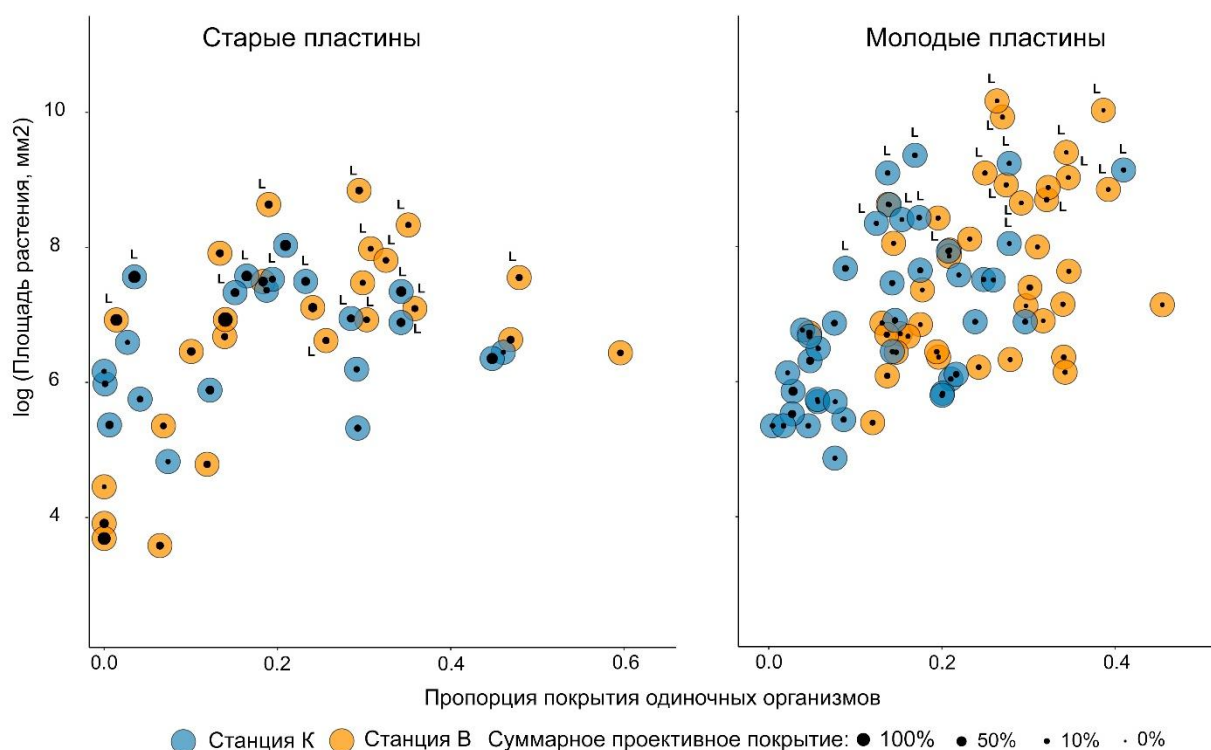


Рисунок 1. Соотношение проективных покрытий одиночных и колониальных организмов на старых и молодых частях *Ph. rubens*. Буквой L обозначены крупные растения, изученные в дополнение к случайно выбранным.

Население старых и молодых частей *Ph. rubens* различалось по видовому составу (рис.2). На старых листьях больше половины всей занятой обрастателями площади оккупировали губки. На станции К вместе с ними доминировали многощетинковый червь *Circeis armoricana*, мшанка *Cr. annulata* и двустворчатый моллюск *Musculus dicors*. На станции В – *M. discors*, молодь *Mytilidae* и мшанка *E. pilosa*. На молодых пластинах около половины покрытия составляли мшанки, причем на разных станциях доминировали разные виды (на К *Cr. annulata*, на В – *E. pilosa* и *C. hyalina*), а покрытие других доминантов (Porifera и *C. armoricana*) было схоже. Старые и молодые части одних и тех же растений оказались достаточно сходны по соотношению обилий видов за исключением увеличения доли губок на старых частях.

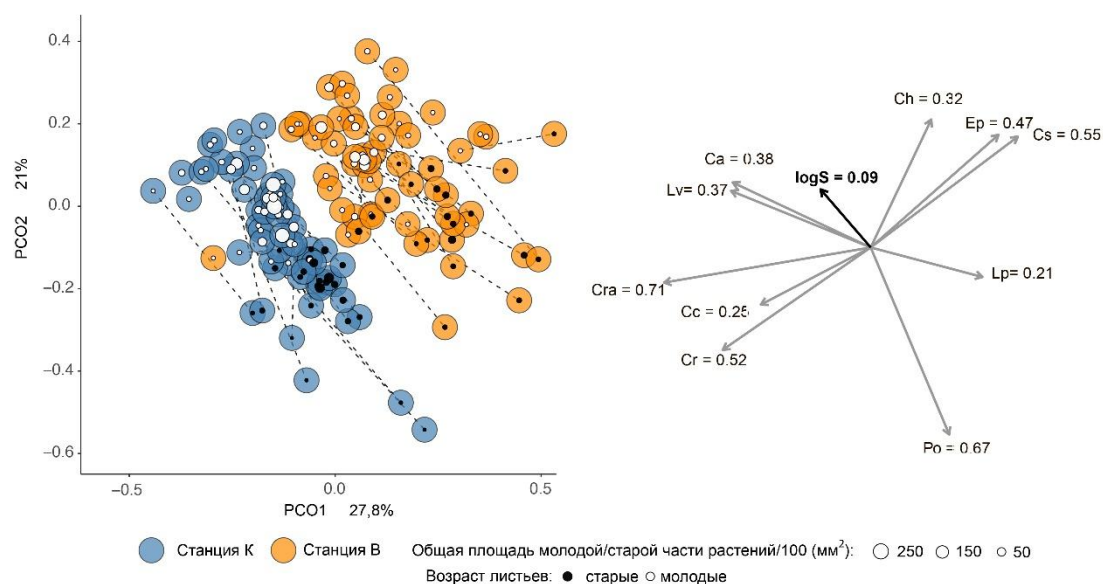


Рисунок 2. Видовая структура эпилбиоза в разных точках сбора материала и на разных по возрасту частях растений, ординация по методу главных координат (PCO), справа показаны вклады отдельных видов (коэффициенты корреляции > 0,20). Пунктир соединяет маркеры, соответствующие населению старой и молодой части одного и того же растения. Ca – *Circeis armoricana*, Lv – *Lichenopora verrucaria*, Cra – *Cribrilina annulata*, Cc – *Callopora craticula*, Cr – Crisiidae, Po – Porifera, Lp – *Lafoe apocillum*, Cs – *Calycella syringa*, Ep – *Electra pilosa*, Ch – *Celleporella hyalina*, logS – логарифм общей площади растения.

Закключение

Структура эпилбиоза и межвидовые взаимоотношения его участников отчасти определяются наличием подходящего субстрата для оседания организмов, их ростом и конкуренцией за пищу и пространство. Доступность этих ресурсов может сильно варьировать в пределах сообщества красных водорослей *Ph. rubens*. Например, условия могут быть неоднородными в пределах одного растения из-за наличия частей разного возраста с разной степенью жёсткости, а также из-за разницы в гидродинамических условиях на разных пластинах. Другой важный фактор, определяющий состав сообщества обрастателей – интенсивность пополнения отдельных видов. С одной стороны, неоднородная интенсивность пополнения может определять пространственные различия масштаба километров. Например, на двух станциях оказываются разные доминанты среди мшанок. С другой стороны, состав эпилбиоза может различаться и в меньшем масштабе, а именно на растениях с одной станции разного размера, т.к. виды, количество личинок которых на данной станции невелико, могут давать заметную плотность только на маленьких растениях. Наблюдаемая нами зависимость между размером растения и составом населения его обрастателей, скорее всего, объясняется пространственным варьированием интенсивности пополнения мшанок, каковая лимитирует их проективное покрытие на крупных растениях.

Благодарности

Работа поддержана РФФИ (гранты №14-04-00972а и №17-04-00651а).

Литература

- Гришанков А.В. Структура сообщества макрообрастания ассоциированного с талломами *Phycodrys rubens* (Rhodophyta) в окрестностях МБС СПбГУ // Вестник Ленинградского Университета, сер. 3. – 2000 – Т.2 – N.11. – С. 101-104.
- Anderson M.J. Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) // Wiley StatsRef: Statistics Reference Online. – 2014. – С. 1-15.

- Anderson M.J., Gorley R.N., Clarke K.R. PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods // PRIMER-E, Plymouth, UK. – 2008.
- Bertness M.D., Callaway R. Positive interactions in communities // Trends in Ecology & Evolution. – 1994. – Т. 9. – №. 5. – С. 191-193.
- Bruno J. F. и др. Effects of macroalgal species identity and richness on primary production in benthic marine communities // Ecology Letters. – 2005. – Т. 8. – №. 11. – С. 1165-1174.
- Carlsen B. P. и др. Biodiversity patterns of macro-epifauna on different lamina parts of *Laminaria digitata* and *Saccharina latissima* collected during spring and summer 2004 in Kongsfjorden, Svalbard // Polar Biology. – 2007. – Т. 30. – №. 7. – С. 939-943.
- Christie H., Norderhaug K.M., Fredriksen S. Macrophytes as habitat for fauna // Marine Ecology Progress Series. – 2009. – Т. 396. – С. 221-233.
- Clarke K.R., Gorley R.N. PRIMER v6: User Manual PRIMER-E // Plymouth, UK. – 2006.
- D'Antonio C. Epiphytes on the rocky intertidal red alga *Rhodomela larix* (Turner) C. Agardh: Negative effects on the host and food for herbivores? // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. – 1985. – Т. 86. – №. 3. – С. 197-218.
- Lippert H. и др. Macrofauna associated with macroalgae in the Kongsfjord (Spitsbergen) // Polar Biology. – 2001. – Т. 24. – №. 7. – С. 512-522.
- Seed R., O'Connor R.J. Community organization in marine algal epifaunas // Annual Review of Ecology and Systematics. – 1981. – Т. 12. – №. 1. – С. 49-74.
- Shunatova N. и др. The longer the better: the effect of substrate on sessile biota in Arctic kelp forests // Polar Biology. – 2018. – Т. 41. – №. 5. – С. 993-1011.
- Sousa W.P. Experimental investigations of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community // Ecological Monographs. – 1979. – Т. 49. – №. 3. – С. 227-254.
- Tilman D., Kilham S.S., Kilham P. Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients // Annual review of Ecology and Systematics. – 1982. – Т. 13. – №. 1. – С. 349-372.
- Zeileis A., Cribari-Neto F., Grün B. Beta Regression: Shaken, Stirred, Mixed, and Partitioned // The R User Conference, useR! 2011 August 16-18 2011 University of Warwick, Coventry, UK. – 2011. – С. 84.

Функциональная структура ареалов морских организмов и биотопическая основа сообществ / Functional structure of marine species distribution ranges, and bitopes of marine communities

Роль географических и экологических факторов в формировании региональных фаун микро- и мейобентоса Мирового Океана

Азовский А.И.^{1,2}, Мазей Ю.А.¹, Тихоненков Д.В.³, Гарлицкая Л.А.², Чертопруд Е.С.¹

¹*МГУ им. М.В. Ломоносова*

²*Институт океанологии имени П.П. Ширшова РАН, г. Москва*

³*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, г. Борок*

Введение

Практически все биогеографические построения выполнены на достаточно крупных и хорошо изученных объектах – макроорганизмах. В полной мере это относится и к зоогеографии и морского бентоса – фактически это биогеография макрофауны. Мельчайшие многоклеточные (мейофауна) и одноклеточные (микрофауна) остаются в этом отношении крайне слабо изученными, и даже общая картина распределения разнообразия этих групп в Мировом океане далеко не ясна. В частности, несмотря на многолетние дискуссии, остаются открытыми вопросы о роли географических (расстояние, барьеры расселения, изоляция и т.п.) и экологических (средовой отбор) факторов, а также о том, одинаковы ли факторы и механизмы для одноклеточных и многоклеточных организмов.

Нами впервые проанализировано распределение трех важных групп морского микро- и мейобентоса – гетеротрофных жгутиконосцев, инфузорий и гарпактикоидных копепод – в масштабах Мирового Океана.

Данные и методы

На обширном материале, скомпилированном по большому числу источников, созданы базы данных по распределению каждой из трех групп в 21 регионе Мирового Океана. Сходство между регионами по фаунистическому составу оценивали индексом Кульчинского (по присутствию/отсутствию видов) и Тэта-индексом, учитывающим таксономическое положение видов (Clarke, Warwick, 1998). В качестве предикторов фаунистического сходства использовали три группы факторов: 1) географические: расстояние между регионами и степень географической изоляции (наличие разделяющих регионы материков, узких проливов, гидрологических фронтов, циркуляционных течений и т.п.); 2) экологические: средне-многолетнюю температуру поверхностного слоя вод (SST), среднюю величину сезонной вариации SST и среднюю соленость поверхностных вод в регионе; и 3) видовое богатство региональных фаун.

Включение последнего фактора связано с тем, что обе меры сходства чувствительны к числу видов в сравниваемых списках, которое, в свою очередь, отражает степень изученности фаун (особенно для простейших, Azovsky, Mazei, 2013; Azovsky et al., 2016). Влияние этого фактора оценивали методом «нейтральных моделей» формируя для каждой группы случайные матрицы встречаемости с сохранением сумм по столбцам и строкам (Gotelli, Entsminger 2003) и определяя «чистый» эффект видового богатства, который затем вычитался из исходных значений сходства. Далее эффекты первых двух групп факторов оценивали методом непараметрической линейной регрессии на матрицах сходства (Anderson et al., 2008), при этом те же нейтральные модели использовали для оценки уровней значимости. Соответствие между матрицами фаунистического сходства для разных групп оценивали тестом Мантеля.

Результаты

Пространственное распределение разнообразия

Общие характеристики каждой из групп по нашим базам данных приведены в таблице.

	Флагелляты	Инфузории	Гарпактикоиды
Общее число видов	455	1538	3342
% региональных эндемиков	18,7	27,6	55,0
Средняя встречаемость (# регионов на вид)	6,2	4,6	2,4
Среднее число видов на регион	134,5	339,7	373,4
% общего богатства на регион	29,6	22,1	11,2

Видно, что с увеличением индивидуальных размеров группы ее видовое богатство растет, а встречаемость видов падает, соответственно растет и степень эндемизма.

В распределении общего числа видов (Рис. 1а) и доли региональных эндемиков (Рис. 1б) по широтно-климатическим зонам можно отметить следующие особенности: 1) при сохранении общей тенденции падения разнообразия к полюсам, заметна широтная асимметрия – северное полушарие богаче видами всех трех групп; 2) распределение степени эндемизма отличается от обычной для макро-организмов картины с максимумом в низких широтах, при этом распределение этого показателя для каждой из трех групп своё; 3) для гарпактикоид доля эндемиков заметно выше в южном полушарии.

Статистический анализ выявил не слишком сильное, но статистически значимое соответствие между инфузориями и гарпактикоидами как в распределении видового богатства, так и в картине сходства-различия видового состава отдельных регионов. В то же время, гетеротрофные жгутиконосцы демонстрируют отличную от других групп картину по обоим показателям.

Роль различных факторов в определении степени различий региональных фаун

Вклад различных групп факторов в объяснении различий региональных фаун показан на Рис. 2. В случае простейших, наиболее заметный вклад в формирование таких различий вносит такой фактор, как видовое богатство. Это весьма неожиданный и методически важный результат, поскольку при оценке сходства/различия видовых списков зависимость этих оценок от числа видов обычно не учитывают. Между тем, такая зависимость несет содержательный биологический смысл лишь в случае сравнения видовых списков, полученных на равных по объему выборках. В случае же сравнения разных по изученности регионов (обычная ситуация при биогеографических исследованиях) это приводит к тому, что оценки фаунистического сходства отражают разную степень изученности фаун. В частности, именно такая ситуация имеет место в нашем случае, поскольку мейофауна и в особенности микрофауна Мирового океана изучена крайне неравномерно, и именно этим в первую очередь определяется региональное богатство (Foissner, 2008; Azovsky, Mazei, 2013; Azovsky et al., 2016). Поэтому эффект данного фактора рассматривается нами как статистический артефакт.

Что касается роли географических и экологических факторов, то для флагеллят ведущую роль играют последние, в первую очередь температура – единственный фактор, эффект которого оказался статистически значим ($p = 0,002$ для видового состава и $0,005$ – для таксономической структуры). В целом, однако, все рассмотренные факторы объясняют лишь 11-12% общей изменчивости для этой группы. Для инфузорий обе группы факторов дают статистически значимый эффект, при этом влияние географических факторов (в первую очередь – расстояния) замет-

но сильнее – они объясняют 14% общей изменчивости. Чистый вклад экологических факторов составляет лишь 2-9%. Наконец, для гарпактикоид географические факторы преобладают, объясняя 69% различий в видовом составе и 45% – в таксономической структуре их фаун. Следует также отметить, что вклад пространственно структурированной экологической компоненты (т.е. совместного эффекта взаимно коррелированных изменений обеих групп факторов, обозначен на Рис 2 как «ОБЩАЯ» компонента) сравнительно невелик. Это говорит о независимом действии пространственных и средовых факторов в глобальном масштабе.

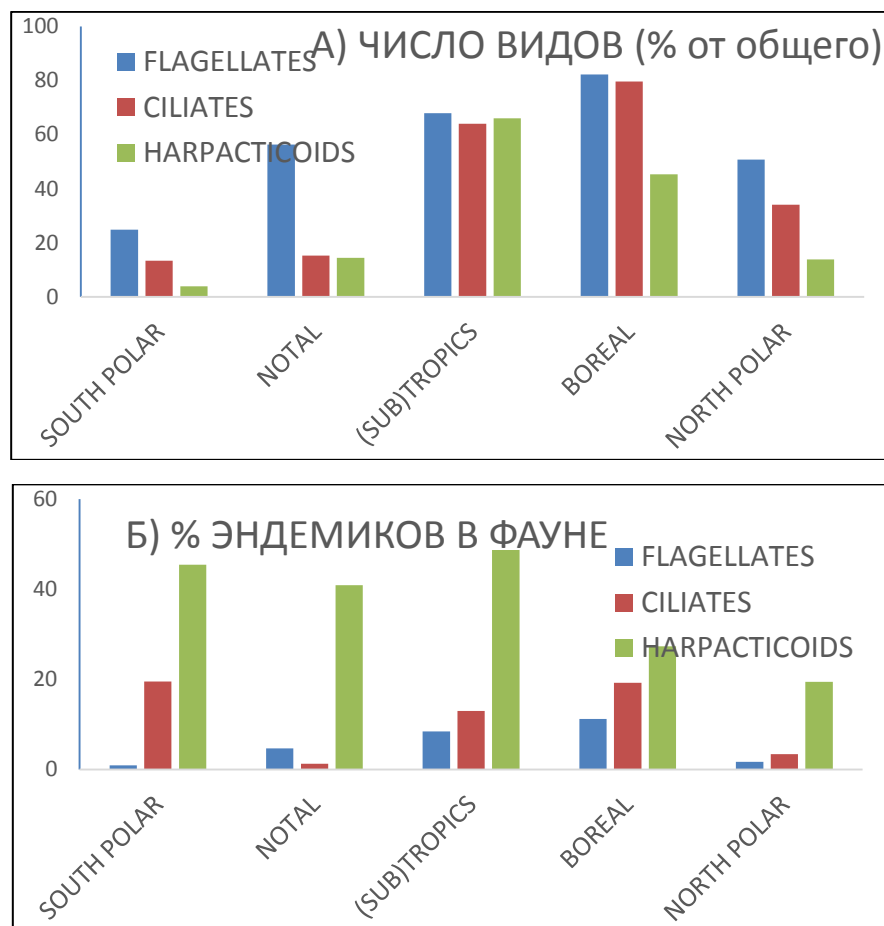


Рис. 1. Распределение видового богатства (А) и доли региональных эндемиков (Б) по широтно-климатическим зонам для флагеллат, инфузорий и гарпактикоид.

Заключение

Таким образом, все три рассмотренных группы организмов демонстрируют различные закономерности изменений в составе фаун. Так, для простейших ведущим является фактор видового богатства, отражающий степень изученности региональных биот. Из прочих факторов для флагеллат существенна лишь температура, что указывает на слабую роль географической изоляции в формировании их фаун. Это подтверждается и крайне низким числом эндемичных видов среди флагеллат. Для инфузорий роль географических факторов более важна, хотя их эффект весьма слаб. Наконец, распределение гарпактикоид в наибольшей степени определяется пространственными факторами, свидетельствуя о важной роли географических барьеров для этой группы, как и для других многоклеточных организмов.

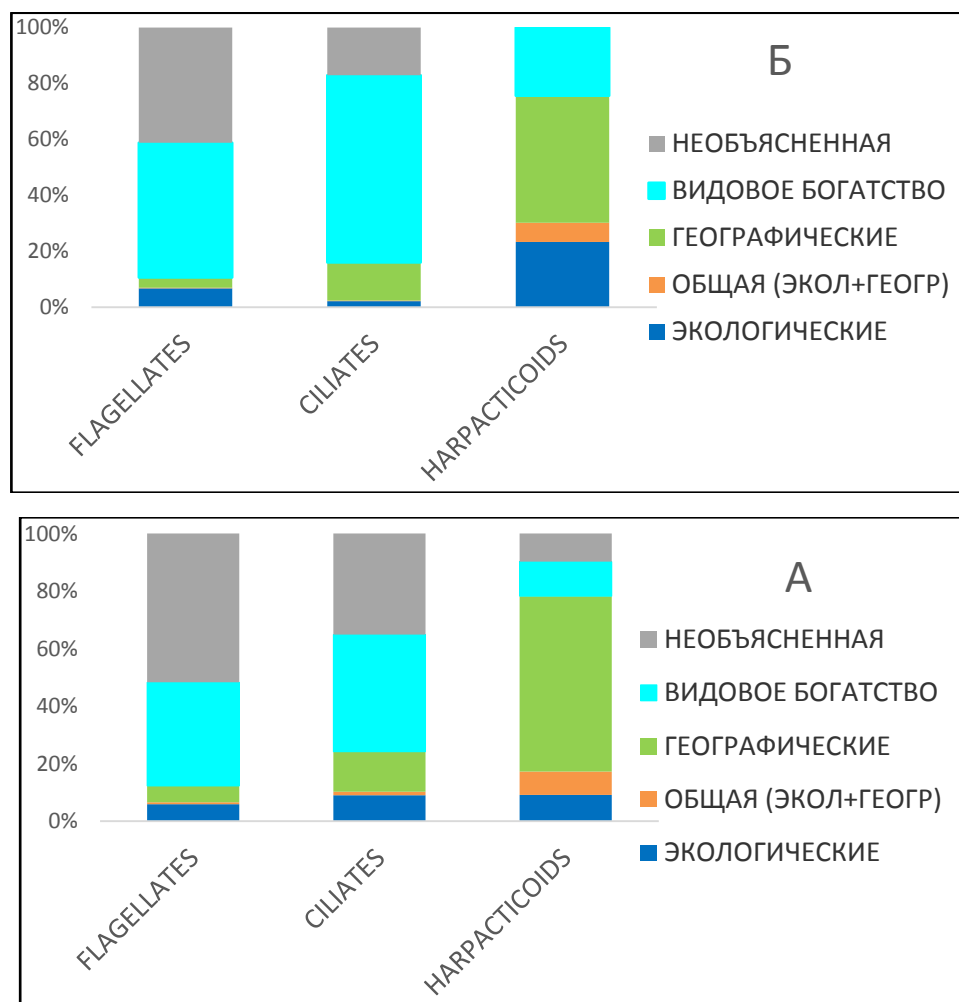


Рис. 2. Доля различных групп факторов в объяснении различий региональных фаун по видовому составу (индекс Кульчинского, А) и по таксономической структуре (Тэта-индекс, Б).

Благодарности

Работа поддержана РФФИ (гранты № 16-04-00803, 17-04-00337 и 18-04-00206).

Список литературы

- Anderson M., Gorley R., Clarke K. PERMANOVA+ for PRIMER: guide to software and statistical methods. Plymouth: PRIMER-E ltd. – 2008.
- Azovsky A.I., Tikhonenkov D.V., Mazei Y.A. An estimation of the global diversity and distribution of the smallest eukaryotes: biogeography of marine benthic heterotrophic flagellates // *Protist* – 2016. – Vol. 167, № 5. – P. 411-424.
- Azovsky A.I., Mazei Yu.A. Do microbes have macroecology? Large-scale patterns in the diversity and distribution of marine benthic ciliates // *Glob. Ecol. Biogeogr.* – 2013. – Vol. 22. – P. 163–172.
- Clarke, K.R., Warwick, R.M. Quantifying structural redundancy in ecological communities // *Oecologia*. – 1998. – Vol. 113. – P. 278–289.
- Foissner, W. Protist diversity and distribution: some basic considerations // *Biodiversity and Conservation*. – 2008. – Vol. 17. – P. 235–242.
- Gotelli N.J., Entsminger G.L. Swap algorithms in null model analysis // *Ecology*. – 2003. – Vol. 84, №2. – P. 532-535.

Распределение двустворчатых моллюсков Баренцева моря при различных условиях окружающей среды

Блинова Д.Ю., Манушин И.Е.

Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича, г. Мурманск

Введение

В современный период климатических изменений, особенно хорошо заметных в Арктике, предпринимаются попытки прогнозирования распределения видов при различных сценариях температурных колебаний. В качестве источника для моделирования вероятного видового распространения необходимо иметь достаточный объем данных, основанный на долговременном ряде наблюдений. Гидробиологические исследования ПИНРО, начатые ещё в 20-е годы XX столетия, могут предоставить большой массив данных по распределению конкретных видов при различных факторах окружающей среды. Предыдущие исследования показали, что общая биомасса зообентоса на востоке Баренцева моря имеет более низкие значения в холодные периоды и более высокие – в теплые (Manushin et al., 2013). Однако изменения в биомассе отдельных таксонов могут отличаться от этой закономерности. Поэтому была предпринята попытка проследить изменения в распределении и биомассе двустворчатых моллюсков на всей акватории Баренцева моря.

Материал и методы

В нашем исследовании были использованы данные по биомассе двустворчатых моллюсков из дночерпательных проб с 1924 по 2017 г. За время наблюдения в Баренцевом море были отмечены четыре климатических периода (Бойцов, 2012; Trofimov, Karsakov, Ivshin, 2018): холодный (I) начавшийся задолго до 1900 г. и закончившийся в 1929 г. (бентосные пробы были отобраны в 1924-1929 гг.); тёплый (II) – 1930 – 1961 гг. (пробы отбирались в 1930-1935, 1937, 1939, 1945, 1947-1950 и 1955 – 1956 гг.), опять холодный (III) – 1962 – 1987 (пробы отбирались в 1968-1972, 1975, 1976, 1978 гг.) и продолжающийся тёплый (IV) – с 1988 (пробы отбирались 2003 по 2017 г.). Всего было сделано 2198 станций. Для 15 видов двустворчатых моллюсков были рассмотрены экологические характеристики, распределение и биомасса в различные периоды. Этими моллюсками стали: *Astarte elliptica*, *Batharca glacialis*, *Batharca pectunculoides*, *Chlamys islandica*, *Ciliatocardium ciliatum*, *Crenella decussate*, *Macoma calcaria*, *Mya truncata*, *Nuculana pernula*, *Serripes groenlandicus*, *Similipecten greenlandicus*, *Yoldia hyperborea*, *Yoldiella intermedia*, *Yoldiella lenticula*, *Yoldiella lucida*. Выбор этих видов обусловлен простотой и надежностью в определении этих видов и частотой их встречаемости в Баренцевом море.

Для построения карт использовался пакет программ «MapViewer» версии 7.6.3305 от 26 марта 2012 г.

В разные периоды положение станций существенно различалось, поэтому, для сравнения, средние значения биомассы макрозообентоса на рассматриваемой акватории рассчитывались двумя способами:

1 – среднее значение биомассы вычислялось по фактическим станционным данным (341 станция за период 1924-1929 гг., 771 станция за 1930-1950 гг., 369 станций за 1968-1970 гг. и 591 станция за 2003-2017 гг.; учитывались станции, расположенные только на исследуемой акватории с учетом).

2 – среднее значение биомассы вычислялось способом интерполяции: станционные данные конвертировались в метаданные узлов регулярной решётки (100x100) методом «Inverse Distance to Power» (98 станций за период 1924-1929 гг., 234 станции за 1930-1950 гг., 141 станция за 1968-

1970 гг. и 218 станций за 2003-2017 гг.; в данном случае для большей точности учитывалось влияние станций, расположенных не только на исследуемой акватории, но и рядом с её границами) с использованием программы Surfer Version 11.1.719. Узлы, не относящиеся к рассматриваемому району, не учитывались. Средняя биомасса на исследуемой акватории рассчитывалась как средняя биомасса в оставшихся узлах интерполяционной решетки, всего в расчётах использовались экстраполированные данные 7049, 6780, 7125 и 7174 узлов соответственно.

В работе вес моллюсков приведён для заспиртованных экземпляров без пересчёта в живой (влажный) вес.

Результаты

За период 1924-2017 гг. распределение общей биомассы двустворчатых моллюсков на акватории Баренцева моря изменялось слабо: большие биомассы отмечались вдоль побережья архипелага Новая Земля и юго-восточнее архипелага Шпицберген (рисунок 1). От одного климатического периода к другому изменялись лишь величины биомассы. В первый период наибольшие скопления были отмечены на юго-востоке моря, где достигали $618,3 \text{ г/м}^2$ в Печорском море. Вторым периодом был более тёплым и значения биомассы моллюсков были более высокими. Об этом говорят максимальные значения, которые достигали 1200 г/м^2 в районе мыса Канин нос, 900 г/м^2 на Рыбачьей банке, 600 г/м^2 в районе Сухого Носа и Мелководья Гусиной Земли. Предполагается, что истинные значения биомассы моллюсков были выше, поскольку дночерпательные работы на юго-востоке Баренцева, где традиционно отмечаются высокие значения биомассы моллюсков, практически не проводились. Далее последовал холодный период, в котором отмечалось значительное снижение биомассы. Как и ранее, наибольшие значения были отмечены на юго-востоке моря, где достигали 510 г/м^2 . В последний, самый тёплый период районами с максимальными значениями биомассы стали Шпицбергенская банка и Печорское море, с максимальными значениями равными 1200 и 1100 г/м^2 соответственно. Данные, полученные за последние два периода можно считать наиболее точными, поскольку сетка станций покрывает практически все море.

Максимальные средние биомассы двустворчатых моллюсков как по фактическим, так и по модельным данным, в Баренцевом море зафиксированы в I и IV климатические периоды (рисунок 2). Таким образом, сообщества *Bivalvia* показывают высокие биомассы как в холодные, так и в тёплые периоды. Это означает, что такие параметры, как температура и ледовитость сами по себе не играют существенного значения для значений биомассы, а определяющую роль играют другие, возможно внутренние, факторы. Поэтому были рассмотрены изменения биомассы отдельных видов.

Были рассмотрены экология и динамика биомассы 15 видов, которые хорошо идентифицируются даже в раннем возрасте и составляют значительную часть общей биомассы двустворчатых моллюсков. Из выбранных видов было выделено 9, чьи тенденции изменения биомассы были такими же, как и изменения, характерные для всей группы двустворчатых моллюсков. Это *Ciliatocardium ciliatum*, *Serripes groenlandicus*, *Crenella decussata*, *Macoma calcarea*, *Nuculana pernula*, *Similipecten greenlandicus*, *Yoldia hyperborea*, *Yoldiella intermedia*, *Yoldiella lenticula*.

Другие 5 видов (*Chlamys islandica*, *Bathyarca glacialis*, *Mya truncata*, *Astarte elliptica*, *Yoldiella lucida*), реагируют на изменения среды так же, как и большинство бентосных организмов: биомасса увеличивается в тёплые периоды и уменьшается в холодные.

Исключение составляет *Bathyarca pectunculoides*, изменения биомассы которой не позволяют отнести ее ни к одной из групп.

Для каждого из видов были составлены графики изменения глубин и температур встречаемости моллюсков в каждый из периодов. В результате анализа были отмечены индивидуальные особенности реакции на изменения климата у каждого вида. Рассмотрим несколько примеров (*Ciliatocardium ciliatum* из первой группы, *Chlamys islandica* из второй и *Bathyarca pectunculoides*).

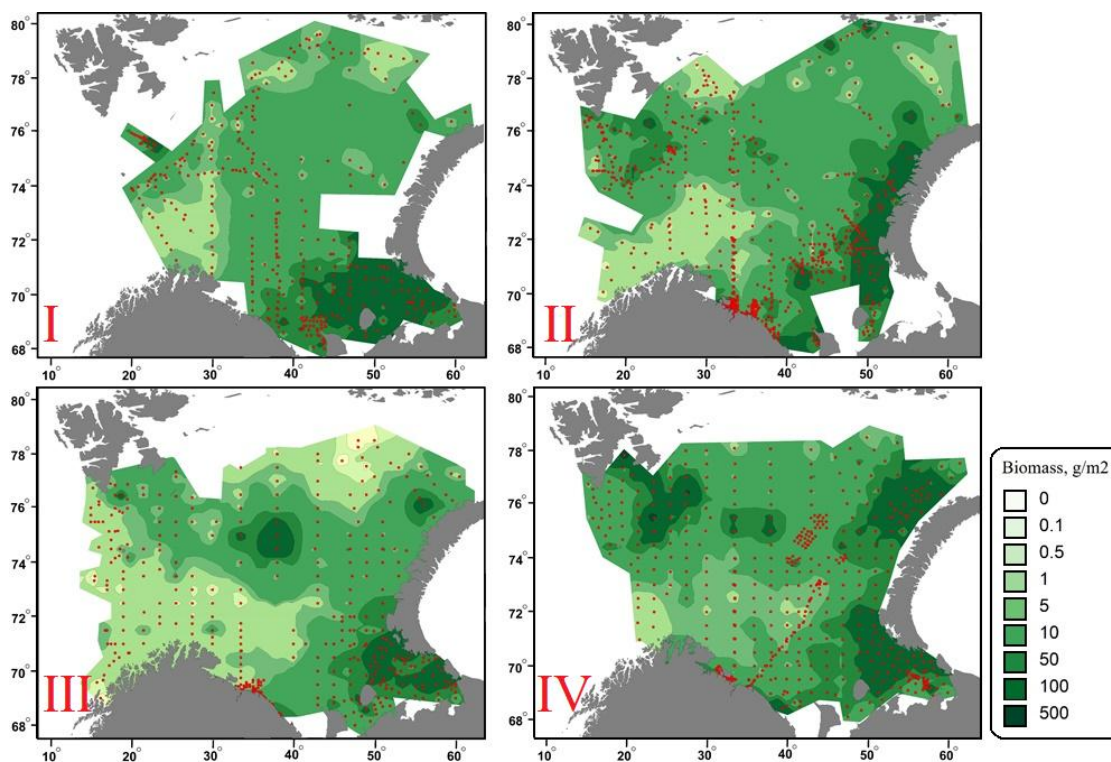


Рис. 1. Распределение биомассы двустворчатых моллюсков в Баренцевом море в разные климатические периоды.

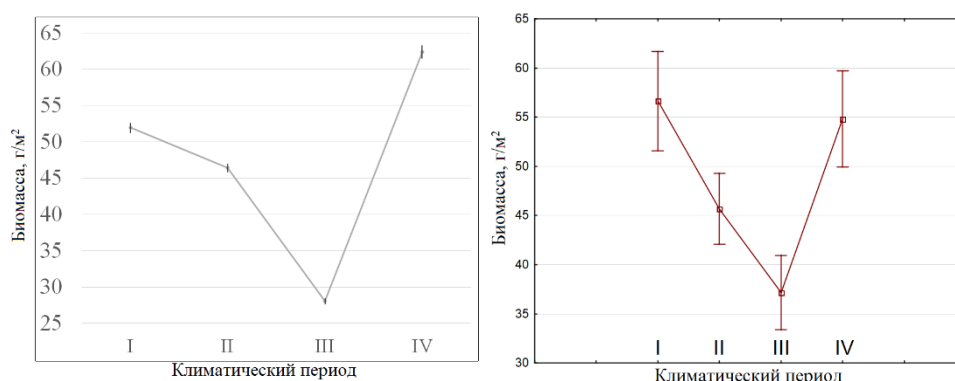


Рис. 2. Средние значения биомассы (г/м²) по фактическим (слева) и модельным данным (справа) со стандартной ошибкой двустворчатых моллюсков в исследуемом районе.

Вид *Ciliatocardium ciliatum* во второй половине 20-х годов распространялся преимущественно в юго-восточной и центральной частях Баренцева моря. При изменениях климата распределение этого вида значительно не изменилось, лишь увеличилась частота встречаемости моллюсков в центральной части моря от архипелага Шпицберген до Новой Земли. На протяжении всего периода исследований этого вида отмечено незначительное увеличение его медианных значений температуры, глубина обитания моллюсков увеличивалась лишь во второй период.

Характерным представителем второй группы является исландский гребешок *Chlamys islandica*. В тёплые периоды вид занимает более обширную акватории, чем в холодные, как в традиционных местах обитания, так и в новых (мелководья вдоль архипелага Новая Земля). Средняя биомасса на станциях также больше в тёплые годы, чем в холодные. Медианное значение глубины обитания постепенно уменьшается за весь период наблюдения, при этом температура нахож-

дения представителей вида в первые три периода остаётся неизменной, и лишь в последний период возрастает.

Совсем иначе реагируют на изменения климата особи тепловодного *Bathyarca pectunculoides*. Этот вид встречался преимущественно в юго-западной части моря, где придонная температура имеет положительные значения и единично встречался севернее 76°. Его биомасса выше, хотя и не достоверно, в холодные периоды, чем в тёплые. В холодные периоды этот вид встречается в более глубоководных участках моря, чем в тёплые, в тёплых атлантических водах. Температура обитания вида в Баренцевом море примерно одинакова для первых трёх климатических периодов и значимо выше в современный.

Изменения биомассы и условий обитания отдельных видов двустворчатых моллюсков в разные климатические периоды на большой акватории показывает, что особенности их распределения и динамика биомассы зависят как от сложного комплекса факторов (температура, глубина, ледовитость, грунт, количество пищи и пр.), так и от экологической пластичности вида. Например, вид под воздействием изменений в температуре может или исчезнуть в данном районе, или изменить глубины обитания. Причём эта реакция будет зависеть не только от экологической пластичности вида, но и от продолжительности и силы воздействия – крупные особи двустворчатых моллюсков, живущие до 10-20 лет и вносящие основной вклад в биомассу, могут благополучно переживать несколько лет неблагоприятных условий. Таким образом, чтобы спрогнозировать реакцию вида на климатические изменения, необходимо знать его «историю» обитания на исследуемой акватории как можно подробнее и за больший период.

Заключение

Многолетнее прогнозирование распределения и биомассы отдельных видов двустворчатых моллюсков невозможно без длительных (порядка нескольких поколений) и подробных исследований их реакции на факторы внешней среды.

Список литературы

- Boitsov V.D., Karsakov A.L., Trofimov A.G. Atlantic water temperature and climate in the Barents Sea, 2000-2009 / ICES Journal of Marine Science (2012), 69(5), p. 833-840.
- Changes in biomass of macrozoobenthos in the eastern part of the Barents Sea during last century / I.E. Manushin, N.A. Anisimova, P.A. Lyubin, V. Vyaznikova, D.V. Zakharov // ICES CM 2013/ B: 16.– 2013.– 2 p.
- Trofimov A., Karsakov A., Ivshin V. 2018. Climate changes in the Barents Sea over the last half century (в печати).

Вертикальная зональность донной фауны в сибирской Арктике

Веденин А.А., Галкин С.В., Миронов А.Н., Гебрук А.В.

Институт океанологии им. П.П. Ширшова, РАН, г. Москва

Введение

Вертикальная зональность донной фауны исследуется многими авторами по всему Мировому Океану. Существует два методологически разных подхода к выделению вертикальных зон – биоценотический, основанный на границах между отдельными комплексами видов, т.е., донными сообществами, и биотический, основанный на выделении границ по сгущениям вертикальных границ ареалов отдельных видов (Mironov et al., 2013). В Северном Ледовитом океане немногочисленные существующие схемы вертикальной зональности построены с применением биоценотического подхода (Sirenko et al., 2004). Работ с применением биотического подхода в высокой Арктике на настоящее время не существует.

В данной работе впервые для Северного Ледовитого океана рассматривается вертикальная зональность донной фауны с применением одновременно биоценотического и биотического подходов.

Данные и методы

В качестве района исследований был взят сибирский сектор Арктики, включавший в себя акватории Карского, Лаптевых и Восточно-Сибирского морей и прилежащую часть Центральной Арктики.

Для применения биоценотического подхода на всей исследуемой территории мы использовали траловые сборы института океанологии и дополнительные литературные данные. Суммарно были проанализированы данные по 24 экспедициям, и отобрано 215 проб, для которых были опубликованы либо полные списки обнаруженных видов, либо сведения по нескольким наиболее массовым таксонам. Названия сообществ давались исходя из доминирующих по биомассе видов. Карта всех использованных нами станций показана в разделе Результаты на рисунке 1.

Для применения биотического подхода нами было отобрано три макротаксона – Polychaeta, Crustacea и Echinodermata. Из каждой группы мы отобрали около двух третей видов, отмеченных по нашим и литературным данным в исследуемом регионе. При отборе учитывали:

- 1) распространенность таксонов; исключались виды, известные только из пограничных районов с Баренцевым, либо с Чукотским морями;
- 2) число находок более одной;
- 3) таксономическую изученность: исключались таксоны, по которым в Арктике не проводили специальных таксономических исследований и ревизий (например, полихеты семейств Cirratulidae и большая часть Syllidae);
- 4) достоверность информации; мы руководствовались преимущественно таксономическими статьями, в то время как многие экологические статьи по фауне региона мы не учитывали.

Таким образом, было отобрано 173 из 256 для Polychaeta, 364 из 441 видов для Crustacea, 51 из 63 видов для Echinodermata. Для каждого из отобранных видов мы отмечали минимальную и максимальную глубину распространения в пределах исследуемого региона. Затем для каждого макротаксона было подсчитано число вертикальных границ ареалов (сумма верхних и нижних) в каждом 200-м интервале для всего диапазона глубин, и в каждом 50-м интервале для верхних 800 м. Наблюдаемое число границ сравнивали с ожидаемым соответственно методике Бакуса (Backus et al., 1965). Достоверность различий оценивали при помощи критерия χ^2 .

Полученные сгущения вертикальных границ распространения видов Polychaeta, Crustacea и Echinodermata сравнивались с батиметрическими границами между выделенными сообществами.

Для обработки данных использовались программы Microsoft Excel 2010, Primerv6; для построения карт использовалась программа PanMap.

Результаты и обсуждение

С учетом литературных данных нами было суммарно выделено 12 сообществ макробентоса в сибирском секторе Арктики и прилежащих территориях. Точки всех станций с названиями выделенных сообществ показаны на рисунке 1.

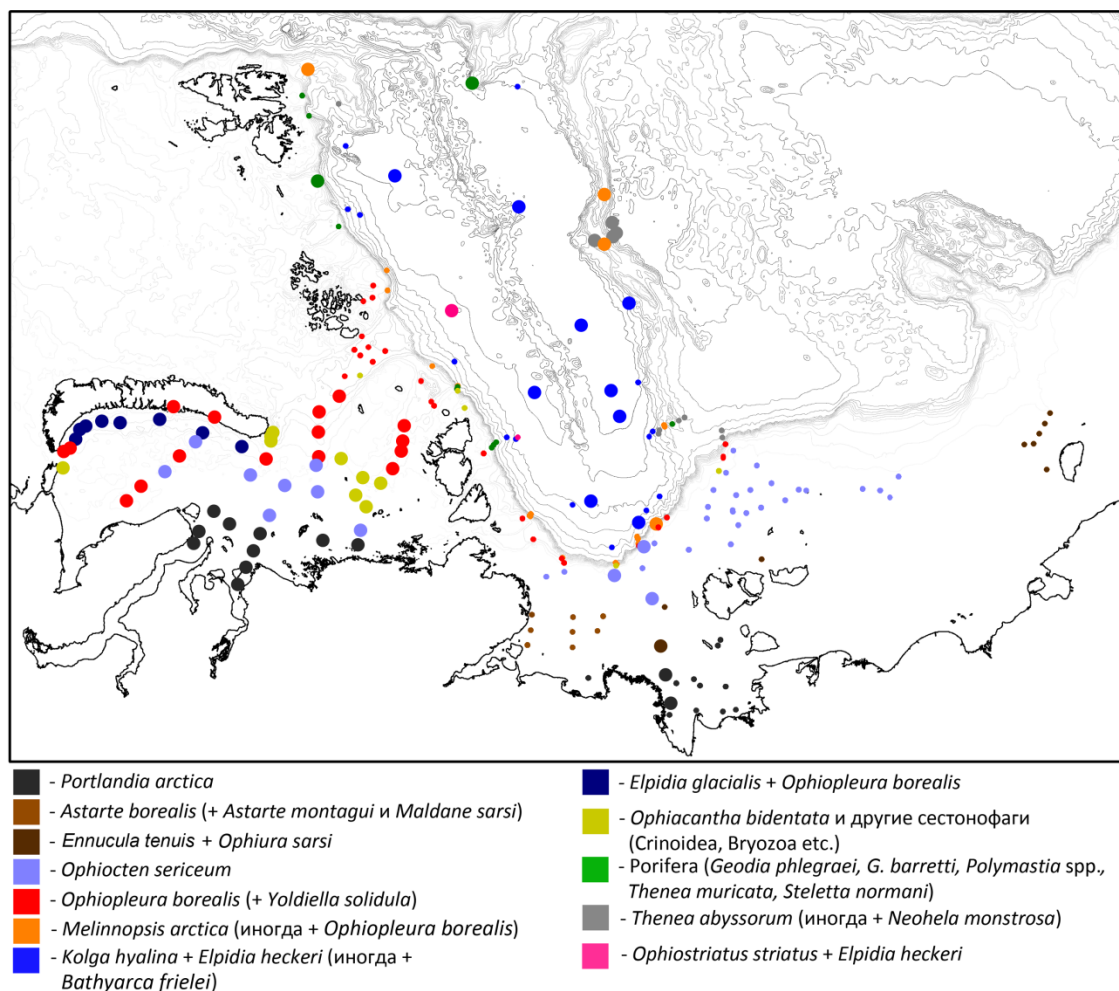


Рис. 1. Точки станций, использованные для выделения биоценотических границ. Цветами показаны выделенные донные сообщества; крупными точками отмечены станции, обработанные нами.

Среди наиболее широко распространенных в регионе сообществ, четыре (*Ophiocten sericeum*, *Ophiopleura borealis*, *Melinnopsis arctica* и *Kolga hyalina* – *Elpidia heckeri*) четко разделены по глубинам и почти не перекрываются. Сообщества с доминированием *Portlandia arctica*, *Ennucula tenuis* – *Ophiura sarsi* и *Astarte borealis* занимают крайне небольшие диапазоны глубин, и по глубинам не разделены (рис. 2А). Остальные сообщества, включая сестонофагов с доминированием офиур *Ophiacantha bidentata* и губок, а также сообщество *Elpidia glacialis* и *Ophiostriatus striatus* по глубинам не разделены и значительно перекрываются. Благодаря этому, имеется возможность выделить следующие биоценотические границы по вертикали и биоценотические вертикальные зоны:

- Между сообществами *O. sericeum* и *O. borealis* в диапазоне глубин 97-118 м. Кроме того, в этот диапазон попадает верхняя граница распространения сообщества *Ophiacanthabidentata* (97 м);
- Между сообществами *O. borealis* и *M. arctica* в диапазоне глубин 510-628 м. В этот диапазон глубин также попадает нижняя граница распространения сообщества *O. bidentata* (555 м);
- Между сообществами *M. arctica* и *K. hyalina* – *E. heckeri* в диапазоне глубин 1900-1991 м. В этом же диапазоне располагается нижняя граница распространения сообщества губок с доминированием видов рода *Geodia* (1950 м).

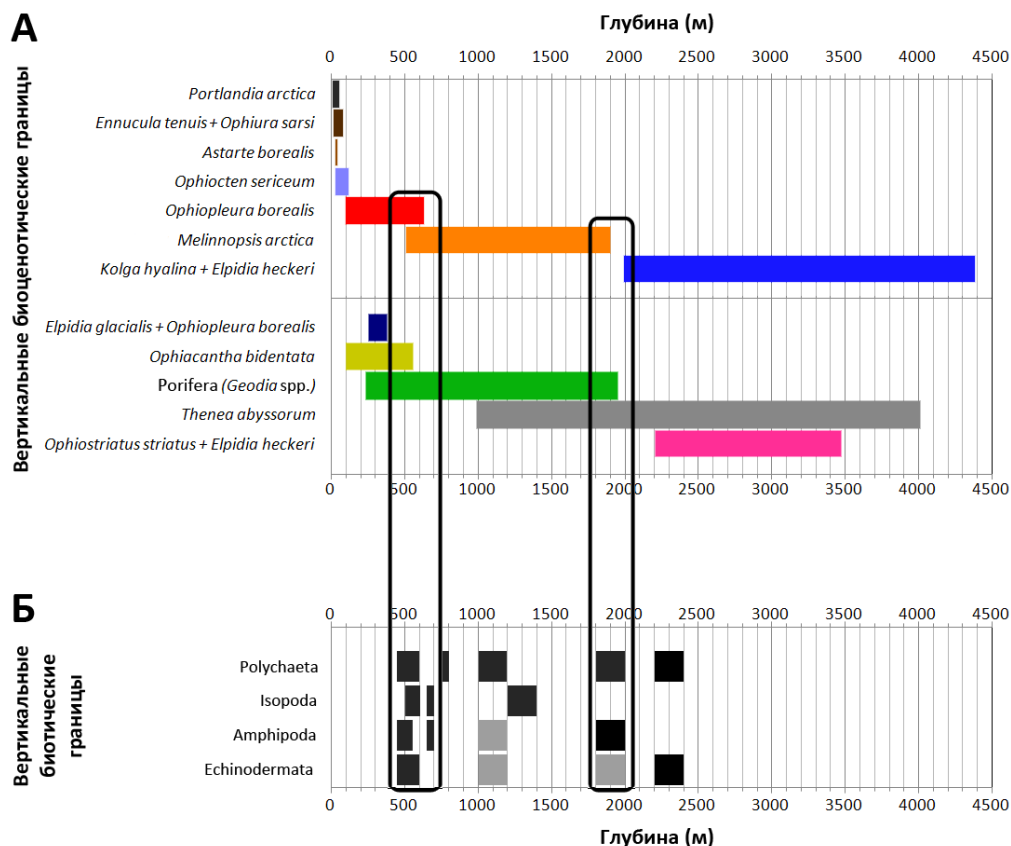


Рис. 2. Распределение вертикальных границ по глубине. А – донные сообщества, цвета как на рисунке 3; Б – сгущения вертикальных границ ареалов, светло-серым показаны статистически не подтвержденные сгущения границ ареалов. Рамками обведены соответствующие друг другу биотические и биоценотические границы.

Вертикальные распределения выделенных нами донных сообществ показано на рисунке 2А.

Анализ вертикального распространения 173 видов Polychaeta, 364 видов Crustacea и 51 вида Echinodermata позволил выделить следующие вертикальные биотические границы:

- В диапазоне глубин 450-800 м для Polychaeta, Isopoda, Amphipoda и Echinodermata. В ряде случаев на этом интервале наблюдается несколько пиков сгущений, причем для разных групп пики чередуются в различных комбинациях.
- В диапазоне глубин 1000-1400 м. Достоверные сгущения обнаружены в этом диапазоне у Polychaeta и Isopoda. Кроме того, недостоверное сгущение границ наблюдается на этих глубинах у Echinodermata и, в меньшей степени, у Amphipoda.
- В диапазоне глубин 1800-2000 м. Отчетливые сгущения показаны для Polychaeta и Amphipoda. Недостоверное сгущение также прослеживается среди Echinodermata.
- В диапазоне глубин 2200-2400 м. Достоверно обнаружено у Polychaeta и Echinodermata.

Описанные сгущения вертикальных границ схематично показаны на рисунке 2Б.

Во многих районах Мирового Океана различными авторами показаны сгущения вертикальных границ ареалов в области 150-200 м (Миронов, 1986; Краюшкина, 2000), обозначаемые как граница между сублиторальной и батимальной фаунами, а также на глубинах 2400-3600 м (Миронов, 1986), обозначаемая, соответственно, границей между батимальной и абиссальной фаунами.

Интересно, что в нашем исследовании граница между сублиторальной и батимальной фаунами обнаруживается глубже, чем в большинстве районов Мирового Океана (450-700 м против 150-250 м). Единственный регион, где данная граница оказывается на таких глубинах – Антарктика (Миронов, 1986). Наступление ледников в плейстоцене на верхнюю часть шельфа могло заставить многие мелководные виды уйти на большие глубины. Впоследствии, в голоцене, с отступлением ледников те же виды стали возвращаться в освободившиеся мелководные районы, став более эврибатными (Смирнов, 1984). Таким образом, можно предположить, что в данном случае сходство между Арктикой и Антарктикой не случайно.

В отличие от границы между сублиторальной и батимальной фаунами, обнаруженная нами граница между батимальной и абиссальной фаунами располагается на меньших глубинах, чем в среднем по Мировому Океану (1800-2000 м против ~2500-3500 м).

Заключение

Выделенная нами биотическая граница на глубинах 450-700 м совпадает с биоценотической границей между сообществами *O. borealis* и *M. arctica*, а биотическая граница на глубинах 1800-2000 м – с биоценотической границей между сообществами *M. arctica* и *K. hyalina* – *E. heckeri*. Выявленная граница между сублиторальной и батимальной фауной в исследуемом регионе находится глубже, чем в среднем по Мировому океану. Граница между батимальной и абиссальной фауной выявлена на меньших глубинах, чем в среднем по Мировому океану.

Благодарности

Авторы благодарят зам. директора ИО РАН по Направлению экологии морей и океанов член-корреспондента РАН д.б.н. М.В. Флинта и директора института Альфреда Вегенера, доктора Антье Боетиус за поддержку и организацию экспедиций и командировок, и ценнейшие комментарии к данной работе.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 17-05-00787 и РНФ № 14-50-00095.

Список литературы

- Краюшкина, А.Б. География морских звезд и голотурий Норвежского моря // Бентос морей России и Северной Атлантики. А.П. Кузнецов, О.Н. Зезина (ред.). М.: Изд-во ВНИРО, 2000. С. 41-61.
- Миронов А.Н. Вертикальная зональность морских ежей // Зоологический Журнал, 1986. Т. 65. №9. С. 1341-1349.
- Смирнов И.С. Фауна офиур Антарктики и Субантарктики: дисс. канд. биологических наук: 03.00.08 / Смирнов Игорь Сергеевич. М., 1984. 129 с.
- Backus R.H., Mead G.W., Haedrich R.L., Ebeling A.W. The mesopelagic fishes collected during Cruise 17 of the R/V Chain, with a method for analyzing faunal transects // Bull. Mus. Comp. Zool. 1965. V. 134. № 5. P. 139–157.
- Mironov A.N., Dilman A.B., Krylova E.M. Global distribution patterns of genera occurring in the Arctic Ocean deeper 2000 m // Invertebrate Zoology. 2013. Vol. 10. № 1. P. 167–194.
- Sirenko B.I., Denisenko S.G., Deubel H., Rachor E. Deep water communities of the Laptev Sea and adjacent parts of the Arctic Ocean // Explorations of the Fauna of the Seas. 2004. Vol. 54. № 62. P. 28-73.

Исследование трофической структуры донного сообщества литорали губы Кислой с помощью анализа стабильных изотопов азота и углерода

Залота А.К.¹, Спиридонов В.А.¹, Мокиевский В.О.¹, Сапожников Ф.В.¹, Цетлин А.Б.²

¹Институт океанологии имени П.П. Ширшова РАН, г. Москва;

²МГУ им. М.В. Ломоносова

Введение

В океане источником пищи для донного населения является органическое вещество продуцируемое фитопланктоном, продукция пояса макрофитов, микрофитобентоса, хемоавтотрофных прокариот и органическое вещество наземного происхождения. Органическое вещество из этих источников поступает в донные системы, как в чистом виде, так и в трансформированном в пелагических и донных цепях (пастбищных и детритных). На разных глубинах соотношение этих источников различно – в пределах фотической зоны существенный вклад дают водоросли микрофитобентоса (для Белого моря, в первую очередь, диатомовые), в прибрежных экосистемах – продукция макрофитов и терригенный сток. Особенностью литоральной системы является её пограничное положение между морем и сушей, что предполагает участие донных сообществ литорали, как в наземной, так и в морской трофической цепи. Это касается как источника органики (детрит наземного происхождения, высшая растительность супралиторали), так и дальнейшая трансформация (наземные и морские позвоночные кормятся на литорали в разные фазы приливного цикла).

Относительный вклад разных источников энергии, разделение или перекрывание видов по источникам органического вещества, относится к наименее изученному вопросу экологии бентоса. Мы располагаем очень приблизительными сведениями о соотношении разных источников органического вещества для массовых видов донного сообщества. Это верно даже для хорошо изученного Белого моря. Поэтому задачей работы является изучение основных источников и путей трансформации органического вещества донном сообществе.

Районом исследования является Кислая Губа – небольшой мелководный залив, с максимальной глубиной около 3 м, закрытый со всех сторон, кроме восточной. Губа характеризуется однородным составом донных отложений (мелкозернистый песок с отдельными валунами), и отсутствием стратификации водной толщи. Макрофиты представлены нитчаткой, zostерой (*Zostera marina*), фукоидами (с выраженной поясностью у более приглубых участков). Вкату губы происходит аккумуляция волнового выброса водорослей и развит приморский марш. Макробентос достаточно однороден по всей площади литорали губы и представлен сообществом (типичным для Беломорской литорали) *Arenicola marina* (пескожил), с относительно небольшим количеством часто встречаемых видов бентосной флоры и фауны, что значительно упрощает изучение трофической структуры местного сообщества по сравнению с открытым побережьем Белого моря. Характерными видами макробентоса являются: *Gammarus duebeni*, *Marinogammarus obtusatus*, *Asterias rubens*, *Littorina littorea*, *Littorina obtusata*, *Littorina saxatilis*, *Hydrobia ulvae* и *H. ventrosa*, *Macoma balthica*, *Mytilus edulis*, и *Mya arenaria*. Активные формы представлены коколюшкой *Gastereosteus aculeatus*, несколькими видами донных рыб, креветками *Crangon crangon*, *Eualus gaimardi* (в поясе фукоидов).

Даная работа представляет собой первичные данные цикла работ, в которых предполагается оценить относительный вклад основных источников органического вещества в состав пищи массовых видов первичных консументов основных трофических групп по принятой классификации (пескожил – детритофаг; макома и гидробия – собиратели органики с поверхностного слоя; мия и мидия – фильтраторы сестона придонной воды; литорины – потребители микро- и макрофитов). В данном сообщении представлено описание общей трофической структуры бентосной

литоральной системы, включая все массовые виды разных трофических уровней и пищевых стратегий.

Методы

Сбор материала проводился во время отлива на средней литорали. Двустворки, пескожилы, и гидробии были собраны у кромки воды. Остальной материал был собран или в воде или на суши вокруг точки сбора грунта. Креветки пойманы на выходе из залива. Наземные растения были собраны у кромки литорали. Морской растительный материал промывался в чистой морской воде. Наземные растения отряхивали. У двустворок, креветок и рыб были отобраны мускулы, у гастропод – нога; гамарусы использовались целиком; пескожилов выдерживали в чистой морской воде более суток.

Для оценки источников органики (детрита и микроорганизмов) в грунте, был произведен отбор двух проб. Основная проба состояла из самого грунта на средней литорали (срез верхнего 10 см слоя мало заиленного песка). Вторая проба была собрана в месте скопления ярко выраженного рыжего налета на поверхности грунта, в двух метрах от первой пробы, у кромки суши.

Обе пробы грунта были промыты фильтрованной морской водой через сито 0,25; 0,1; 0,06 и 0,043 мм. Вода с промывки использовалась по кругу. В результате грунт был разделен на остатки на каждом из сит (фракции крупнее 0,25; 0,1 и т.д.) и воду смыва со всех сит. Воду поместили в центрифугу на 30 минут на скорости 1000 об./сек. В результате был получен концентрат, который смешивался с ливазилом и помещался в центрифугу на 10 мин, 1000 об./сек. Осадок на дне после центрифуги собирался пипеткой и шприцом в пластиковые пробирки. Часть концентрата была зафиксирована 96% спиртом.

Промытый грунт со средней литорали из сита 0,25 и 0,1 мм (раздельно) был разбавлен ливазилом и помещен в центрифугу на 10 мин при 1000 обр./сек. Ливазил промыт через сито 0,06 мм. Остатки на сите собраны и промыты фильтрованной морской водой. Далее собранный материал просмотрен под биноклем. Материал с сита 0,25 мм представлял собой крупный детрит и мейобентос. По возможности все животные были выбраны в отдельную пробу. Таким образом, было получено чистая проба детрита и мейобентоса. Проба с сита 0,1 мм была засушена целиком. Пробы детрита также были зафиксированы в 96% спирте.

Все пробы были промыты и зафиксированы в течение полтора суток. При анализе проб под биноклем все животные были живы. Весь материал был заморожен (-20°C) в пластиковых пробирках и перевезен в лабораторию. Перед анализом образцы были высушены до постоянного веса в течение 5-7 дней при 80°C, перетерты в порошок в ступке и упакованы в оловянную фольгу (по 200-500 микрограмм животных и около 1500 микрограмм растительных тканей).

Изотопный анализ был проведен с помощью изотопного масс-спектрометра Thermo Delta VPlus и элементного анализатора Thermo Flash 1112 в Центре коллективного пользования при Институте проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН.

Результаты и обсуждение

Наземные растения имеют $\delta^{13}\text{C}$ менее -25‰. В том же диапазоне находится смыв с рыжего налета грунта, собранный у кромки литорали (D). Данный смыв представлял собой структуру бактериальной макроколонии – слизистой, плотной, с розовато-золотистым оттенком, разветвленно-лабиринтовидной, которая разрастается крупными лопастями по 300-500 мкм длиной и по 120-160 мкм в поперечнике. Поверхность макроколонии инкрустирована мелкими частицами разлагающегося детрита, возможно растительного происхождения, до 1,4-2% от объема слизистой массы, и мелкими частичками кварца, до 3-4% от общего объема. Диатомеи эпипсаммические, сидят на поверхности лабиринтовидных лопастей, по численности преобладают *Amphora lybica*, *A. marina*, *Halamphora eunotia* и *Caloneis amphisbaena*. Часто встречаются среднеразмерные виды *Achnanthes* и *Hippodontha*. Общий объем диатомей достигает 6-8% от объема колонии.

В поверхностном слое макроколонии отмечены пакетовидные колонии цианопрокариот из рода *Merismopedia*, объемом до 3-5% от общего объема матрикса макроколонии. Мёртвых створок по объёму было не более 2%.

Морские водоросли и растения имеют $\delta^{13}\text{C}$ более -21-25‰. В том же диапазоне находятся детрит и смыв с грунта, собранный на средней литорали. Структура смыва представлена мелкими хлопьевидными фрагментами желатинозных бактериальных колоний, до 20-40 мкм по наибольшей оси, бесцветными или зеленовато-сероватыми, плотными по консистенции. Включения перегнивающего детрита составляли по объёму до 4% объёма материала в полях зрения, минеральные зёрна – до 6-8%. Из сидячих форм диатомей были отмечены как часто встречающиеся *Amphora libyca*, *A. marina* и *Calonei samphisbaena*, изредка *Opephora* spp., *Martyania martyi* и *Hippodonthas* spp. Часто встречались среднеразмерные и крупные виды высоко мобильных диатомей: *Navicula* spp., *Nitzschia* spp., *Diploneis littoralis* и *D. smithii*. Объём диатомей достигал 3-4%, их мёртвых панцирей – ещё 2%.

Очевидно, что прокариоты и, по крайней мере, часть протистов используют, обитающие на границе море/суша используют вещество, продуцируемое наземными растениями в качестве источника углерода. Однако уже на расположенных несколькими метрами ниже участках, наземное органическое вещество смешивается с органикой из других источников и входит в общий пул, доступный организмам литорали.

Для мейобентоса характерны значения $\delta^{15}\text{N}$ (на 3-5‰ выше, чем у большинства растений) и $\delta^{13}\text{C}$ (+0-1‰), которые сходны с теми, что у детрита. Очевидно, что источником углерода для мейобентосных организмов является органика грунта в месте его обитания. Известно, что мидии предпочитают питаться фитопланктоном (Wong, Levinton, 2006), но имеют схожие значения $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ с мейобентосом и отличные от литорин, которые питаются преимущественно фукусом водорослями. Такие значения $\delta^{13}\text{C}$ у органики в грунте достигаются влиянием терригенной органики, которая уменьшает долю тяжелого изотопа углерода в общем составе органического вещества доступного мейобентосу.

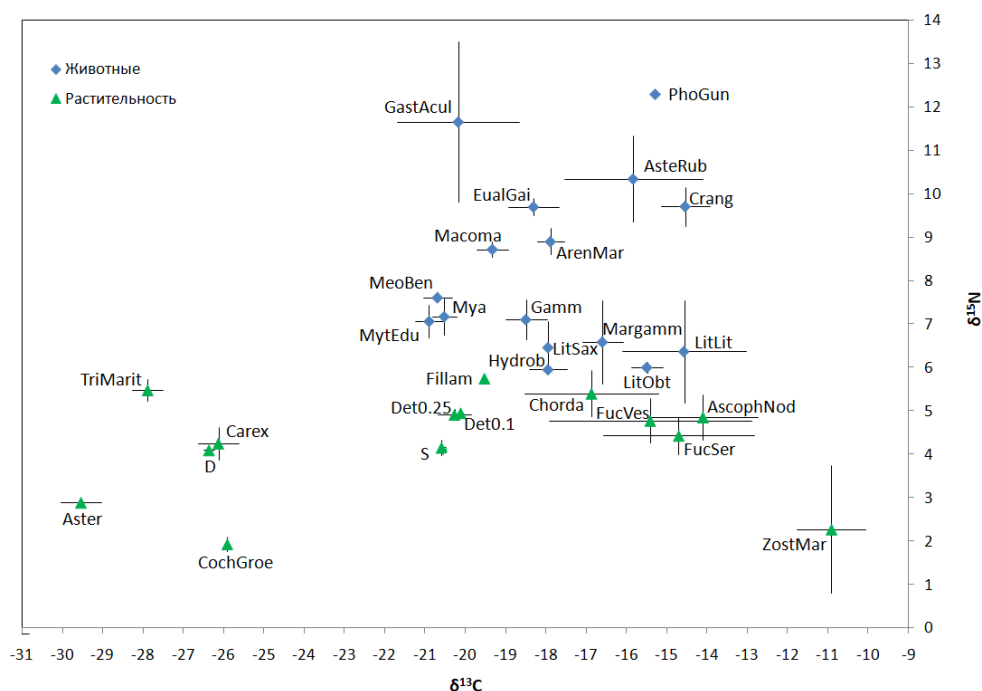


Рис. 1. Изотопный состав углерода и азота (Средние величины $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ и стандартное отклонение при $n > 2$) бентосных беспозвоночных и первичных продуцентов. Сокращения подписей приведены в таблице.

Таблица. Результаты изотопного анализа растений (А) и животных (Б), собранных в губе Кислой в 2017. Примечание. Сокращенное название организмов, используемое на рисунках; средние величины $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, %C, и массового соотношения C/N $\pm$ стандартное отклонение; n – количество проанализированных особей.

А.

Вид	Сокращение	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	%C
Растения					
Смыв из рыжего налета	D	3	-26,4 $\pm$ 0,1	4,1 $\pm$ 0,04	1,1 $\pm$ 0,1
Смыв из грунта	S	3	-20,6 $\pm$ 0,1	4,2 $\pm$ 0,2	1,5 $\pm$ 0,02
Детрит (с сита 0,25; без мейобентоса)	Det0.25	6	-20,3 $\pm$ 0,4	4,9 $\pm$ 0,1	12,1 $\pm$ 5,1
Детрит (с сита 0,1; с мейобентосом)	Det0.1	3	-20,1 $\pm$ 0,1	5 $\pm$ 0,05	11,3 $\pm$ 0,6
Листья березы из детрита	Betula	4	-32,2 $\pm$ 1,4	-0,1 $\pm$ 1,1	44,4 $\pm$ 1,5
<i>Aster tripolium</i>	Aster	3	-29,5 $\pm$ 0,5	2,9 $\pm$ 0,1	37,4 $\pm$ 1
<i>Carex subspacea</i>	Carex	3	-26,1 $\pm$ 0,5	4,3 $\pm$ 0,4	43,5 $\pm$ 1,1
<i>Cochlearia groenlandica</i>	CochGroe	2	-25,9 $\pm$ 0,1	1,9 $\pm$ 0,2	35,3 $\pm$ 0,3
<i>Triglochin maritima</i>	TriMarit	2	-27,9 $\pm$ 0,4	5,5 $\pm$ 0,3	41,1 $\pm$ 0,1
<i>Zostera marina</i>	ZostMar	5	-10,9 $\pm$ 0,9	2,3 $\pm$ 1,5	38,4 $\pm$ 1
<i>Ascophyllum nodosum</i>	AscophNod	3	-14,1 $\pm$ 1,4	4,9 $\pm$ 0,5	38,7 $\pm$ 1
<i>Fucus seratus</i>	FucSer	3	-14,7 $\pm$ 1,9	4,4 $\pm$ 0,4	38,9 $\pm$ 1
<i>Fucus vesiculosus</i>	FucVes	3	-15,4 $\pm$ 2,5	4,8 $\pm$ 0,5	35,8 $\pm$ 2,1
Нитчатка	Fillam	1	-19,5	5,7	27,9
Хорда	Chorda	2	-16,9 $\pm$ 1,7	5,4 $\pm$ 0,5	30,4 $\pm$ 5,4

Б.

Вид	Сокращение	Орган	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	масса C/N
Животные						
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	GastAcul	мускул	6	-20,2 $\pm$ 1,5	11,7 $\pm$ 1,8	3,5 $\pm$ 0,3
<i>Pholis gunnellus</i>	PhoGun	мускул	1	-15,3	12,3	3,3
<i>Crangon crangon</i>	Crang	мускул	5	-14,5 $\pm$ 0,6	9,7 $\pm$ 0,4	3,2 $\pm$ 0,05
<i>Eualus gaimardii</i>	EualGai	мускул	3	-18,3 $\pm$ 0,6	9,7 $\pm$ 0,2	3,4 $\pm$ 0,03
<i>Gammarus duebeni</i>	Gamm	целые	5	-18,5 $\pm$ 0,5	7,1 $\pm$ 0,5	3,7 $\pm$ 0,2
<i>Marinogammarus obtusatus</i>	Margamm	целые	3	-16,6 $\pm$ 0,5	6,6 $\pm$ 1	4,7 $\pm$ 0,1
<i>Asterias rubens</i>	AsteRub	амбулакр. ножки	5	-15,8 $\pm$ 1,7	10,3 $\pm$ 1	3,9 $\pm$ 0,1
<i>Littorina littorea</i>	LitLit	нога	6	-14,6 $\pm$ 1,5	6,4 $\pm$ 1,2	4 $\pm$ 0,1
<i>Littorina obtusata</i>	LitObt	нога	5	-15,5 $\pm$ 0,4	6 $\pm$ 0,1	3,7 $\pm$ 0,05
<i>Littorina saxatilis</i>	LitSax	нога	2	-17,9 $\pm$ 0,1	6,5 $\pm$ 0,6	3,9 $\pm$ 0,1
Гидробии	Hydrob	целые	4	-17,9 $\pm$ 0,5	5,9 $\pm$ 0,05	4,2 $\pm$ 0,1
<i>Macoma balthica</i>	Macoma	мускул	5	-19,3 $\pm$ 0,4	8,7 $\pm$ 0,2	3,7 $\pm$ 0,1
<i>Mytilus edulis</i>	MytEdu	мускул	5	-20,9 $\pm$ 0,3	7,1 $\pm$ 0,4	3,3 $\pm$ 0,04
<i>Mya arenaria</i>	Mya	мускул	4	-20,5 $\pm$ 0,3	7,2 $\pm$ 0,4	3,7 $\pm$ 0,1
<i>Arenicola marina</i>	ArenMar	целый	3	-17,9 $\pm$ 0,3	8,9 $\pm$ 0,3	4,0 $\pm$ 0,2
Меобентос из детрита сито 0,25 мм	MeoBen		3	-20,7 $\pm$ 0,4	7,6 $\pm$ 0,1	4,8 $\pm$ 0,1

Все проанализированные животные в данном районе имеют значения $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$ в диапазонах предполагающие питание за счет планктонной цепи (как у мидии), детритной состоящей из смеси терригенной и морской органики (мейобентос) и непосредственного питания морскими водорослями (литорины). Верхние трофические уровни замыкают на себе эти цепи от различной первичной продукции, и находятся в центре диапазона значений $\delta^{13}\text{C}$ (креветки, колюшка).

Благодарности

Данная работа была поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований 18-05-60053 «Бентос шельфа морей западного сектора Российской Арктики как индикатор состояния морских экосистем в современных условиях».

Список литературы

Wong W.H., Levinton J.S. The trophic linkage between zooplankton and benthic suspension feeders: direct evidence from analyses of bivalve faecal pellets // Mar. Biol. 2006. V. 148. P. 799-805.

Некоторые аспекты влияния донных тралений на бентосные сообщества (на примере мегабентоса Баренцева моря)

Захаров Д.В., Стрелкова Н.А., Манушин И.Е., Носова Т.Б.

Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича, г. Мурманск

Отрицательное влияние тралового промысла на донные экосистемы заключается в первую очередь в механическом воздействии орудий лова на бентосные сообщества и в прилове донных организмов. Наиболее уязвимыми к воздействию донных тралов являются крупные прикрепленные и малоподвижные, формирующие массовые поселения, виды-эдификаторы. В некоторых промысловых районах Северной Атлантики, приуроченных к материковым склонам и глубоководным поднятиям, введены меры по их защите, а наиболее уязвимыми считаются поселения губок и коралловых полипов. Одной из основных мер, принятых для ограничения донного промысла в районах с уязвимой фауной, является введение его запрета при достижении сверх нормативного по массе прилова этих организмов. В Баренцевом море ведется активный траловый промысел рыбы и беспозвоночных, и все активнее обсуждаются вопросы защиты донных сообществ от негативного воздействия промысловых траловых операций. Однако шаблонное использование опыта, накопленного для районов Северо-Западной Атлантики, в условиях Баренцева моря мало оправдано из-за значительных различий структуры шельфовой фауны от таковой глубоководных районов. Цель данного исследования – показать наиболее уязвимые к тралящим орудиям лова группы мегабентоса в Баренцевом море и окружающих его водах.

Материалом для данной работы послужили сборы бентоса из уловов донных тралов, выполненных в ходе ежегодных российско-норвежских экосистемных съемок Баренцева моря 2005-2017 гг. Сбор материала проводился на научно-исследовательских судах ПИНРО («Фритьоф Хансен», «Смоленск», «Вильнюс») и БИМИ («G.O. Sars», «JanMayen» (с 2011 г. «Helmer Hansen»), «Johan Hjort», «Christina E»). Исследования, проведенные в период 2005-2017 гг., охватывают всю акваторию Баренцева моря, северо-западную часть Карского моря, восточные районы Норвежского и Гренландского морей, а также прилегающие участки Северного Ледовитого океана (рис. 1).

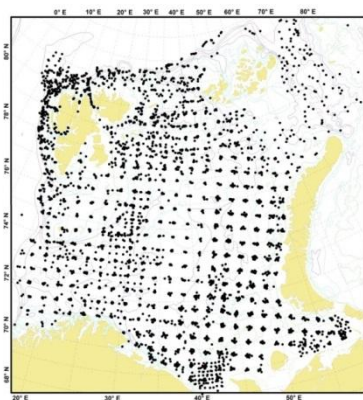


Рис. 1. Учетные донные траления, выполненные в Баренцевом море и прилежащих водах в ходе проведения российско-норвежских экосистемных съемок в 2005-2017 гг.

В качестве орудия сбора материала в экосистемных съемках используется донный креветочный трал «Campelen-1800» (далее – Campelen), который представляет собой низкоселективное активное сетное орудие лова, выполненное из капроновой дели с шагом ячеи 125 мм, с мелкоячеистой сетной кутовой вставкой с размером ячеи 22 мм и резиновым грунтропом типа рок-

хоппер с диаметром катков 40 см. Стандартное время траления составляло 15 мин, средняя скорость траления – $3,20 \pm 0,01$ уз, вертикальное раскрытие трала – 5 м, горизонтальное – 15 м. Расстояние, пройденное тралом по дну, рассчитывалось исходя из продолжительности и скорости траления. С учетом величины горизонтального раскрытия трала и пройденного им расстояния приблизительная площадь учетного траления во время съемок составляла порядка 20-25 тыс. м².

За время проведения экосистемных съемок обработаны приловы 4992 стандартных донных тралений, просмотрено около 15,9 млн. экземпляров беспозвоночных, определены животные 1058 таксонов (из них 667 до видового уровня).

Из-за сложности использования линейных параметров организмов разных систематических групп в данной работе в качестве критерия размера особей использована их средняя масса.

В настоящее время информация о видовом и размерном составе прилова беспозвоночных при траловом промысле донных видов рыб в Баренцевом море практически отсутствует. Для оценки возможного прилова беспозвоночных в ходе коммерческого промысла сделана попытка использования расчетных данных селективности трала Campelen. Для этого принято допущение, согласно которому коэффициенты уловистости промысловых тралов и учётного трала Campelen равны, а их селективность пропорциональна размеру ячеи. Согласно исследованиям П.А. Любина (2010) селективность трала Campelen с ячейей 22 мм в кутовой вставке по отношению к мегабентосу достигает 100% при массе особей от 1 г и более. То есть животное с массой 1 г и более и минимальным размером от 22 мм, будучи захваченное тралом Campelen, со 100% вероятностью обнаруживается в его улове.

Согласно Правилам рыболовства, в Баренцевом море при промысле донных рыб разрешено использование сетных орудий лова с размером ячеи не менее 130 мм (Состояние..., 2018). Для вычисления возможной массы животных, которые будут на 100% оставаться в тралах с размером ячеи в 130 мм, использован «закон квадрата-куба» (сформулированный еще в 1638 г. Галилео Галилеем), согласно которому при пропорциональном увеличении размеров геометрической фигуры, ее объем увеличивается пропорционально кубу множителя, а площадь поверхности – пропорционально его квадрату. Согласно данному принципу и при допущении сохранения плотности и формы тела животных в процессе онтогенеза, масса животных со 100% вероятностью попадающих в прилов промыслового трала может быть рассчитана по формуле:

$$M_2 = M_1 \left(\frac{L_2}{L_1} \right)^3$$

где M_2 – размер животного на 100% остающегося в промысловом трале, M_1 – масса животного со 100% вероятностью остающегося в прилове при попадании в трал Campelen (1 г), L_2 – минимальный размер ячеи промыслового трала (130 мм), L_1 – минимальный размер ячеи трала Campelen (22 мм).

Расчеты по приведенной формуле показывают, что возможная индивидуальная масса организмов бентоса, которые на 100% будут оставаться в промысловом трале, составляет примерно 206 г. Таким образом, располагая данными о приловах беспозвоночных тралом Campelen и исключив из анализа животных с индивидуальной массой ниже указанного уровня, можно получить представление о прилове бентосных организмов при промысловых тралениях.

Биомасса прилова мегабентоса тралом Campelen по результатам экосистемных съемок на 45% сформирована губками, на 25% ракообразными и на 23% иглокожими; доля остальных групп не превышает 7%. Исключение из расчетов таксонов, средний вес животных которых менее рассчитанного порогового уровня (206 г), радикально меняет характер приловов. Расчетные величины показывают, что гипотетические приловы промысловых тралов на 78,9% должны состоять из губок и на 21% из иглокожих (рис. 2).

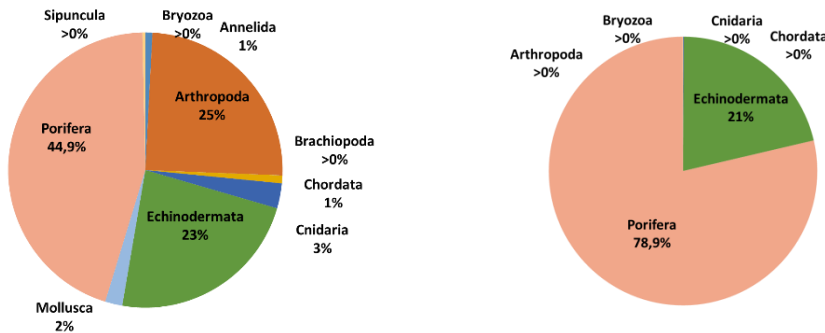


Рис. 2. Процентное соотношение биомассы прилова в трале Campelen и расчетное соотношение групп в трале на промысле донных видов рыб в Баренцевом море.

Как и в районах Северной Атлантики, в смоделированных уловах промысловых тралов основной группой прилова беспозвоночных в Баренцевом море являются губки. Однако в отличие от Северной Атлантики, где второй по значимости группой являются коралловые полипы, в Баренцевом море это место занимают иглокожие, в основном представленные офиурами рода *Gorgonocephalus*. Доля остальных групп, в том числе и представителей класса Anthozoa, ничтожно мала.

Единого, принятого для Баренцева моря, списка уязвимых для промысла видов и групп донных беспозвоночных в настоящее время не существует. В каждом конкретном случае набор таких видов рекомендуется выбирать в соответствии с региональными особенностями фауны (FAO, 2009). Несмотря на то что по модельным расчетам основными группами прилова на промысле являются губки и иглокожие, по мнению ряда специалистов, список видов-индикаторов – так называемых уязвимых морских экосистем (УМЭ) в Баренцевом море значительно обширнее. Различными авторами к этой категории отнесены все представители типа Porifera, коралловые полипы (Pennatulacea, Alcyonacea, Scleractinia), иглокожие (Ophiuroidea, Holothuroidea (*Cucumaria frondosa*, *Parastichopus tremulus*), Crinoidea), Bryozoa, Chordata и *Chlamys islandica* (Bivalvia) (Detailedlistof..., 2012; Воздействие..., 2013; Jorgensen et al., 2015; Спиридонов, 2018).

Для шести из перечисленных групп было проведено моделирование облова промысловыми травами (рис. 3).

Моделирование по губкам показало, что значительное изъятие представителей этой группы промысловыми травами можно ожидать в юго-западной части моря, вдоль кромки материкового склона в районе к северу и западу от архипелага Шпицберген и в прибрежных водах Мурман. В основном – это крупные представители родов *Geodia*, семейства Axinellidae и др.

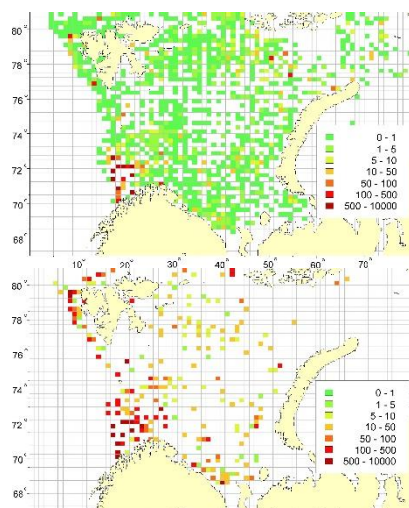
Представители группы Anthozoa в большом количестве будут встречаться в приловах промысловых тралений исключительно в северной части Баренцевоморского шельфа. Наиболее массовым здесь представителем этой группы являются морские перья *Umbellula encrinus*.

Моделирование промысловой уязвимости двух видов голотурий практически не внесло изменений в картину, полученную по результатам съемки тралом Campelen. Большая часть их поселений локализована на подводных возвышенностях и, скорее всего, встречаться на промысле донных видов рыб практически не будет.

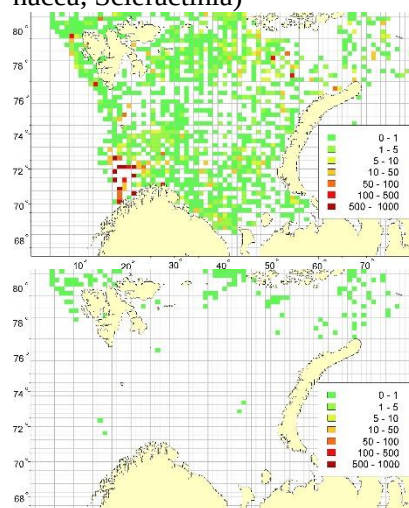
Менее всего изменилась картина величины приловов офиур рода *Gorgonocephalus*. Данную группу донных организмов можно рассматривать как наиболее уязвимую для любых придонных траловых операций.

Полное отсутствие в смоделированных приловах донных тралов продемонстрировали морские лилии (Crinoidea), мшанки (Bryozoa), асцидии (Chordata) и исландский гребешок (*Chlamys islandica*). К результатам по этим группам, однако, следует относиться со значительной долей скептицизма, так как прямые наблюдения в море показывают, что эти прикрепленные и малоподвижные организмы в значительной мере страдают не столько от прямого попадания в трал, сколько от травмирующего действия внешней части его рубашки и нижней подборы.

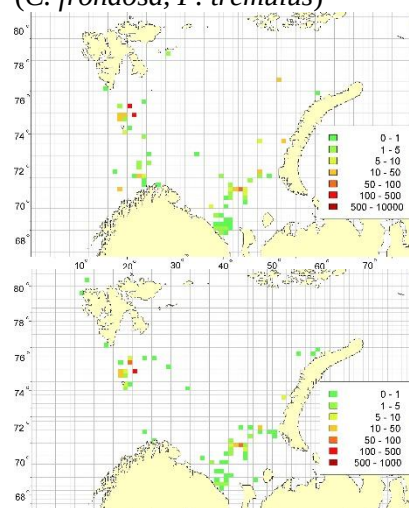
Porifera



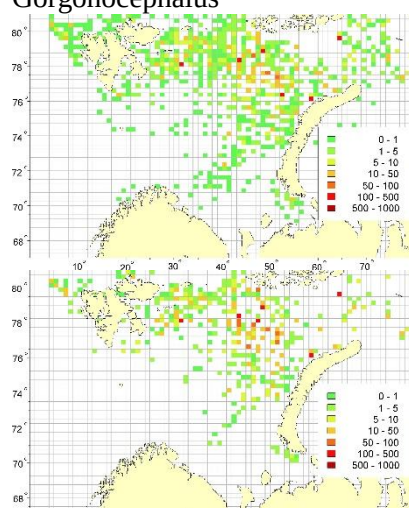
Anthozoa (Pennatulacea, Alcyonacea, Scleractinia)



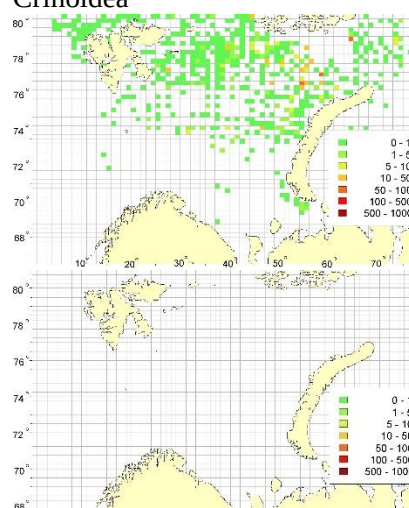
Holothuroidea (C. frondosa, P. tremulus)



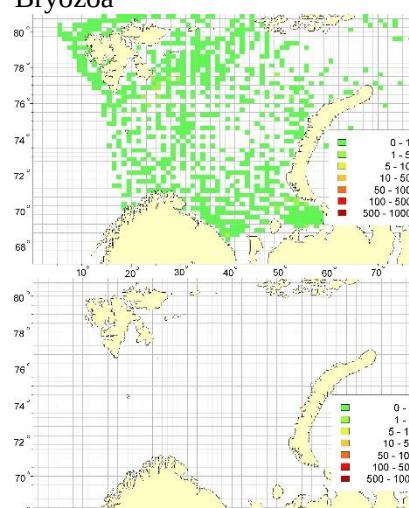
Gorgonocephalus



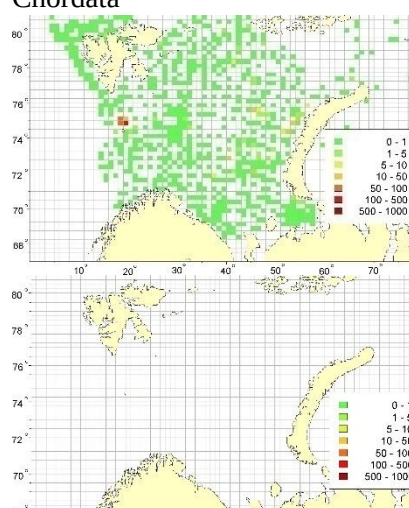
Crinoidea



Bryozoa



Chordata



Chlamys islandica

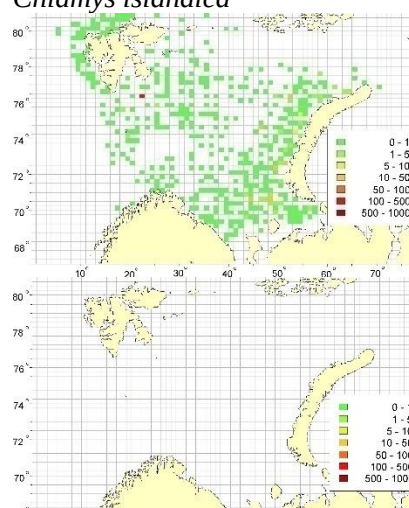


Рис. 3. Прилов мегабентоса в учетном трале и смоделированный прилов в промысловом трале.

Таким образом, экосистемная съемка дает полную картину распределения уязвимых для донных тралений групп мегабентоса. Однако полноценные данные о прилове бентоса на про-

мысловых судах будут полезны для исследования распределения уязвимых биотопов. С нашей точки зрения, необходимо комбинировать данные, полученными в научных съемках с данными с промысловых судов, полученных наблюдателями. Как и в районах Северной Атлантики, основной группой прилова на промысле в Баренцевом море будут губки, их крупные поселения отмечаются в юго-западной части моря. Однако в Баренцевом море, в отличие от районов Северной Атлантики, прилов коралловых полипов достаточно мал, но зато велик прилов иглокожих, в основном офиур рода *Gorgonocephalus*. Особи других групп, указываемых в некоторых исследованиях как индикаторы уязвимых морских экосистем, прилавливаться будут крайне редко.

Список литературы

- Воздействие тралового промысла на донные экосистемы Баренцева моря и возможности снижения уровня негативных последствий: докл. / под общ. ред. *С.Г. Денисенко, К.А. Згуровского*. – Мурманск:WWF, 2013. – 55 с.
- Любин П.А.* Уловистость и селективность дночерпательных и траловых орудий лова по отношению к организмам зообентоса // Природа морской Арктики: современные вызовы и роль науки. Тез. докл. междуна. научной конф. (г. Мурманск, 10-12 марта 2010 г.). – Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2010. С. 134-135.
- Состояние сырьевых биологических ресурсов Баренцева и Белого морей и Северной Атлантики в 2018 г. – Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2018. – 128 с.
- Спиридонов В.А.* Анализ пробелов в приложении критериев уязвимых морских экосистем (УМЭ) к управлению рыболовством в Баренцевом море // Отчет Всемирного фонда дикой природы. – Мурманск, 2018.
- Detailed list of VME indicator species // NAFO report scientific council meeting scs doc. 12/19. – P. 37-39.
- FAO. 2009. International Guidelines for the Management of Deep-sea Fisheries in the High Seas. Directives internationales sur la gestion de la pêche profonde en haute mer. Directrices Internacionales para la Ordenación de las Pesquerías de Aguas Profundas en Alta Mar. Rome/Roma: FAO. 73 p.
- Jørgensen L.L., Planque B., Thangstad T.H., Certain G.* Vulnerability of megabenthic species to trawling in the Barents Sea // ICES Journal of Marine Science, Volume 73, Issue suppl_1.– 2016, P. i84-i97.

Видовой состав и количественное распределение донных ракообразных надотряда Peracarida в северной части Баренцева моря

Зими́на О.Л.

ФГБУН Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН, г. Мурманск

Введение

До начала 2000 годов северная часть Баренцева моря оставалась слабоизученной в связи со сложными ледовыми условиями на протяжении почти всего года и соответственно малодоступна научным судам не ледокольного класса. Однако в свете продолжающегося потепления этот район оказался открыт для исследований. Мурманским морским биологическим институтом в период с 2006 по 2017 гг. в эту часть моря было проведено несколько экспедиций, в результате которых были получены данные о донной фауне этого района.

Донные ракообразные надотряда Peracarida, включающего в себя отряды Amphipoda, Isopoda, Cumacea, Tanaidacea и Mysidacea, являются одной из наиболее богатых видами групп беспозвоночных в арктических морях. Они также являются удобным объектом для зоогеографических исследований, т.к. не имеют стадии планктонной личинки в онтогенезе и их расселение происходит путем миграции взрослых особей. Сведения о фауне перакарид Баренцева моря остаются неполными, хотя в последнее время их составу и количественному распределению уделено немало внимания. Последняя сводка (Зими́на и др., 2018, в печати) в наиболее полной мере характеризует фауну перакарид Баренцева моря и прилегающей акватории по результатам съемки, выполненной силами ПИНРО и БИМИ в 2003–2008 гг., однако районы севернее 78° с.ш. абсолютно не были ею охвачены. Поэтому материал, представленный в данной работе, является необходимым дополнением сведений о фауне перакарид Баренцева моря. В ряде работ описана фауна как прибрежных районов архипелагов Новая Земля, Земля Франца-Иосифа и Шпицберген (Артюх, Любина, 2008; Зими́на, Любина, 2009; Зими́на, 2009а; Зими́на, 2009б; Зими́на, 2010; Фролова и др., 2011), так и частично открытой акватории моря (Зими́на, 2010; Зими́на, 2017). Данная работа является своеобразным обобщением разрозненных данных, полученных в разные годы.

Материал и методы

В работе использован материал, собранный в северной части Баренцева моря (севернее 75.5° с.ш.) в экспедициях на НИС «Дальние Зеленцы» в 2006, 2007, 2008, 2011, 2012, 2015, 2016 и 2017 гг. Всего проанализировано 283 пробы с 85 станций (рис. 1).

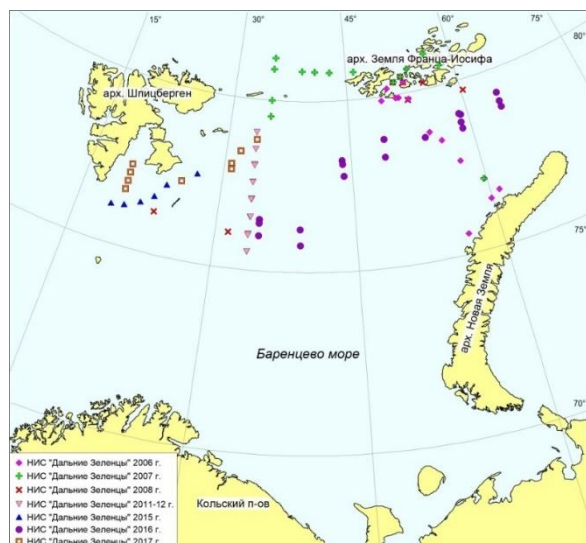


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб бентоса в экспедициях ММБИ в северной части Баренцева моря в 2006–2017 гг.

Пробы отбирали дночерпателем ван Вина с площадью захвата 0,1 м² в трехкратной повторности. Промывку грунта осуществляли на промывочном столе с размером ячеек нижнего сита 0,75 мм. После промывки пробы фиксировали 4% формальдегидом. Первичная сортировка проб по таксономическим группам и перевод в 75% этиловый спирт осуществлялись в лаборатории зообентоса ММБИ. Таксономическая идентификация ракообразных проведена автором, а также амфиподы из рейсов 2006-2012 гг. определены Любиной О.С.

Статистическая обработка данных производилась средствами пакета PAST (Hammer et al., 2001) и Microsoft Excel 2007. При кластерном анализе в качестве меры сходства постанционных видовых списков применялся коэффициент Брэя-Куртиса (Bray, Curtis, 1957). Характерными для выделенных сообществ считались виды, имеющие в них частоту встречаемости более 50%.

Результаты

Всего в исследованном материале идентифицирован 241 таксон перакарид (199 видового ранга), относящихся к 4 отрядам. Подавляющее большинство видов (159) относится к отряду Amphipoda. В среднем на станциях встречалось 15 ± 1 таксонов. Максимальное разнообразие (до 40 таксонов на станцию) отмечено в районе архипелага Земля Франца-Иосифа. Среднее значение плотности поселения ракообразных в районе исследований составило 220 ± 20 экз./м². Наиболее многочисленные поселения ($600 - 900$ экз./м²) отмечены также у архипелага Земля Франца-Иосифа и в районе Шпицбергенской банки. Значения биомассы были невысоки, в среднем $1,4 \pm 0,3$ г/м². Повышенные значения биомассы характерны для глубоководных станций с илистыми грунтами где высока частота встречаемости крупных видов изопод рода *Saduria* и амфипод рода *Anonyx*.

В биогеографической структуре фауны доминирующая роль принадлежит бореально-арктическим видам (61%), на долю арктических и бореальных приходится 27 и 12% соответственно. Бореальные виды численно преобладают над арктическими только в западной части акватории, испытывающей наибольшее влияние теплых атлантических вод. При этом бореальные виды отмечены на большинстве станций, в том числе самых северных и в проливах архипелага Земля Франца-Иосифа.

Интересно сравнить распределение амфипод бореальной биогеографической группы в «холодный» период 68-70 гг. и «теплый» период 2000-х гг. Фауна амфипод «холодного» периода была подробно описана В.Ф. Брызгиным (Bryazgin, 1997) по результатам съемки 68-70 гг., охватившей практически всю площадь Баренцева моря, за исключением районов севернее 78° с.ш. В указанный период бореальные виды амфипод встречались только в юго-западной и юго-восточной частях моря, а севернее 74° с.ш. вовсе не отмечались. В нашем материале виды данной группы довольно широко распространены в районах значительно севернее указанной границы (рис. 2). В частности значительно расширился на север и восток ареал *Haploops similis* и *Haploops tenuis*, не встречавшихся в «холодный» период севернее 74° с.ш. Эти изменения в распространении являются результатом продолжительного «теплого» климатического периода в Баренцевом море, который длится по настоящее время (Карсаков, 2009; Второй оценочный доклад..., 2014).

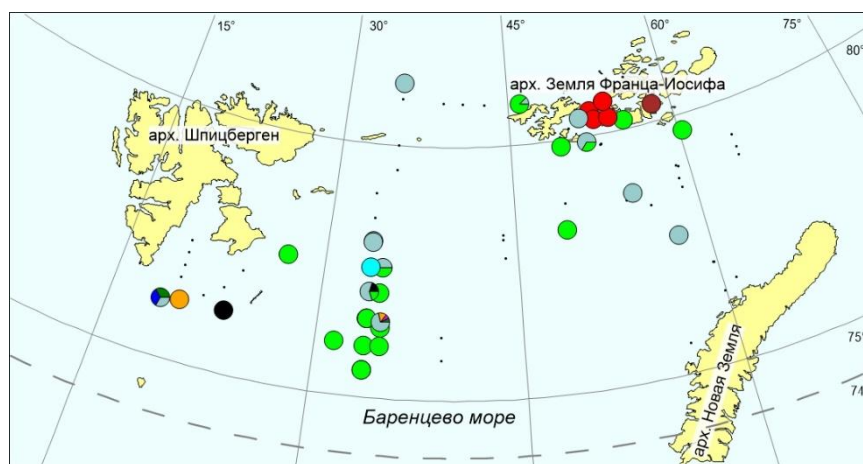


Рис. 2. Распространение бореальных видов амфипод в северной части Баренцева моря по результатам экспедиций 2006-2017 гг. Пунктирная линия – северная граница распространения бореальных видов в 68-70 гг. (по Bryazgin, 1997).

Методом кластерного анализа и канонического анализа соответствий (Canonical correspondence analysis) в исследованном районе выделено 6 фаунистических комплексов перакарид, формирование которых обусловлено глубиной обитания, термохалинными условиями и типом донных осадков (рис. 3). Основные характеристики комплексов приведены в таблице 1.

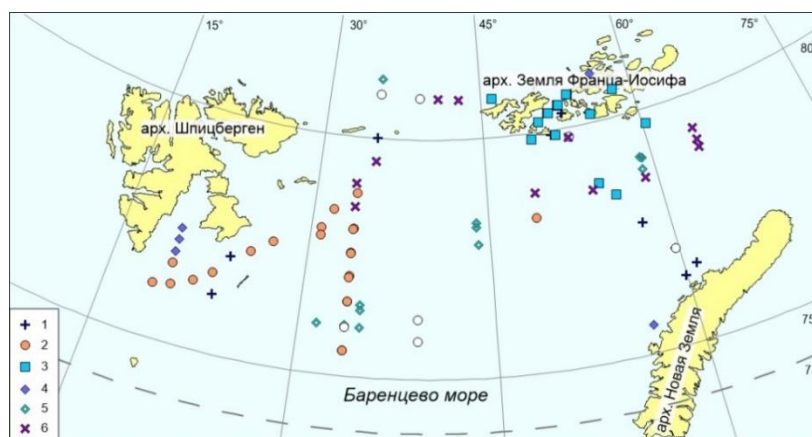


Рис. 3. Схема расположения фаунистических комплексов перакарид в северной части Баренцева моря.

Заключение

Таким образом, анализ данных, собранных в экспедициях 2006-2017 гг. позволил оценить видовой состав и количественное распределение перакарид в слабоизученной северной части Баренцева моря. Установлено расширение на север и восток ареалов некоторых бореальных видов амфипод. Выделены и картированы основные фаунистические комплексы перакарид. Их состав и биогеографическая структура обусловлены глубиной, температурными условиями и типом донных осадков.

Таблица 1. Основные характеристики фаунистических комплексов перакаррид в северной части Баренцева моря

Характеристика	Комплекс					
	1	2	3	4	5	6
Средняя глубина, м	75±15	200±10	195±30	150±5	270±15	340±30
Средняя температура, °С	0,25±0,41	1,99±0,35	–0,92±0,08	–0,99±0,48	0,61±0,27	0,37±0,31
Тип донных осадков	Песок, ракуша, галька	Ил, глина, галька	Песчанистый ил, глина	Ил, глина, ракуша, галька	Ил, илистый песок, галька	Ил, глина, песок
Общее кол-во видов (среднее кол-во видов на станцию)	83 (14±1)	113 (23±2)	112 (17±2)	38 (16±1)	45 (10±1)	45 (7±1)
Относительное кол-во арктических (А) и бореальных (Б) видов	13% А 10% Б	18% А 12% Б	20% А 6% Б	16% А 3% Б	22% А 11% Б	22% А 4% Б
Средняя численность, экз./м ²	370±100	240±30	280±50	300±60	110±20	90±20
Средняя биомасса, г/м ²	1,1±0,4	1,3±0,6	1,5±0,8	6,7±1,3	0,7±0,3	0,1±0,04
Характерные виды	<i>Syrrhoe crenulata</i> , <i>Megamoera dentata</i> , <i>Munna serrata</i> , <i>Austroniscus groenlandicus</i>	<i>Ilyarachna bicornis</i> , <i>Desmosoma strombergi</i> , <i>Leuconathorsti</i> , <i>Lep-tostylis villosa</i> , <i>Paradulichia typica</i> , <i>Haploops tenuis</i> , <i>Haploops tubicola</i>	<i>Pardaliscacuspидата</i> , <i>Paraphoxus oculatus</i> , <i>Orchomene amblyops</i> , <i>Noto-tropis smitti</i> , <i>Odius carinatus</i> , <i>Harpinia serrata</i> , <i>Dyopedos hirticornis</i>	<i>Leucon nasica</i> , <i>Unciola leucopis</i> , <i>Quasimelita formosa</i> , <i>Centromedon productus</i> , <i>Aceroides latipes</i> , <i>Arrhis phyllonyx</i>	<i>Caecognathia elongata</i> , <i>Leucon nasica</i> , <i>Leucon acutirostris</i> , <i>Eudorella emarginata</i> , <i>Diastylis goodsiri</i> , <i>Aceroides latipes</i> , <i>Arrhis phyllonyx</i>	<i>Caecognathia elongata</i> , <i>Ektonodiastylis nimia</i> , <i>Harpinia mucronata</i>

Список литературы

- Артюх О.Л., Любина О.С. Фауна и количественное распределение донных ракообразных (Crustacea) в районе архипелага Новая Земля // Природа шельфа и архипелагов европейской Арктики Материалы международной научной конференции (Мурманск, 9-14 ноября 2008 г.). – М.: ГЕОС, 2008. – С. 19-22.
- Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории России, 2014. – М.: Росгидромет. – 008 с.
- Зимина О.Л. Фауна и количественное распределение донных ракообразных (Crustacea) во фьордах Западного Шпицбергена // Материалы XXVII конференции молодых ученых Мурманского морского биологического института (г. Мурманск, май 2009 г.). – Мурманск: ММБИ КНЦ РАН, 2009а. – С. 71-75.
- Зимина О.Л. Донные ракообразные северной части Баренцева моря: фауна и количественное распределение // Исследования экосистем морей Арктики. Материалы XXXV конференции молодых ученых ММБИ КНЦ РАН, посвященной году экологии в России. – Мурманск: Изд. ММБИ КНЦ РАН, 2017. – С. 34-39.
- Зимина О.Л. Сравнительная характеристика фауны донных ракообразных (Crustacea) двух арктических архипелагов (Шпицберген и Земля Франца-Иосифа) // Материалы VII всероссий-

ской школы по морской биологии «Проблемы морской палеоэкологии и биогеографии в эпоху глобальных изменений» и IX международной научной конференции «Комплексные исследования природы архипелага Шпицберген» (Мурманск, 12-14 ноября 2009г.). – М.: ГЕОС, 2009б. – С. 265-272.

Зими́на О.Л. Особенности фауны донных ракообразных (Crustacea) северных и восточных окраинных районов Баренцева моря // Природа морской Арктики: современные вызовы и роль науки: тез.докл. Междунар. науч. конф. (г. Мурманск, 10-12 марта 2010 г.). – Апатиты: изд. КНЦ РАН, 2010. – С. 82-84.

Зими́на О.Л., Люби́на О.С. Новые исследования фауны донных ракообразных (Crustacea) в районе Земли Франца-Иосифа // Доклады Академии наук. – 2009. – Т. 426, № 6. – С. 841–843.

Зими́на О.Л., Стрелкова Н.А., Люби́на О.С. Видовой состав и особенности распределения донных ракообразных надотряда Peracarida (Crustacea, Malacostraca) в Баренцевом море по результатам исследований 2003-2008 гг. // Зоологический журнал. – 2018. – Т. 97, №10 (в печати).

Карсаков А.Л., 2009. Океанографические исследования на разрезе «Кольский меридиан» в Баренцевом море за период 1900–2008 гг. – Мурманск: Изд. ПИНРО. – 139 с.

Фролова Е.А., Люби́на О.С., Зими́на О.Л., Дикаева Д.Р., Фролов А.А., Ахметчина О.Ю., Гартбуль Е.А., Нехаев И.О. Донные сообщества у берегов арктических архипелагов // Наземные и морские экосистемы. – М.: Paulsen, 2011. – С. 181-209.

Bray J.R., Curtis J.T. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. // Ecol. Monogr. – 1957. – Vol. 27. – P. 325-349.

Bryazgin V.F., 1997. Diversity, distribution and ecology of benthic amphipods (Amphipoda, Gammaridea) in the Barents Sea sublittoral // Pol. Polar Res. – Vol. 18, № 2. – P. 89-106.

Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D., 2001. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // Paleontologia Electronica. – Vol. 4, № 1. – P. 9-15.

Пространственная структура макрозообентоса северо-восточного побережья Черного моря: функциональный анализ

Колючкина Г.А.¹, Кокарев В.Н.^{1,2}, Семин В.Л.³, Любимов И.В.^{1,4}, Басин А.Б.¹

¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, г. Москва

²Faculty of Biosciences and Aquaculture, Nord University, 8049 Bodø, Norway

³Федеральный исследовательский центр Южный научный центр РАН, г. Ростов-на-Дону

⁴Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А.Тимирязева, г. Москва

Введение

Понимание взаимосвязи между биоразнообразием и функционированием экосистем в морской среде является сложной задачей (Strong et al., 2015). Один из возможных подходов – анализ биологических признаков (от англ. Biological Traits Analysis, BTA) (Bremner et al., 2006). Это сравнительно новый подход, основанный на использовании вместо классической таксономической классификации видов функциональной, когда вместо таксонов используют набор биологических и экологических признаков видов. Использование такого подхода показало, что регулирование функций экосистем и соответствующих структурных особенностей может зависеть от видоспецифических признаков, но не от видового богатства как такового (Loreau et al., 2001; Hooper et al., 2005). При этом функциональная структура сообществ может совпадать с таксономической (Bolam et al., 2016), а может значительно отличаться (Fridand Caswell, 2015). Таким образом, цель настоящей работы сравнить два подхода – стандартный таксономический и функциональный для оценки структуры сообществ макрозообентоса северо-восточного побережья Черного моря.

Материалы и методы

Сбор материала проводили на стандартном разрезе в районе бух. Инал в 2017 г. на глубинах 10-70 м (рис. 1). На каждой станции отбирали по 3 пробы макрозообентоса дночерпателем «Океан-0,1». Промывку проб проводили на палубе через сито с диаметром ячеек 0,5 мм. Пробы фиксировали 4% раствором формальдегида в морской воде. Виды в каждой пробе были идентифицированы по возможности до видового уровня, подсчитаны и взвешены (точность 0,001 г, вл. вес).

Статистическую обработку проводили постанционно в программе Primerv.6.1.16, Statistica 12.5.192.7 и пакете Rade4(Rversion 3.2.0; ade 4 ver. 1.7-2). Была проведена оценка общего числа видов, ожидаемого числа видов на 100 особей ES(100), а также индексов Пиелу и Шеннона. Таксономическое разнообразие было оценено с использованием индекса Δ^+ . Анализ структуры сообществ проводили с использованием неметрического многомерного шкалирования (MDS) на основе индекса сходства Гамма+ (Γ^+), вычисленного на основании присутствия/отсутствия отдельных видов и их таксономической значимости.

Для функционального анализа использовали стандартный набор функций и их модальностей, методика и подходы подробно изложены в статье В.Н. Кокарева и соавт. (Kokarev et al., 2017) (таблица 1). Для оценки индекса функционального разнообразия, далее FD (от англ. functionaldiversity), использовали макрос для MicrosoftExcel “FunctDiv.xls” (<http://botanika.bf.jcu.cz/suspa/FunctDiv.php>; Lepš et al., 2006). Проводили оценку корреляций между функциональным и таксономическим разнообразием на основании регрессионного анализа (по Спирману) и на основании индекса функциональной избыточности, вычисленного как: FD/H' .

Таблица 1. Список биологических признаков и их модальностей и кодовые обозначения, используемые далее на графиках.

Признаки	Модальности	Код	Признаки	Модальности	Код
Тип питания	Собирающие детрит с поверхности	FH1	Стратегия размножения	Пелагическая	RS1
	Собирающие детрит в толще грунта	FH2		Короткая пелагическая	RS2
	Хищники/всеядные	FH3		Бентосная	RS3
	Фильтраторы	FH4	Положение в пространстве	Эпифауна	EP1
	Симбиотрофы	FH5		Инфауна	EP2
	Растительоядные микрофаги	FH6	Образ жизни	Стоящие трубки	LH1
	Сосущие и паразитические	FH7		Роющие	LH2
Подвижность	Подвижные	M1		Ползающие по поверхности/плавающие	LH3
	Частично подвижные	M2		Прикрепленные	LH4
	Сидячие	M3	Продолжительность жизни	<1 г	LS1
Максимальный размер	<1см	S1		1-2 г	LS2
	1-3см	S2		3-10 г	LS3
	3-5см	S3	Половая зрелость	<1 г	SM1
	>5см	S4		1-2 г	SM2
Форма тела	Сегментированные червеобразные	BD1		3-4 г	SM3
	Несегментированные червеобразные	BD2	Плодовитость	1-10	F1
	Двустворчатые	BD3		10-100	F2
	Закрученные	BD4		100-1000	F3
	Членистые	BD5		1000-10000	F4
	Радиально-симметричные	BD6		10000-1млн	F5
	Плоские	BD7		>1млн	F6
	Шарообразные	BD8			

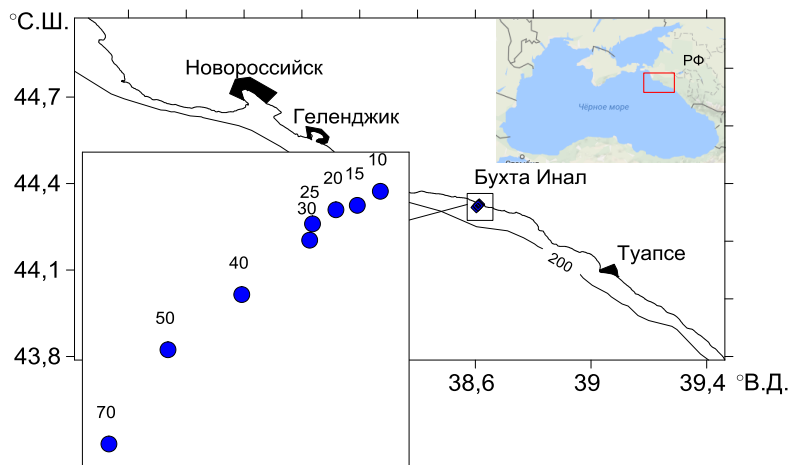


Рис. 1. Карта станций в бух. Инал.

Результаты и обсуждение

Всего на 8-ми станциях было найдено 68 видов макрозообентосных животных. По числу видов наибольшую роль играли Polychaeta, Crustacea и Bivalvia. Число видов было наибольшим на средних глубинах – 20 и 40 м (рис. 2а). Наибольший вклад в численность и биомассу вносили Bivalvia, однако с глубины 25 м в численность также вносили значимый вклад Polychaeta (20-50%) (рис. 2б, в). Число видов на 100 особей, таксономическое разнообразие, индексы разнообразия Шеннона и выравнинности по Пиелу, а также функциональное разнообразие сообществ резко возрастали с увеличением глубины в диапазоне 10-25 м (рис. 2г, д). Это объясняется снижением роли доминирующих видов двустворчатых моллюсков с глубиной в этом диапазоне. На глубине 10 м *Lucinella divaricata* (Linnaeus, 1758) достигала 75% численности и 35% биомассы сообщества, на 15 м *Chamelea gallina* – 46% и 54%, соответственно, однако уже на глубинах 20-25 м доминирующие позиции занимали несколько видов, и вклад в численность/биомассу отдельного вида не превышал 30%. В диапазоне 30-70 м число видов снижалось с увеличением глубины. ES(100), а также индексы Шеннона, Пиелу и функционального разнообразия здесь в целом были выше, чем на мелководье, за исключением глубины 50 м. На этой станции было отмечено резкое снижение значений индексов Шеннона и Пиелу, а также функционального разнообразия (рис. 2г) при неизменном таксономическом разнообразии (рис. 2д). Это объясняется высокой численностью (1817 экз./м²) доминанта, двустворчатого моллюска *Modiolula phaseolina* (74% численности и 79% биомассы сообщества). Функциональное разнообразие положительно коррелировало с индексом разнообразия Шеннона ($R=0,90$) и Пиелу ($R=0,90$), а также ожидаемым числом видов на 100 экземпляров. Однако ни с числом видов, ни с таксономическим разнообразием корреляций выявлено не было. Индекс функциональной избыточности в целом возрастал с глубиной, то есть с увеличением глубины снижалось число видов с одинаковыми функциями.

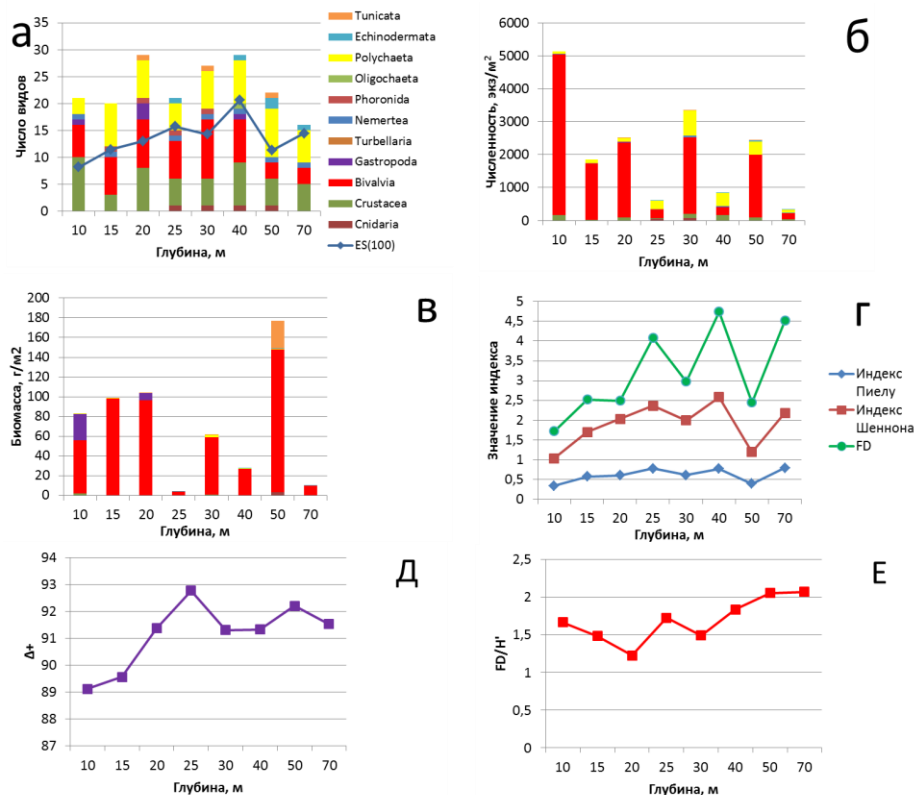


Рис. 2. Число видов(а), численность (б), биомасса (в), индексы разнообразия (г), индекс таксономического разнообразия (д) и индекс функциональной избыточности (е).

Ординация станций методом многомерного шкалирования показала, что по численности, биомассе или таксономическому разнообразию сообщества разделялись в зависимости от глубины (например, рис. 3). При этом, по таксономическому составу станции глубин 10-30 м 40-50 м отличались значительно больше, чем внутри этих групп, что указывает на частичную смену видового состава на глубинах 30-40 м. Внутри диапазона 10-30 м станции по таксономическому составу, численности и биомассе были сходны на 25-40%. Состав доминирующих видов приведен на рисунке 3. Таким образом, на всех станциях без исключения доминировали двустворчатые моллюски-фильтраторы. Однако их таксономический состав сменялся на уровне семейств с глубиной: Veneridae на 10-40 м, Mytilidae на 50-70 м. Кроме того, значительный вклад на глубинах 20-40 м вносил вселенец из семейства Arcidae (*Anadara kagoshimensis*).

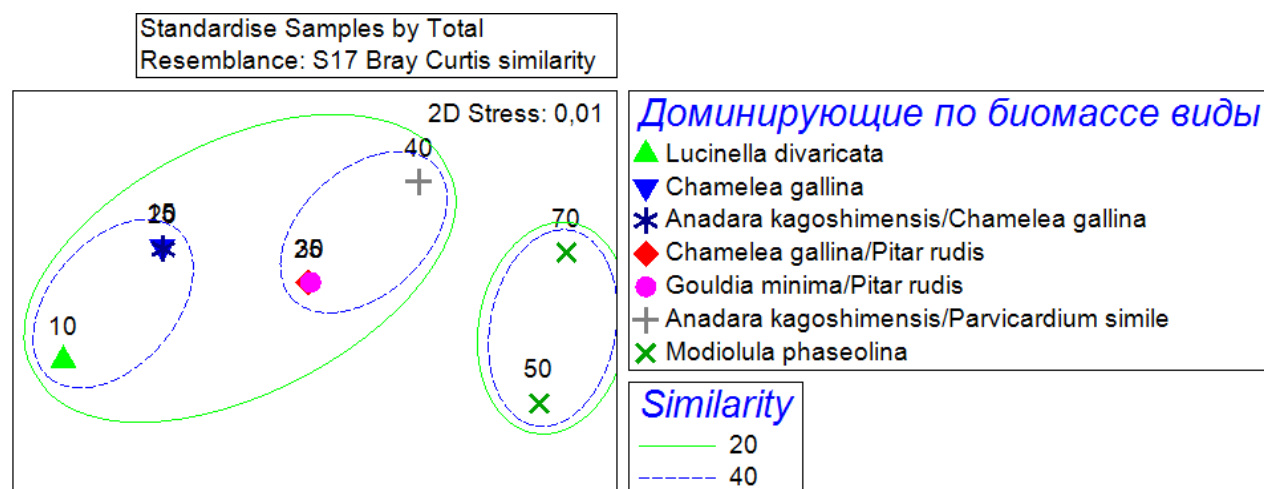


Рис. 3. MDS-ординация станций в бух. Инал на основании стандартизированных численностей отдельных видов.

Функциональный анализ показал, что первые две оси (F1 и F2 на рис. 4) объясняли 81,6% изменчивости, таким образом, выбранные функции достаточно полно описывают структуру сообществ. Основной вклад в различия структуры макрозообентоса на станциях вносили тип питания, подвижность, форма тела и плодовитость.

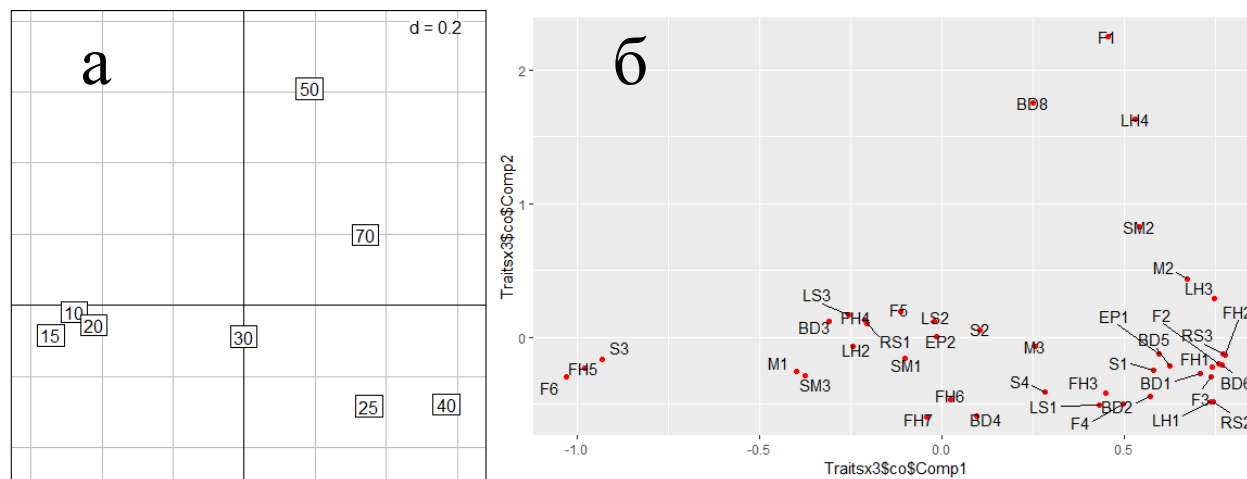


Рис. 4. Результаты ординации первых двух FCA-осей, основанных на стандартизированной численности отдельных функций для станций (а) и функций (б). Первые две оси объясняли 81,6% изменчивости функциональной структуры.

Станции глубин 10-20 м группировались очень близко, как и в случае таксономического анализа данных (рис. 4а). Основной вклад в сходство этих станций и отличия их от других вносили высокая плодовитость (>1 млн) (*Bivalvia*), присутствие симбиотрофных организмов (*Lucinella divaricata*) и в меньшей степени преобладание крупноразмерных форм (*Chamelea gallina*). Различия между станциями 10-20 м и 25-40 м объяснялись в основном осью 1, различия между станциями 50-70 м и 25-40 м в основном осью 2. На глубинах 25-40 м было отмечено наибольшее разнообразие модальностей признаков (рис. 4б), что объясняет увеличение индекса FD с глубиной. Станции 50-70 м отличались от других, прежде всего благодаря наличию наибольшего количества малоподвижных форм за счет высокого количественного развития *Modiolula phaseolina*.

Таблица 2. Величины корреляций отдельных признаков с первыми двумя осями в FCA. Жирным шрифтом выделены значения, вносящие наибольший вклад.

Признак	Код	ось	
		F1	F2
Тип питания	FH	0,260	0,029
Подвижность	M	0,263	0,108
Максимальные размер	S	0,150	0,013
Форма тела	BD	0,213	0,038
Стратегия размножения	RS	0,154	0,044
Положение в пространстве	EP	0,009	0,000
Образ жизни	LH	0,167	0,242
Продолжительность жизни	LS	0,062	0,071
Половая зрелость	SM	0,055	0,127
Плодовитость	F	0,291	0,059

Таким образом, функциональный анализ, как и таксономический, позволил выявить группы 10-20 и 25-40 и 50-70 м. Сходство между станциями первой группы было высоким как по таксономической так и по функциональной структуре. Это связано с высокой степенью доминирования небольшого числа видов на этих станциях, близких таксономически и характеризующихся сходными модальностями биологических параметров. С увеличением глубины снижается роль двустворчатых моллюсков, увеличивается разброс между станциями и полидоминантность макрозообентоса и, соответственно, количество реализуемых модальностей биологических параметров.

Работа поддержана Программой Президиума РАН I.49 «Взаимодействие физических, химических и биологических процессов в Мировом Океане», темой 0149-2018-0033/6 (ИО РАН); Темой НИР ГЗ ЮНЦ РАН «Современное состояние и многолетняя изменчивость прибрежных экосистем южных морей России», № гос. рег. 01201363187 (ЮНЦ).

Список литературы

- Киселева М.И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Черного и Азовского морей. Апатиты: Кольский научн. Центр. – 2004. – 409 с.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. (ред.). Определитель фауны Черного и Азовского морей. Киев: Наукова думка. – 1968-1972. – 3 Т.
- Bolam S.G., McIlwaine P.S.O., Garcia C. Application of biological traits to further our understanding of the impacts of dredged material disposal on benthic assemblages // Mar. Pollut. Bull. – 2016. – V. 105 (1). – P. 180-192.
- Bremner J., Rogers S.I., Frid C.L.J. Methods for describing ecological functioning of marine benthic assemblages using biological traits analysis (BTA) // Ecol. Indic. – 2006. – V.6 (3). – P. 609-622.

- Frid C.L.J., Caswell B.A.* Is long-term ecological functioning stable: the case of the marine benthos?// J. Sea Res. – 2015. – V. 98. – P. 15-23.
- Hooper D.U., Chapin F.S., Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Schmid B.* Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge // Ecol. Monogr. – 2005.– V. 75 (1). – P. 3-35.
- Kokarev V.N., Vedenin A.A., Basin A.B., Azovsky A.I.* Taxonomic and functional patterns of macrobenthic communities on a high-Arctic shelf: a case study from the Laptev Sea //Journal of Sea Research. – 2017. – V. 129. – P. 61-69.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaelli D., Smid B., Tilman D., Wardle D.A.* Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges// Science. – 2001. – V. 294. – P. 804-808.
- Strong J.A., Andonegi E., Bizsel K.C., Danovaro R., Elliott M., Papadopoulou N.* Marine biodiversity and ecosystem function relationships: the potential for practical monitoring applications // Estuar. Coast. ShelfSci. – 2015. – V. 161. – P. 46-64.

Сезонная динамика полового созревания и размножения двух каланоидных копепод *Calanus finmarchicus* и *C. glacialis* в высокоарктическом фьорде

Кособокова К.Н.¹, Malin Daase², Janne Søreide³

¹Институт океанологии имени П.П. Ширшова РАН, г. Москва;

²Арктический университет Норвегии, г. Тромсе;

³Университетский центр Шпицбергена

Растительоядные копеподы р. *Calanus* – важный компонент планктонных сообществ арктического региона и Северной Атлантики. Два представителя рода, *Calanus finmarchicus* и *C. glacialis*, часто встречаются в одних и тех же районах. Они очень близки морфологически, и их размеры часто перекрываются. По этой причине различать их в планктонных пробах классическими морфологическими методами в районах совместной встречаемости довольно сложно, а на младших стадиях зачастую невозможно. Однако *C. finmarchicus* и *C. glacialis* имеют разную продолжительность развития и разные жизненные циклы, различаются составу зимующего фонда и времени сезонного опускания на глубины. Для оценки потенциальной продуктивности планктонных экосистем, в которых они зачастую играют ключевую роль, и трофодинамических процессов в пелагиали необходима правильная расшифровка их жизненных циклов.

Целью данного исследования было выявление различий между жизненными циклами *C. finmarchicus* и *C. glacialis* на основании изучения сезонной динамики созревания их половой системы. Мы исследовали сезонные изменения состояния половой системы V копеподитной стадии и взрослых самок этих видов, сроки появления самцов, продолжительность периода спаривания (по наличию самок со сперматофорами), сроки нереста самок и изменения в их гонадах по окончании нереста.

Материал для исследования был собран в Исфьорде (Шпицберген), где *C. finmarchicus* и *C. glacialis* встречаются совместно. Зоопланктон собирали ежемесячно в течение годового периода в 2015-2016 гг. путем количественного послойного облова планктонными сетями пяти горизонтов от дна до поверхности. Из проб планктона отбирали взрослых самок, самцов и особей V копеподитной стадии *Calanus*. Отобранных особей окрашивали борным кармином (детали метода см. в Кособокова, 1998). Каждую особь измеряли под бинокулярным микроскопом и исследовали строение ее половой системы. Среди особей V стадии различали рачков с недифференцированной половой системой, потенциальных самок и потенциальных самцов (Кособокова, 1998). Стадию созревания половой системы самок определяли в соответствии с работами Niehoff (2007) и Kosobokova (1999). Выделяли 5 стадий зрелости половой системы самок.

Сравнение данных о возрастной структуре *C. glacialis* и *C. finmarchicus* показало, что их популяции характеризуются разным составом зимующего фонда. В популяции *C. finmarchicus* зимой преобладала V копеподитная стадия, взрослые самки были очень малочисленны, самцы отсутствовали. В популяции *C. glacialis* преобладала более молодая IV стадия (60-82%), и существенную долю составляли взрослые самки и самцы, однако пропорция последних в разные годы и в разных фьордах колебалась от 20 до 43%.

Результаты изучения состояния гонад представителей двух видов показали, что существует две группы особей V копеподитной стадии. У особей одной группы гонада находится в зачаточном состоянии с начала весны (март) по август, а затем постепенно начинается ее развитие и переход в состояние, характерное либо для потенциальных самок, либо для потенциальных самцов. Эта группа особей V стадии по своему размеру соответствует размерам *C. glacialis*. В течение зимы абсолютное количество таких особей постепенно снижается, т.к. происходит их линька во взрослых особей. Еще не перелинявшие особи V стадии в середине зимы имеют дифференцированные гонады и являются либо будущими самками, либо будущими самцами. Количество взрослых самцов в диапазоне размеров *C. glacialis* начинает нарастать с осени, в октябре-ноябре, их максимальное количества наблюдается в середине зимы, но к маю они практически полно-

стью исчезают из планктона. В зимние месяцы потенциальных самцов V стадии в планктоне немного, и с марта они практически не встречаются. По-видимому, к этому времени переход особей V стадии во взрослых самцов *C. glacialis* уже в основном заканчивается.

Взрослые самки *Calanus* с размером, характерным для *C. glacialis*, встречаются в Исфьорде круглогодично. С июня по февраль их гонады находятся в незрелом состоянии. Развитие ооцитов начинается в феврале, а к апрелю почти все самки уже готовы к размножению. В июне-августе самки переходят в состояние, характерное для отнерестившихся особей.

Вторая группа особей V стадии с размерами, характерными для *C. finmarchicus*, демонстрирует другую динамику дифференциации полов и развития гонад у взрослых самок. Для этой группы характерно появление потенциальных самок и самцов весной (апрель) из перезимовавшей V стадии, а начало созревания взрослых самок и появление взрослых самцов происходит из них в апреле-мае. Созревание гонад взрослых самок и нерест приходится на летние месяцы (июль-август); отнерестившиеся самки появляются в сентябре.

Таким образом, полученные результаты подтверждают, что два близких вида р. *Calanus*, обитающие в одном и том же фьорде при одинаковых условиях, имеют разные жизненные циклы и различные стратегии размножения, выражающиеся в различии сроков созревания, появления взрослых особей и нереста. Изучение динамики созревания их гонад позволяет оценить продолжительность жизни V копепоидов и взрослых рачков, что невозможно сделать только по анализу возрастного состава. Полученные результаты также ставят под сомнение гипотезу о возможности гибридизации между арктическим *C. glacialis* и атлантическим *C. finmarchicus*, высказанную недавно Parent et al. (2012) и получившую широкий резонанс в литературе по арктическому планктону. На наш взгляд, это предположение не имеет под собой оснований, в частности, из-за существенных различий в фенологии двух видов, а именно из-за разной сезонной динамики их возрастного состава, разного состава их зимующих популяций и разных сроков наступления половозрелости. Как мы показали, зимой в исследованном фьорде отсутствуют взрослые самцы атлантического *C. finmarchicus*, которые могли бы оплодотворять готовых к спариванию самок арктического *C. glacialis*. Исключительно малочисленны зимой и самки *C. finmarchicus*, которых могли бы оплодотворить массово присутствующие в этот период самцы *C. glacialis*, проявляющие высокую плавательную активность и активно спаривающиеся в этот период с самками своего вида (Daase et al., 2018).

Благодарности

Работа выполнена в рамках темы Госзадания 0149-2018-0035 и при поддержке проектов РФФИ № 16-04-00375, 18-05-60158 и проекта РНФ № 14-50-00095.

Список литературы

- Kosobokova K.N. Новые данные о жизненном цикле *Calanus glacialis* в Белом море (на основе сезонных наблюдений за развитием генеративной системы) // Океанология. – 1998. – Т. 38, № 3. – С. 387-396.
- Daase M., Kosobokova K., Last K.S., Cohen J.H., Choquet M., Hatlebakk M., Søreide J.E. New insights into the biology of *Calanus* spp. (Copepoda) males in the Arctic // Marine Ecology Progress Series. – 2018.
- Kosobokova K.N. The reproductive cycle and life history of the Arctic copepod *Calanus glacialis* in the White Sea // Polar Biology. – 1999. – V. 22. – 254-263.
- Niehoff B. Life history strategies in zooplankton communities: The significance of female gonad morphology and maturation types for the reproductive biology of marine calanoid copepods // Progress in Oceanography. – 2007. – 74. – 1-47.
- Parent, G.J., Plourde S., Turgeon J. Natural hybridization between *Calanus finmarchicus* and *C. glacialis* (Copepoda) in the Arctic and Northwest Atlantic // Limnology and Oceanography. – 2012. – 57 (4). – 1057-1066.

Динамика биотопов. Причины и методологические следствия

Переладов М.В.

ФГБНУ «ВНИРО», г. Москва

Исходя из концепции К.В. Беклемишева о биотопической основе сообществ, при проведении исследований многолетней динамики бентоса *apriori* принимается тезис о том, что в одних и тех же координатах акватории параметры грунта (биотопа) остаются неизменными год от года.

Для большинства случаев это действительно так, и гранулометрические параметры грунта в пробах, собранных в разные годы в одном и том же месте отличаются друг от друга в пределах статистических ошибок.

Специально вопрос об изменении параметров биотопа рассматривается обычно в работах по изучению воздействия на бентос антропогенных факторов (дноуглубительные работы, дампинг, траловый промысел, строительство гидротехнических сооружений и т.д.), но это тема отдельного рассмотрения.

Однако существует ряд ситуаций, когда характеристики биотопа могут существенно меняться под воздействием естественных факторов, причём за очень короткий срок.

Чаще всего это происходит под воздействием прибрежной гидродинамики (волнение, течения), вызывающей изменения в распределении и сортировке различных компонентов рыхлых грунтов. Как результат – изменение гранулометрического состава грунта биотопа и, как следствие, изменение условий для оседания и/или самой возможности обитания тех или иных организмов в новых условиях.

Кроме гидродинамики на изменение параметров биотопа может влиять поступление взвешенного мелкодисперсного материала (паводковый снос терригенного материала, осадконакопление органического детрита, эоловый перенос), который даже в относительно незначительных количествах может существенно изменить возможность пополнения биоценозов новыми генерациями.

Рассматриваются конкретные примеры кратковременных и долговременных изменений параметров биотопа на акватории ряда водоёмов и, в частности, возможные методологические ошибки, возникающие при интерпретации данных экологического мониторинга.

Вертикальное распределение макробентоса в толще грунта на шельфе моря Лаптевых

Сёмин В.Л.¹, Зимина О.Л.², Piepenburg D.³, von Juterzenka K.⁴

¹Южный научный центр РАН, г. Ростов-на-Дону

²Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН

³Alfred-Wegener-Institut, Bremerhaven

⁴Leibniz-Zentrum für Marine Tropenforschung, Bremen

Введение

Изучение вертикального распределения организмов бентоса в толще грунта помогает лучше понять биологию конкретных видов и пути утилизации органического вещества в сообществе, а также влияние биоты на структуру осадков. Распределение в грунте организмов мейобентоса рассматривалось многими исследователями (Shirayama, 1984; Caballero et al., 2017; Jöst et al., 2017), в то время как для макробентоса количество работ, посвященных этому вопросу, остается относительно небольшим (Flach, Heip, 1996; Shivarudrappa et al., 2018). По-видимому, не в последнюю очередь это связано с различиями в стандартной методике отбора проб – пробы мейобентоса несложно порезать на слои при отборе. Поэтому целью данной работы было изучение распределения макрозообентоса между подповерхностным слоем и остальной толщей осадков на шельфе моря Лаптевых.

Материалы и методы

В основу работы легли пробы, отобранные мультикорером (MUC, площадь одного отборника 0,0071 м²) в совместных российско-германских экспедициях “Transdrift” 2013 и 2014 гг. с борта НИС «Виктор Буйницкий» (рис. 1).

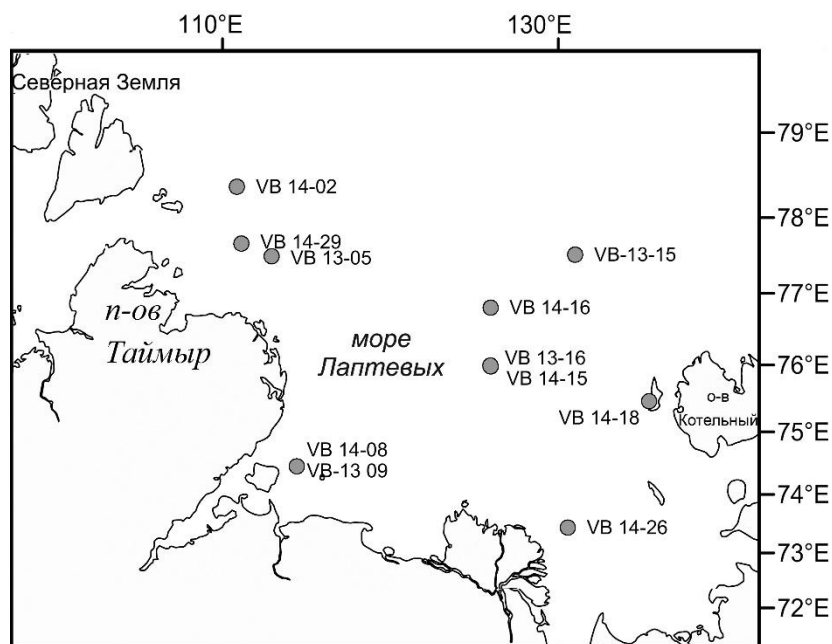


Рис. 1. Схема станций на шельфе моря Лаптевых.

Были обработаны пробы с одиннадцати станций на шельфе моря Лаптевых (глубины 25-375 м). Каждую пробу разрезали на слои 0-5 см и глубже 5 см. На каждой станции брали по три повторности, однако в связи с тем, что некоторые подпробы были потеряны при хранении и

транспортировке, окончательное число обработанных количественных подпроб было 55. Пробы промывали через газ с размером ячеек 0,5 мм и фиксировали 4% формалином на морской воде. После первичной разборки организмы переводили в 70% этанол; проводили определение по возможности до вида, и определяли сырую спиртовую биомассу с точностью до 0,0001 г. Соленость и температуру определяли по данным CTD-зондирований.

Статистическую обработку производили в программах Microsoft Excel 2007, Statistica 6.0 и Primer 6.1.16 с расширением Permanova+ 1.0.6 (Clarke, Gorley, 2006; Anderson et al., 2008). Численность и биомассу предварительно стандартизовали и лог-трансформировали, при расчетах использовали данные по слоям и по целым пробам. Для оценки биоразнообразия использовали индекс Шеннона H' и таксономическое разнообразие Delta. Матрицы сходства/дистанций высчитывали по численности и биомассе (индекс сходства Брея-Кёртиса) и качественному составу (индекс таксономической обособленности Γ Gamma+). Достоверность группировки проверяли с помощью методов ANOSIM и PERMANOVA, достоверными считали значения уровня значимости в ANOSIM – 0,1% и $\text{Permanova}P=0,001$. Ординацию проводили методом неметрического многомерного шкалирования (nMDS) и канонического анализа главных координат (CAP). Регрессионный анализ проводили с помощью процедуры DistLM (Distance-based Linear Models). Достоверными считали значения $P<0,05$. Вклад видов в сходство/различия между станциями оценивали методом SIMPER.

Результаты и обсуждение

Всего был отмечен 171 таксон, до вида определено 126. Распределение доминирующих форм в общем соответствовало литературным данным (Петряшев и др., 2004; Веденин, 2017). В прибрежье (на глубинах менее 45 м) присутствовали сообщества с доминированием двустворок (*Portlandia aestuariorum* – *Ennucula tenuis*, *Astarte borealis* (Schumacher, 1817), *Bathyrca glacialis* (Gray, 1824)). Глубже отмечено сообщество офиур *Ophiecten serriceum* в различных вариантах – с чистым доминированием *O. serriceum* или в сочетании с полихетами-детритофагами (*Praxillura longissima* Arwidsson, 1906, *Maldane sarsi* Malmgren, 1865, *Terebellides* sp., *Chaetozone* cf. *setosa*). На двух станциях *P. longissima* и *M. sarsi* даже превосходили офиур биомассе. По численности на большинстве станций доминировали остракоды и мелкие полихеты – *Micronephthys minuta* и *Ch.* cf. *setosa*. В сообществе *Portlandia aestuariorum* – *Ennucula tenuis* наиболее многочисленными были гидроиды *Halitholus cirratus*, обрастающие раковины этих моллюсков.

В слое 0-5 см были отмечены почти все таксоны (153), в то время как в слое глубже 5 см были встречены только 72. Достоверных различий между пробами 2013 и 2014 гг. методами ANOSIM и PERMANOVA выявлено не было, что позволяет рассматривать их как один массив. Разница в числе видов между слоями в одной пробе составляла, в среднем, 5,6 раз. Различия касались также и количественных показателей: численность и (как правило) биомасса в слое 0-5 см были в среднем выше в 9,5 и 12,8, соответственно (рис. 2). Тем не менее, в трёх пробах биомасса в слое глубже 5 см была равна, а ещё в двух – несколько выше таковой слоя 0-5 см за счет глубоко закапывающихся в грунт крупных детритофагов, а также *Musculus niger* (J.E. Gray, 1824) (крупный экземпляр в одной пробе). Аналогичным образом изменялись и значения индексов биоразнообразия: на рисунке 3 показаны графики для индексов Шеннона и таксономического разнообразия Delta, рассчитанных по численности.

Анализ методом PERMANOVA показал, что структурные различия между населением двух слоёв касались в первую очередь таксономической структуры: при использовании индекса таксономической обособленности Γ Gamma+ в качестве меры дистанции Permanovapseudo-F было равно 11.663. Для данных по численности и биомассе эта величина была также значительной, однако более чем в два раза меньше таковой для индекса Γ Gamma+ (5,0878 и 4,6931, соответственно). При столь большой разнице между слоями в абсолютных значениях численности и биомассы, объясняется это тем, что население слоя глубже 5 см на большинстве станций явля-

лось обеднённым вариантом населения верхнего слоя. То есть, при сократившемся за счет редких форм видовом составе и значительно меньших абсолютных значениях численности и биомассы, относительные значения численности массовых видов были сходны с таковыми подповерхностного слоя. Таким образом, вариация количественной структуры в слое глубже 5 см оказывается «вложена» в таковую верхнего слоя, что и привело к меньшим значениям критерия pseudo-F. Исключение составили немногие станции с высоким развитием зарывающихся детритофагов (см. ниже).

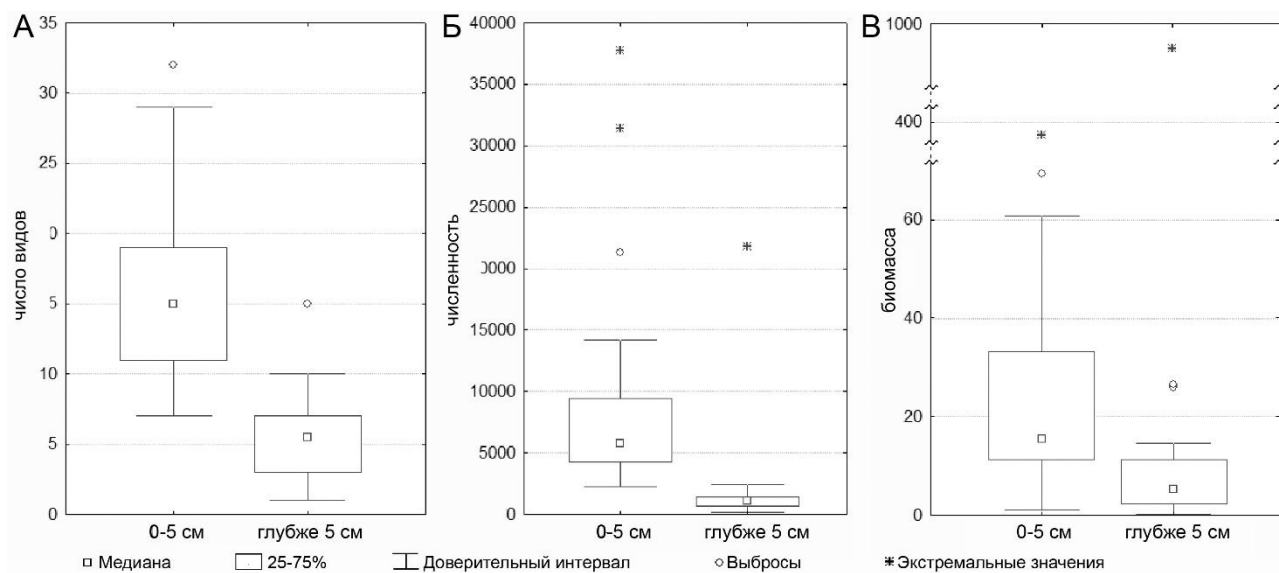


Рис. 2. Диаграммы распределения (А) числа видов, (Б) численности и (В) биомассы по слоям грунта 0-5 см и глубже 5 см.

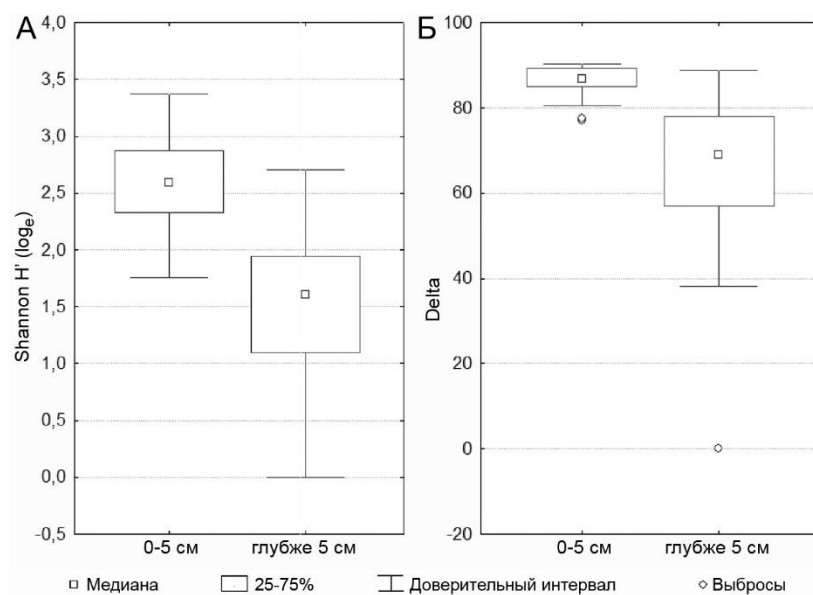


Рис. 3. Диаграммы распределения (А) индекса Шеннона и (Б) таксономического разнообразия Delta по слоям грунта 0-5 см и глубже 5 см.

Видовая структура в слое 0-5 см не отличалась от таковой в пробе в целом. Это видно из совместного анализа данных по слоям и по целым пробам, показавшего отсутствие достоверных различий (Permanovapseudo-F=0,54279 при P=0,895) между подпробами 0-5 см и целыми пробами, образовывавшими единую группу в CAP и MDS. Слой глубже 5 см, напротив, образовал четко отделённую группу, достоверность которой подтверждается методом Permanova (Permanova pseudo – F=16,878).

Анализ методом SIMPER не выявил наличие видов, которые обеспечивали бы основную часть различий между слоями. Напротив, различия обеспечивались присутствием в слое 0-5 см большого количества второстепенных таксонов, вклад каждого из которых по отдельности в дистанцию между группами был невелик (доли процентов – первые проценты).

Сходство между подпробами каждого слоя, напротив, обеспечивали немногие виды. Так, в слое глубже 5 см сходство между станциями группы по количественным показателям обеспечивало небольшое число видов полихет (9 и 8 по численности и биомассе, соответственно). В первую очередь это был наиболее частый вид (встречаемость 77%) – детритофаг *Chaetozone* cf. *setosa* (58% и 65% сходства, соответственно по численности и биомассе). Остальные виды имели встречаемость менее 31%; среди них наибольшее значение имели детритофаги (*Praxillura longissima*, *Maldane sarsi*, *Levinsenia gracilis*, два вида рода *Aricidea*, *Terebellides* sp.) и плотоядные *Micronephthys minuta* (у всех вклад менее чем по 10% сходства).

Сходство между станциями в слое 0-5 см обеспечивало значительно большее число видов (90% сходства – 31 и 18 видов для численности и биомассы, соответственно), относившиеся к различным таксономическим и трофическим группам. Наибольший вклад в сходство между пробами обеспечивали наиболее частые и обильные виды – *Micronephthys minuta* по численности (встречаемость 79%, 22% сходства) и *Ophiocten serriceum* по биомассе (встречаемость 62%, 29% сходства). В отличие от слоя глубже 5 см, большого разрыва по встречаемости и вкладу в сходство между пробами между наиболее частыми и остальными видами не было, распределение этих значений по видам было гораздо более выровненным. Различия в характере встречаемости и вклада видов в сходство между пробами в слоях 0-5 см и глубже 5 см проиллюстрированы таблицей 1.

DistLM-анализ данных по таксономической структуре позволил объяснить до 65% общей вариации в слое 0-5 см связью с такими факторами, как (в порядке уменьшения значения): характер грунта, пространственные координаты, солёность и глубина. При анализе по численности и биомассе процент объясненной общей вариации был сходным, хотя и несколько ниже (61% и 57%, соответственно). Связь с температурой в большинстве тестов была недостоверной. В слое глубже 5 см процент объясненной вариации по всем параметрам был несущественно ниже – на 1-3%; сохранялся и порядок факторов, однако достоверность связи во всех тестах была ниже на порядок.

Очевидно, что, поскольку в большинстве случаев население слоя глубже 5 см – это обеднённый вариант слоя 0-5 см, то меньшая достоверность связи с абиотическими факторами обусловлена меньшим количеством видов и более случайным их распределением; только на станциях с максимальным развитием зарывающихся детритофагов, в особенности крупных (в первую очередь *Praxillura longissima*, *Maldane sarsi*, *Terebellides* sp., *Artacama proboscidea* Malmgren, 1866, *Diplocirrus longisetosus* (Marenzeller, 1890), также *Aricidea* (*Strelzovia*) *quadrilobata* Webster & Benedict, 1887, *Golfingia* sp., *Priapulius caudatus* Lamarck, 1816) население слоя глубже 5 см значимо отличалось от слоя 0-5 см и могло даже превосходить его по количественным показателям.

Таблица 1. Список таксонов с встречаемостью более 20% и их вклад в сходство между пробами в слоях 0-5 см и глубже 5 см.

Таксон	Встречаемость, %	Вклад в сходство между пробами, %	
		по численности	по биомассе
0-5 см			
<i>Micronephthys minuta</i> (Théel. 1879)	79,3	22,13	15,54
<i>Chaetozone</i> cf. <i>setosa</i> Malmgren. 1867	65,5	11,90	12,98
<i>Ophiocten sericeum</i> (Forbes. 1852)	62,1	8,57	28,67
<i>Pholoe</i> sp.	55,2	5,77	2,84
Nematoda gen. sp.	41,4	5,06	1,14
<i>Cossura</i> aff. <i>longocirrata</i> Webster & Benedict. 1887	37,9	2,86	1,26
<i>Levinsenia gracilis</i> (Tauber. 1879)	37,9	1,31	1,00
<i>Akanthophoreus gracilis</i> (Krøyer. 1842)	27,6	1,76	0,68
<i>Ennucula tenuis</i> (Montagu. 1808)	27,6	4,70	7,05
<i>Terebellides</i> sp.	27,6	1,48	1,73
<i>Desmosoma lobipes</i> Kussakin. 1965	24,1	0,90	0,34
<i>Ektonodiastylis nimia</i> (Hansen. 1920)	24,1	0,50	0,17
Ostracoda gen. sp.	24,1	1,16	0,55
<i>Halitholus cirratus</i> Hartlaub. 1913	24,1	10,19	0,07
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède. 1864)	20,7	0,42	0,84
<i>Ischyrocerus</i> sp.	20,7	0,34	0,24
Nemertea gen. sp.	20,7	0,49	0,26
agg. <i>Ophelina cylindrica</i> (Hansen. 1879)	20,7	0,97	0,56
<i>Portlandia aestuariorum</i> (Mosevich. 1928)	20,7	2,69	9,74
<i>Sarsicytheridea bradii</i> (Norman. 1865)	20,7	0,79	0,27
<i>Scoletoma fragilis</i> (O.F. Müller. 1776)	20,7	0,94	1,25
Глубже 5 см			
<i>Chaetozone</i> cf. <i>setosa</i>	76,9	58,29	65,02
<i>Micronephthys minuta</i>	30,8	8,57	5,85
<i>Levinsenia gracilis</i>	30,8	9,50	3,79
Nematoda gen. sp.	23,1	4,39	0,70

Благодарности

Авторы благодарят Г.А. Колючкину (ИО РАН) за плодотворное обсуждение работы.

Список литературы

- Веденин А.А. Донная фауна сибирского сектора Арктики: состав, распределение сообществ, вертикальная зональность: Дисс. канд. биол. наук: 03.02.10. М., 2017. – 214 с.
- Петряшев В.В., Голиков А.А., Шмид М., Рахор А. Макробентос шельфа моря Лаптевых // Фауна и экосистемы моря Лаптевых и сопредельных глубоководных участков Арктического бассейна. Под ред. Б.И. Сиренко. Часть 1. СПб.: ЗИН РАН, 2004. – С. 9-27.
- Anderson M.J., Gorley A.M., Clarke K.R. PERMANOVA+ for PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMER-E: Plymouth, UK. 2008. – 214 p.
- Caballero W., Soto E., Quiroga E. Composition and vertical distribution of metazoan meiofauna assem-

- blages at continental shelf off central Chile // *Latin American Journal of Aquatic Research*. – 2017. – Vol. 43. № 5. – P. 922-935.
- Clarke K.R., Gorley R.N.* PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth. UK, 2006. – 192 p.
- Flach E., Heip C.* Vertical distribution of macrozoobenthos within the sediment on the continental slope of the Goban Spur area (NE Atlantic) // *Marine Ecology Progress Series*. – 1996. – Vol. 141. – P. 55-66.
- Jöst A. B., Yasuharaa M., Okahashia H., Ostmannc A., Arbizuc P. M., Brixd S.* Vertical distribution of living ostracods in deep-sea sediments, North Atlantic Ocean // *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. – 2017. – Vol. 122. – P. 113-121.
- Shirayama Y.* Vertical distribution of meiobenthos in the sediment profile in bathyal, abyssal and hadal deep sea systems of the Western Pacific // *Oceanologica Acta*. – 1984. – Vol. 7. № 1. – P. 123-129.
- Shivarudrappa S. K., Rakocinski C. F., Briggs K. B.* Vertical distribution of macrobenthos in hypoxia-affected sediments of the Northern Gulf of Mexico: applying functional metrics // *Estuaries and Coasts* – 2018. – P. 1-14.

Популяции, сообщества и биоты в изменяющейся морской среде: динамика концепций К.В. Беклемишева и Н.М. Ворониной

Спиридонов В.А.

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, г. Москва

В конце 1950-х – начале 1960-х годов Константин Владимирович Беклемишев, работавший тогда в лаборатории планктона Института океанологии, искал естественные основания для классификации ареалов пелагических организмов. По словам самого Константина Владимировича (лекции по биогеографии океана, слушанные автором данного сообщения в 1979 г.) сотрудничество и общение с гидрофизиками института привело его к идее использовать модель деформационного поля, предложенную австрийским метеорологом и океанологом Альбертом Дефантом (Defant, 1961) и объясняющую характерные масштабы круговоротов и крупномасштабную циркуляцию Мирового океана. Другим источником новой концепции стали морфологический подход к изучению биоценозов и представления о функциональной структуре популяций, развитые отцом К.В. Беклемишева – Владимиром Николаевичем Беклемишевым (1970). В результате были сформулированы концепции поддержания популяций планктонных организмов за счет циркуляции вод и классификации их ареалов, биотопической основы пелагических сообществ и биогеографического районирования океанской пелагиали (Беклемишев, 1969; Беклемишев и др., 1977).

В дальнейшем в сотрудничестве со специалистом по фитопланктону Г.И. Семиной, ихтиологом Н.В. Париным и бентологом А.А. Нейман Беклемишев разработал общую концепцию естественных участков морской среды обитания с биоценотической точки зрения (Беклемишев и др., 1973; Beklemishev et al., 1972). В этих работах была четко проведена та мысль, что чтобы понять распределение организмов, его нужно сравнивать не с отдельными факторами, а с целыми участками среды обитания. Участки же эти «должны представлять собой самостоятельные объекты с точки зрения той физической дисциплины, которая изучает эту среду (например, с точки зрения гидрофизики). Выделять такие участки нужно, используя лишь методы и закономерности соответствующей физической дисциплины, не привлекая на этом этапе работы биологические признаки» (Беклемишев и др., 1973, с. 7). В дальнейшем сопоставляя распределение видов с выделенными естественными участками среды, можно понять, какие из них более биологически значимы и представляют собой станции для отдельных популяций, биотопы для сообществ живых организмов и области обитания целых биот. «Весь Мировой океан может быть представлен как стройная система биотопов, в соответствии с которой находится закономерное строение морских биоценозов и распределение слагающих эти сообщества видов» (Беклемишев и др., 1973, с. 8). Упрощенное представление о соответствии естественных участков обитания популяциям и сообществам организмов различных биологических групп (жизненных макроформ) – планктона, бентоса и нектона дано в Табл. 1. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что для организмов нектона, подвижных по отношению к естественным участкам среды в качестве биотопов сообществ и основ ареала популяций возможны практически все комбинации типов водных масс и циркуляций.

После перехода в 1969 г. на кафедру зоологии беспозвоночных Московского университета, К.В. Беклемишев организует исследования биотопической основы распределения донных организмов в совершенно ином, чем океанический масштаб – масштабе Белого моря (Семина, Бек, 2018), внутреннего морского бассейна. Вместо первичных и вторичных водных масс океана структуру донного населения здесь определяют региональные водные массы и их модификации, глубинная, промежуточная и поверхностная, контактирующие с дном на разных глубинах (Беклемишев и др., 1980). Безвременный уход из жизни в 1983 г. не позволил Константину Владимировичу продолжить свой масштабный проект и построить полную иерархическую систему

морских биотопов от крупномасштабных океанских круговоротов до заливов региональных морей.

Таблица. 1. Естественные участки морской среды и формирование биотопов, основ ареала популяций и зон выселения морских организмов (по: Беклемишев, 1969; Беклемишев и др., 1973). БС – биотоп сообщества, ЗВ – зона выселения; ОАП – основа ареала популяции.

Биологическая группа	Гидрофизическая основа		
	Водные массы крупномасштабных круговоротов	Трансформированные водные массы сред- немасштабных круго- воротов нейтральных областей	Прибрежные вод- ные массы/ цирку- ляции
Океанический планктон	БС и ОАП	ЗВ	
Дальне- неритический планктон	ЗВ	БС и ОАП	ЗВ
Неритический планктон		ЗВ	БС и ОАП
Сессильный бентос	+ участок морского дна абиссали и/ или подводных поднятий – БС и ОАП	+ участок морского дна батииали и/ или нижней сублиторали – БС и ОАП	+ участок морского дна сублиторали – БС и ОАП
Мигрирующий бентос		+ участок морского дна – ОАП	
Нектон	БС и ОАП		
	БС и ОАП		
		БС и ОАП	
	БС и ОАП		
			БС и ОАП
	ОАП		

В последующие годы преимущественное развитие получила та часть наследия В.Н. и К.В. Беклемишевых, которая была связана с функциональной структурой популяций морских организмов. Это было связано с ее прикладными аспектами и приложением, в первую очередь к организмам нектона (кальмары) и донные животным с пелагической личинкой, таким как крабы и крабоиды.

В гораздо меньшей степени развивался морфологический подход к морским биотопам. Здесь можно отметить работы В.Н. Семенова (1988) по морфологической классификации биотопов баренцевоморских губ. Если же говорить об океанических масштабах, то даже в самых поздних вариантах иерархической системе морских биотопов К.В. Беклемишева и его коллег отсутствовала детализация для Северного Ледовитого и Южного океанов. Объем данного сообщения не позволяет подробно останавливаться на обоих случаях. Отметим только, что по Арктическому бассейну только недавно были обобщены данные, позволяющие представить биотопическую структуру планктонных сообществ (Кособокова, 2012). Для арктических шельфов большое значение имеет работа Э. Кармака и П.Ф. Вассмана, в которой естественной основой деления является отношение шельфа к адвекции атлантических или тихоокеанских вод, в соответствии с которым они подразделяются на входные (inflow), выходные (outflow) и внутренние (inferior) (Carmack, Wassmann, 2006).

Биотопический подход, развитый К.В. Беклемишевым, был применен его коллегой по Институту океанологии Натальей Михайловной Ворониной (1984) для объяснения того, как устроена не имеющая аналогов по своим характеристикам экосистема Южного океана. По этим представлениям массовые производители вторичной продукции, связывающие высокую первичную продуктивность вод Антарктики с многочисленными позвоночными потребителями (создающими образ необыкновенного богатства антарктических вод), крупные копеподы, такие как антарктические *Calanidae* и *Rhincalanus gigas*, с одной стороны, и антарктический криль (*Euphausia superba*), с другой, имеют разные основы ареалов. Если у первых основа ареала заключена в кольцевом Антарктическом циркумполярном течении, то для второго имеют значение, в первую очередь, приматериковые циркуляции. Иными словами, распространение антарктического криля может быть отнесено к дальне-неритическому типу (Spiridonov, 1996) и, как таковое, также находит свое место в классификации К.В. Беклемишева. В то же время Антарктическое циркумполярное течение обеспечивает связность локальных группировок криля в единую суперпопуляционную систему (еще одно полезное понятие, введенное В.Н. Беклемишевым и широко использовавшееся К.В. Беклемишевым).

Работы по морской биогеографии К.В. Беклемишева не остались без внимания в мире. В то же время внимательное прочтение немногих фундаментальных монографий по биогеографии пелагиали, вышедших после его публикаций (Spoel, Heyman, 1983; Longhurst, 1998) показывает, что подход, основанный на параллельном выделении и классификации естественных участков морской среды и изучении распределения организмов их сообществ с их последующим сопоставлением, оказался непонятым зарубежными авторами, которые сочли биогеографию К.В. Беклемишева просто одним из вариантов районирования, основанного на эмпирическом сравнении ареалов.

В России работы К.В. Беклемишева и его коллег, в частности Н.М. Ворониной оказали и продолжают оказывать большое влияние на морские биологические исследования, однако в большей степени в плане осмысления какого-то конкретного материала. Трудно назвать какие-либо появившиеся в последние десятилетия значимые теоретические концепции в области морской биогеографии и экологии, которые отталкивались (пусть дискуссионно) бы от беклемишевских идей и/или были бы сопоставимы с ними по уровню логической завершенности и общности.

Идеи К.В. Беклемишева – например, картографирование биотопической основы сообществ реализуются сейчас, например, т.н. *habitatand / orseascapesmapping*. Много было переоткрыто в бурно размножающихся дисциплинах, таких как *conservationecology* (Roff, Zacharias, 2011). В то же время в этой области происходит такое смешение понятий биологических и понятий, взятых из наук о морской абиотической среде, что Профессор (с большой буквы, как называли Константина Владимировича на кафедре зоологии беспозвоночных МГУ) наверно бы очень удивился и прокомментировал эту ситуацию с присущим ему в таких случаях сарказмом. Так, например, понятие биотоп, фактически оказалось отождествлено с биоценозом, что, наверно, само по себе не является проблемой, если такая трансформация осознана (Olenin, Ducrotoy, 2006). Но процесс расплывания значения слов (уже и не терминов вовсе), используемых для описания биологических явлений в море, идет дальше, и вот слово *habitat*, которое обычно переводится на русский язык как местообитание, в документах ряда организаций, таких как Международный совет по исследованию морей (ICES) замещает слово биотоп даже в его новом понимании и обозначает уже все, что угодно. Конечно, затевать борьбу с этим процессом – все равно, что воевать с ветряными мельницами. Но если мы хотим на новом уровне осмыслить теоретически весь тот огромный объем фактов о распределении жизни в океанах и морях, добытый наукой в последние годы, нам неизбежно понадобится терминологическая строгость и логическая продуманность понятий, использовавшихся К.В. Беклемишевым.

Благодарности

Работа поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований 18-05-60053 «Бентос шельфа морей западного сектора Российской Арктики как индикатор состояния морских экосистем в современных условиях».

Список литературы

- Беклемишев В.Н.* Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 502 с.
- Беклемишев К.В.* 1969. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука. 291с.
- Беклемишев К.В., Нейман А.А., Парин Н.В., Семина Г.И.* 1973. Естественные участки морской среды обитания с биоценотической точки зрения. // Труды ВНИРО. Т.84. С.7–31.
- Беклемишев К.В., Пантюлин А.Н., Семенова Н.Л.* 1980. Биологическая структура Белого моря. II. Новые данные о вертикальной зональности Белого моря // Биология Белого моря. Труды Беломорской биологической станции МГУ. Т. 5. М.: Изд-во МГУ. С.8–19.
- Беклемишев К.В., Парин Н.В., Семина Г.И.* 1977. Биогеография океана. Пелагиаль // Океанология. Биология океана. Т.1. Биологическая структура океана. Отв. ред. М.Е. Виноградов. М.: Наука. С.219–261.
- Воронина Н.М.* 1984. Экосистемы пелагиали Южного океана. М.: Наука. 220 с.
- Кособокова К.Н.* 2012. Зоопланктон Арктического бассейна. Структура сообществ, экология, закономерности распределения. М.: Геос. 271 с.
- Семенов В.Н.* 1988. Систематика и экология морских бассейнов Севера на разных этапах изоляции. Апатиты: Кольский филиал АН СССР. 46 с.
- Семина Г.И., Бек Т.А.* 1999. Константин Владимирович Беклемишев (1928 – 1983) // IV научная конференция Беломорской биологической станции. М.: Изд-во Беломорской биологической станции Московского ун-та. С. 3–5.
- Beklemishev C.W., Neyman A.A., Parin N.V., Semina G.I.* Le biotope dans le milieu marin // Marine Biology. Vol.15. P.57–73.
- Carmack E., Wassmann P.F.* 2006. Food webs and physical-biological coupling on pan-Arctic shelves: unifying concepts and comprehensive perspectives // Progress in Oceanography. Vol.71. P.446–477.
- Defant A.* 1961. Physical oceanography. Oxford: Pergamon Press. Vol.1. 729 p. Vol.2. 598p.
- Longhurst A.* 1998. Ecological geography of the Sea. London: Academic Press. 398 p.
- Olenin S., Ducrotoy J.-P.* 2006. The concept of biotope in marine ecology and coastal management // Marine pollution Bulletin. V. 53. P.20–29.
- Roff J., Zacharias M.* 2011. Marine conservation ecology. London, UK/Washington DC: Earthscan. 450 p.
- Spiridonov V.A.* 1996. A scenario of the Late-Pleistocene – Holocene changes in the distributional range of Antarctic krill, *Euphausia superba* // P.S.Z.N. Marine Ecology. Vol.17(1-3). P.519–541.
- Spoel S. van der, Heyman P.R.* 1983: A comparative atlas of Zooplankton. Biological patterns in the oceans. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, N. Y., Tokyo; 186 pp.

Морские биотопы и потенциальные биологические ресурсы Арктики

Спиридонов В.А., Залота А.К.

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, г. Москва

Фундаментальный вопрос оценки биологических ресурсов Мирового океана, требующий глубокого понимания организации и функционирования популяций морских организмов и морских экосистем, состоит в том, какая часть биологической продукции на тех или иных трофических уровнях в тех или частях океана и морях и в какой форме может быть использована человеком без подрыва производящих способностей морских экосистем и снижения их разнообразия. Морские экосистемы Арктики и связанные с ними биологические ресурсы чрезвычайно различны. И если пограничные районы Арктики, такие как Баренцево, Берингово моря и шельф Гренландии входят в число высокопродуктивных районов Мирового океана, где существует развитое рыболовство, которое уже должно рассматриваться как неотъемлемый компонент региональной экосистемы, то для внутренних шельфовых арктических морей испокон веков было характерно использование прибрежных ресурсов относительно немногочисленным местным населением, ведущим традиционный образ жизни. Более открытые части этих морей никогда не были промысловыми районами. Однако глобальная ситуация меняется.

Начиная с конца XX века в Арктике прослеживается тенденция к повышению температуры воздуха (значительно сильнее выраженная, чем в средних широтах), сокращению ледовитости, уменьшения средней толщины льда для зимы и лета и доли многолетних льдов в ледяном покрове (IPCC, 2013; Hunt et al., 2016). Природа арктического климата циклична, и то, как текущая тенденция климатических изменений, связанная с ростом средней температуры воздуха на планете, будет накладываться на не до конца понятые исследователями циклы, не опишет ни одна модель. В то же время большинство экспертов соглашаются, что в ближайшие годы продолжится усиление адвекции атлантических и, возможно, тихоокеанских вод в Северный Ледовитый океан, сокращение летнего ледяного покрова и увеличение продолжительности сезона открытой воды и уменьшение количества многолетнего льда в Арктике (IPCC, 2013; Hunt et al., 2016). Это ставит вопрос о том, что произойдет с экосистемами морей, традиционно не считающихся продуктивными, такими как Карское (Зенкевич, 1963; Романкевич, Ветров, 2000) и с более продуктивными, но осваивавшимися только традиционным промыслом, таких как Чукотское. Ряд работ прогнозируют значительное изменение географии рыболовства, в т.ч. его расширение в Арктике (Cheung et al., 2010). Другие исследователи высказывают более сдержанную позицию (Naug et al., 2017). В связи с интересами ряда стран к использованию биологических ресурсов за пределами зон национальных юрисдикций создается международная организация по управлению рыболовством в Арктике, а участники соглашения, в т.ч. Россия договариваются о введении моратория на промысел за пределами исключительных экономических зон в Северном Ледовитом океане, до того, как научные исследования позволят оценить ресурсы и возможности их экологически безопасной эксплуатации в этих водах.

Для морей Сибирского шельфа и, в меньшей степени, Чукотского моря характерна невысокая биомасса донных рыб, но биомасса бентоса может быть от умеренной до высокой (особенно в Чукотском море) (Сиренко и др., 2009; Датский, 2014; Экологический атлас Карского моря, 2016; Экологический атлас моря Лаптевых, 2017). Происходящие климатические изменения приводят и к появлению потребителей этих ресурсов, в частности, в лице краба-стригуна опилю (*Chionoe cetesopilio*). В Чукотском море этот вид образует популяцию на границе естественного ареала (Слизкин и др., 2007), в то время как на другом конце российской Арктики происходит беспрецедентная инвазия краба-стригуна в Баренцевом и Карском морях (Краб-стригун опилю, 2016; Zalota et al., 2018). Таким образом, впервые в морях Сибирского шельфа появляется про-

мысловый вид донных беспозвоночных. Это делает в высшей степени актуальной оценку промыслового потенциала этих морей и подхода к его экологически безопасному использованию.

Оценка ресурсного потенциала арктических морей в условиях меняющегося климата невозможна без понимания биотопической основы арктической морской экосистемы. Биотопическая основа сообществ морских организмов задается структурой и циркуляцией водных масс, их контактом с дном и ледовым режимом (Беклемишев и др., 1973). Естественной основой классификации арктических шельфов является отношение того или морского бассейна к адвекции атлантических или тихоокеанских вод, в соответствии с которым шельфы подразделяются на входные (inflow), испытывающие адвекцию атлантических или тихоокеанских вод, выходные (outflow), через которые происходит сток арктических поверхностных вод, и внутренние (inferior), которые часто бывают подвержены воздействию обширного речного стока (Carmack, Wassmann, 2006). Атлантические воды поступают в пределы Арктики как через шельф Баренцева моря, так и через пролив Фрама между Гренландией и архипелагом Шпицберген и в дальнейшем циркулируют в промежуточных слоях в области глубоководных котловин и подводных хребтов Северного Ледовитого океана. Через трог Карского моря и континентальный склон моря Лаптевых трансформированные атлантические воды поступают и в моря Сибирского шельфа. Адвекция тихоокеанских вод в Северный Ледовитый океан осуществляется через шельф Чукотского моря (Carmack, Wassmann, 2006).

Наиболее продуктивные районы, являющиеся традиционными районами рыболовства, такие как Баренцево море и шельф юго-западной Гренландии находятся в области входных шельфов. Адвекция постоянно пополняет запас биогенных элементов, а зимнее перемешивание и формирование стратификации весной создают условия для мощного развития фитопланктона. Наличие промежуточных звеньев пищевой цепи, таких как обильные популяции крупных копепод рода *Calanus*, эвфаузиид, пелагических амфипод (*Themisto* spp.) и пелагических рыб (сельдь, мойва, сайка) делает эффективным перенос энергии на высшие трофические уровни, занятые хищными рыбами, в частности треской и пикшей, морскими птицами и млекопитающими. В районах активного весеннего (приледового) цветения значительный поток первичной продукции направлен на дно и используется бентосом (Денисенко, 2013). К конечным трофическим звеньям этой донной пищевой цепи (донным рыбам, включая пикшу) в Баренцевом море в последние десятилетия добавился краб-стригун. Для экосистемы юго-западного шельфа Гренландии этот краб является местным видом. Шельф Чукотского моря, также относящийся к входным шельфам, казалось бы, являет иную картину: ресурсы для судового рыбного промысла здесь далеко не столь богаты, как в соседнем Беринговом, Баренцевом море и на юго-западе Гренландии и практически не используются. Причины этого могут заключаться в особенностях популяций организмов промежуточных трофических уровней (таких как эвфаузииды) и большей зависимости обилия кормовых организмов от изменчивого притока тихоокеанских вод. Кроме того, небольшие глубины и особенности океанографических условий могут препятствовать формированию миграционных циклов самостоятельных популяций промысловых рыб (таких как тихоокеанская треска и минтай), таким образом, что их численность в значительной степени зависит от миграции или заноса личинок из Берингова моря через Берингов пролив. В условиях относительно мелководья, значительная часть первичной продукции поступает на дно, способствуя формированию богатого бентоса (Сиренко и др., 2010), который является кормовым ресурсом для морских млекопитающих бентофагов (таких как тихоокеанский морж, морской заяц и серый кит) и морских уток. В число потребителей бентоса здесь входят и крабы, в частности, краб-стригун, образующий обильную популяцию. Моржи, серые киты являются, в свою очередь, объектом традиционной морской охоты коренных жителей побережья Чукотского моря. Чукотка – единственный регион в России, для которого промысел морских млекопитающих жизненно важен и незаменим для жизнеобеспечения и сохранения культурной идентичности коренных народов, чукчей и эскимосов (юпик).

Районы внутренних шельфов и глубоководные районы Арктического бассейна являются в целом малопродуктивными в силу постоянной стратификации, препятствующей обновлению запаса биогенных элементов в продуктивном слое, даже при их наличии в нижележащих слоях. В то же время в области поднятия атлантических вод, поступающих на Сибирский шельф через тропы Карского моря и над кромкой шельфа моря Лаптевых ситуация может быть иной. Поступление биогенных элементов, приносимых атлантическими водами, температурные условия, а также импорт организмов атлантического происхождения, являющихся промежуточными звеньями трофической цепи (эвфаузиид и *Calanus finmarchicus*) могут способствовать формированию относительно продуктивной зоны, где эта вторичная продукция будет потребляться сайкой (*Coreogadus saida*), основным видом рыб Арктики, создающим кормовую базу для морских птиц, белухи, нерпы и белого медведя. Имеются данные, показывающие, что в районах, испытывающих влияние опреснения, сроки нереста сайки сдвинуты на более ранние месяцы года, что позволяет малькам достичь большего размера и способности избегать выедания разнообразными хищниками (морские птицы, взрослая сайка и др.) к осени (Bouchard, Fortier, 2011). Иными словами, сайка в таких бассейнах, как море Лаптевых с его полыньями, в настоящее время находится в близких к оптимальным условиям воспроизводства. Некоторое потепление и более ранние сроки распада льда, скорее всего, будут приводить к еще большей эффективности размножения и увеличению биомассы *B. saida* (хотя, возможно, временным), как это произошло в последние годы в Канадской Арктике (Bouchard et al., 2017).

В то же время можно предполагать, что даже если увеличение вторичной продукции счет сайки и произойдет, оно может быть естественным образом эффективно использовано организмами высшей звеньев арктической экосистеме. Работая на сохранение биологического разнообразия это гораздо более послужит общему благу, нежели неочевидное с точки зрения экономических выгод расширение промышленного рыболовства на высокоширотную Арктику.

Если обратиться к ресурсам краба-стригуна в его естественном и инвазионном ареале в Арктике, то необходимо отметить, что в Баренцевом море они уже активно используются. С 2016 г. открыт промысел этого вида в исключительной экономической зоне России. Промысла в Чукотском море нет, поскольку его организация является дорогостоящим делом, а экономическая рентабельность пока неочевидна. Западная часть Карского моря, в которой формируется популяция краба (Залота, 2017; Zalota et al., 2018) также относится к входным шельфам, поэтому роль иммиграции (через занос личинок с баренцевоморскими водами и миграцию взрослых особей) несомненно продолжает играть роль в формировании карской популяции (Zalota et al., 2018). Если обитание крабов-стригунов в Арктике по не совсем еще выясненным причинам действительно ограничивается входными шельфами, то восточный (к востоку от меридиана Енисея) сектор Карского моря с его условиями внутреннего шельфа может стать естественным пределом распространения вида. Станет ли популяция вида в западной части Карского моря независимой от баренцевоморской, насколько велика окажется ее численность и сформируется ли в Карском море запас, позволяющий вести экономически рентабельный промысел – на эти вопросы должны дать ответы продолжающиеся исследования ИО РАН в Карском море.

Благодарности

Работа поддержана грантом РФФИ № 18-05-70114 «Потенциал и вопросы устойчивого использования донных биологических ресурсов в морских экосистемах Арктики, не подвергавшихся ранее значительному промысловому воздействию».

Список литературы

Беклемишев К.В., Нейман А.А., Парин Н.В., Семин Г.И. 1973. Естественные участки морской среды обитания с биоценотической точки зрения. // Труды ВНИРО. Т.84. С.7-31.

- Датский А.В. 2015. Ихтиофауна Чукотского моря и перспективы ее промыслового использования // Вопросы ихтиологии. Т.55. №2. С.65.
- Денисенко С.Г. 2013. Биоразнообразие и биоресурсы макрозообентоса Баренцева моря. СПб: Наука. – 282 с.
- Залота А.К. 2017. Чужеродные виды десятиногих ракообразных () в морях России и сопредельных водах. Автореф. дисс. к.б.н. М.: ИО РАН. 24 с.
- Зенкевич Л.А. 1963. Биология морей СССР. М.: Советская наука. 738 с.
- Краб-стригун опилио в Баренцевом и Карском морях. 2016. Коллектив авторов. Отв. ред. К.М. Соколов. Мурманск: ПИНРО. 240 с.
- Романкевич Е.А., Ветров А.А. 2000. Цикл углерода в арктических морях России. М.: Наука. 302 с.
- Сиренко Б.И., Денисенко С.Г., Гагаев С.Ю., Петряшев В.В. 2009. Донные сообщества Чукотского моря глубже 10 м // Экосистемы и биоресурсы Чукотского моря и сопредельных акваторий. Исследования фауны морей. Вып.64(72). СПб: Зоологический ин-т РАН. С.32–57.
- Слизкин А.Г., Федотов П.А., Хен Г.В. 2007. Пространственная структура поселений и некоторые особенности биологии краба-стригуна опилио в российском секторе Чукотского моря // Морские промысловые беспозвоночные и водоросли. Биология и промысел. К 70-летию со дня рождения Б.Г. Иванова. М.: ВНИРО. С.144-157.
- Экологический атлас. Карское море. 2016. Составитель и научный редактор А.И. Исаченко. М.: ООО «Арктический научный центр». 303 с.
- Экологический атлас. Море Лаптевых. 2017. Составитель и научный редактор А.И. Исаченко. М.: ООО «Арктический научный центр». 303 с.
- Bouchard C., Fortier L. 2011. Circum-arctic comparison of the hatching season of polar cod *Boreogadus saida*: A test of the freshwater winter refuge hypothesis // Progress in Oceanography // 90 (2011) 105–116
- Bouchard C., Geoffroy M., LeBlanc M., Majewski A. Gauthier S., Walkusz W., Reist J.D., Fortier L. 2017. Climate warming enhances polar cod recruitment, at least transiently// Progress in Oceanography. Vol. 156 (2017) 121-129.
- Carmack E., Wassmann P.F. 2006. Food webs and physical-biological coupling on pan-Arctic shelves: unifying concepts and comprehensive perspectives // Progress in Oceanography. Vol.71. P.446-477.
- Cheung W.W.L., Lam V.W.Y., Sarmiento J. L., Kearney K., Watson R., Zeller D., Pauly D. 2010. Large-scale redistribution of maximum fisheries catch potential in the global ocean under climate change // Global Change Biology. Vol.16. P.4–35.
- IPCC. 2013. Climate change 2013: The physical science basis // T.F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, et al. (Eds.), Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, UK and New York, NY: Cambridge University Press 1535 p.
- Haug T., Bogstad B., Chierici M., Gjøsæter H., Hallfredsson E.H., Høines Å., Hoela A.H., Ingvaldsen R., Jørgensen L.L., Knutsen T., Loeng H., Naustvoll L.-J., Røttingen I., Sunnanå K. 2017. Future harvest of living resources in the Arctic Ocean north of the Nordic and Barents Seas: A review of possibilities and constraints // Fisheries Research. Vol.188. P.38-57.
- Hunt Jr. J.L. Drinkwater K.F., Arrigo K., Berge J., Daly K.L., Danielson S., Daase M., Hop H., Isla E., Karnovsky N., Laidre K., Mueter F.J., Murphy E.J., Renaud P.E., Smith Jr. W.O., Trathan P., Turner J., Wolf-Gladrow D. 2016. Advection in polar and sub-polar environments: Impacts on high latitude marine ecosystems // Progress in Oceanography. Vol.149. P.40-81.
- Zalota A.K., Spiridonov V.A., Vedenin A.A. 2018. Development of snow crab *Chionoecetes opilio* (Crustacea: Decapoda: Oregonidae) invasion in the Kara Sea // Polar Biology doi.org/10.1007/s00300-018-2337-y.

ПРИЛОЖЕНИЕ / ANNEX

Содержание тома I (IV) /

Table of contents for Volume I (IV)..... i

Содержание тома II (IV) /

Table of contents for Volume II (IV)..... vii

Содержание тома III (IV) /

Table of contents for Volume III (IV)..... xiii

Содержание тома IV (IV) /

Table of contents for Volume IV (IV).....xxii

Том I (IV) / Volume I (IV)

СОДЕРЖАНИЕ / CONTENTS

ПРОГРАММА КОНФЕРЕНЦИИ / CONFERENCE PROGRAMME

ТЕЗИСЫ / ABSTRACTS

РАЦИОНАЛЬНОЕ ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЕ / ENVIRONMENTAL MANAGEMENT

Выявление опасных природных факторов региона - залог устойчивого развития его прибрежно - морской экосистемы (на примере п-ова Икакос, Куба) Дунаев Н.Н.	32
Identification of natural hazards of the region is a guarantee of sustainable development of its seacoast ecosystem (through the example of the Hicacos Peninsula, Cuba) Dunaev N.N.	36
Применение беспилотных летательных аппаратов микрокласса в комплексных исследованиях побережий Барымова А.А., Кокорин А.И., Гизатулин Т.М.	40
Microclass drone usage in integrated coastal research Barymova A.A., Kokorin A.I., Gizatulin T.M.	44
Пилотная система онлайн биомониторинга и оперативной биоиндикации водной среды: технология и опыт двух лет испытаний в прибрежье Баренцева моря Гудимов А.В., Бурдыгин А.И., Комарова Е.П.	48
A pilot system of online biomonitoring and immediate bioindication of the aquatic environment: technology and experience of two years testing in the coastal area of the Barents Sea Gudimov A., Burdygin A., Komarova E.	53
Ландшафтное картографирование субаквальных геосистем как основа для рационального природопользования и охраны окружающей среды Дорохов Д.В., Дорохова Е.В.	55
Landscape mapping of the subaquatic geosystems as the base for nature rational management and conservation Dorokhov D.V., Dorokhova E.V.	59
Применение комбинированного DPSIR и SAF подхода для адаптивного управления прибрежной эрозией (на примере пляжей в Монте Эрмосо и Пеуэн Ко (Аргентина)) Семеошенкова В.С., Плинк Н.Л., Ньютон А.	63

Application of the combined DPSIR and SAF approach for the adaptive management of coastal erosion (on the example of beaches in Monte Hermoso and Pehuen Co (Argentina)) Semeoshenkova V., Plink N., Newton A.	68
Изучение активности морских аборигенных углеводородокисляющих микроорганизмов при низких и отрицательных температурах Сережкин И.Н., Ламова Я.А., Шестаков А.И.	72
Study of the activity of marine indigenous hydrocarbon-oxidizing microorganisms at low temperatures Serezhkin I.N., Lamova Ia.A., Shestakov A.I.	76
Методические подходы к созданию карт экологической чувствительности морских берегов Ермолов А.А.1, Илюшин Д.Г.2, Кизяков А.И.	79
Methodical approaches to creating maps of environmental sensitivity of marine shores Ermolov A.A., Ilyushin D.G., Kizyakov A.I.	84
Аспекты картографирования чувствительности побережий Кольского п-ва к нефтяному загрязнению Калинка О.П.	88
Aspects of sensitivity mapping of the Kola Peninsula coasts to oil pollution Kalinka O.P.	92
Динамика и прогноз развития берегов острова Матуа (Центральные Курилы) как факторы хозяйственного освоения Кузнецов М.А., Луговой Н.Н., Беляев Ю.Р., Иванов А.Н.	95
Dynamics and forecast of the development of shores Matua Island (Central Kurils) as factors of economic development Kuznetsov M., Lugovoy N., Belyaev Y., Ivanov A.	100
Современный рифовый аквариум в образовательном процессе Барсуков М.И., Крылова И.Д.	104
Modern reef aquarium in the educational process Barsukov M.I., Krylova I.D.	107
Белое море – акватория для изучения морской биолуминесценции Исмаилов А.Д., Алескерова Л.Э., Аленина К.А., Захарчук Л.М., Лобакова Е.С., Татаринова Н.Ю.	109
White sea – area for marine bioluminescence investigation Ismailov A., Aleskerova L., Alenina K., Zakharchuk L., Tatarinova N., Lobakova E.	113
Флуориметр с импульсной модуляцией интенсивности возбуждающего света для определения дефицита минерального питания природного фитопланктона по параметрам флуоресценции хлорофилла Конюхов И.В.	117
A pulse-modulated fluorimeter for diagnostics of mineral deficiency in natural phytoplankton via chlorophyll fluorescence Konyukhov I.	121
Причина колебаний численности каспийских и беломорских тюленей Люшвин П.В.	124
Reason of fluctuations of number Caspian and belomorskikh seals Lyushvin P.V.	127

Интенсивность седиментационного самоочищения вод Азовского моря от свинца и кадмия Буфетова М.В.	129
Intensity of sedimentation self-purification of waters of the Azov sea from lead and cadmium Bufetova M.V.	133

ГИДРОЛОГИЯ / HYDROLOGY

Формирование ледяного покрова на реках Ленского бассейна Агафонова С.А., Колий В.М.	138
Formations of ice cover on the rivers of the Lena basin Agafonova S.A., Koliy V.M.	142
Приливные устья – уникальное учебное пособие для студентов-гидрометеорологов Алабян А.М.	146
Tidal estuaries - a unique educational tool for hydrometeorological students Alabyan A.	150
Сток рек арктической зоны Европейской части России и его многолетняя и сезонная изменчивость Мироненко А.А., Фролова Н.Л.	153
Long-term and seasonal variability of Russian Arctic's European territory rivers runoff Mironenko A.A., Frolova N.L.	156
Исследования содержания биогенных элементов в Можайском водохранилище в летний период 2018 года Иванов В.А., Ерина О.Н., Соколов Д.И., Ефимова Л.Е.	158
The studies of nutrient elements Mozhaysk reservoir summer 2018 Ivanov V.A., Erina O.N., Sokolov D.I., Efimova L.E.	162
Оценка притока воды в Белое море с территории бассейнов рек Онеги и Северной Двины на основе модели формирования стока Крыленко И.Н., Голосной Д.А., Жук В.А.	163
Estimation of water inflow into the White Sea from the Onega and Northern Dvina river basins based on the runoff formation model Krylenko I.N., Golosnoy D.A., Zhuk V.A.	168
Моделирование характеристик затопления в узле слияния рек Сухона и Юг при прохождении расхода воды малой обеспеченности Сазонов А.А., Крыленко И.Н., Семенова Н.К., Гельфан А.Н., Амербаев А.Н.	172
Modeling of flooding characteristics in the junction of the Sukhona and Yug rivers during the passage of low probability water discharge Sazonov A., Krylenko I., Semenova N., Gelfan A., Amerbayev A.	176
Прогнозирование сезонного стока рек бассейна Дона в условиях меняющегося климата: проблемы и решения Илич В.П., Харламов М.А., Киреева М.Б., Сазонов А.А., Михайлюкова П.Г.	180

Forecasting the seasonal flow of the Don Basin rivers in a changing climate: problems and solutions	
Ilich V.P., Kharlamov M.A., Kireeva M.B., Sazonov A.A., Mikhailukova P.G.	183
Особенности движения приливных волн разной величины по руслам малых рек бассейна Белого моря (на примере рек Сёмжа и Кянда)	
Панченко Е.Д.	186
Features of tidal wave movement along small rivers the White sea basin (the Semzha and the Kyanda)	
Panchenko E.D.	189
Гидродинамические особенности распространения приливных волн в устьях крупных рек бассейна Белого моря	
Медин А.М.	191
Hydrodynamic features of the propagation of tidal waves in the mouths of large rivers belong to the White Sea basin	
Medin A.	195
Изменения водного режима и сезонного стока рек Русского Севера в современных климатических условиях	
Киреева М.Б., Рец Е.П., Самсонов Т.Е., Телегина Е.А.	196
Changes in the water regime and seasonal flow of the rivers of the Russian European North in modern climatic conditions	
Kireeva M.B., Rets E.P., Samsonov T.E., Telegina E.A.	202
Динамика воды, солей, взвешенных наносов в верхней части макроприливных эстуариев Мезени и Кулоя	
Демиденко Н.А., Одоев Л.С., Льюменс Л., Льюменс М.	208
Water, salinity, suspended sediment dynamics in the upper part of the macrotidal Mezen and Kuloy Estuaries	
Demidenko N.A., Odoyev L.S., Leummens L., Leummens M.	213
Оценка приливных колебаний уровня в Хатангском заливе моря Лаптевых	
Куликов М.Е., Медведев И.П., Архипкин В.С., Кондрин А.Т.	217
Вертикальная стратификация водоемов Кандалакшского залива на разных этапах отделения	
Иванова И.Н., Колесов С.В., Бегун М.А., Комарова А.П., Прядун В.В.	220
The vertical stratification of water bodies of the Kandalaksha Bay at different stages of separation	
Ivanova I.N., Kolesov S.V., Begun M.A., Komarova A.P., Prydun V.V.	225
Влияние интенсивности снегопадов и строения и структуры снежной толщи на водотоках на её теплопроводности и интенсивности намерзания льда и вероятности заторов на этих водотоках	
Фролов Д.М.	229
Influence of snowfall intensity and snow cover structure and texture on the watercourses on its heat conductivity and ice freezing intensity and ice blockage danger on these watercourses	
Frolov D.M.	234

Проникновение осолоненных вод в дельту Северной Двины: натурные наблюдения и моделирование	
Лебедева С.В., Панченко Е.Д., Аракельянц А.Д.	239
Seawater intrusion into the Northern Dvina delta: field observations and modeling	
Lebedeva S., Panchenko E., Arakelyants A.	244
Содержание биогенных и органических веществ в озерах Керженского заповедника	
Ефимов В.А., Вилимович Е.А., Ерина О.Н., Соколов Д.И., Ефимова Л.Е.	248
Nutrients concentrations and organic substances content in water of Kerzhensky Natural Reserve lakes	
Efimov V.A., Vilimovich E.A., Erina O.N., Sokolov D.I., Efimova L.E.	248

ПОДВОДНОЕ КУЛЬТУРНОЕ НАСЛЕДИЕ / SUBAQUATIC CULTURAL HERITAGE

Изучение и сохранение подводных объектов материальной культуры как научная проблема	
Фазлуллин С.М.	250
Educational Activities in the Field of Underwater Archaeology at ICUA Zadar, Croatia	
Bekić L.	254
Опыт изучения объектов подводного культурного наследия на дне рек и озер	
Степанов А.В.	258
Юридические аспекты изучения и сохранения объектов подводного культурного наследия	
Анисимов И.О.	262
Литохимический подход к атрибуции фрагментированной керамики	
Горлов И.О.	267
Lithochemical approach to the attribution of fragmented ceramics	
Gorlov I.	270
Морское культурное наследие в университетах Великобритании: подходы к подготовке специалистов	
Николаев И.Р.	273
Maritime cultural heritage at universities in the UK: approaches to training of specialists	
Nikolaev I.R.	278
Природные процессы и изменение акватории порта Херсонеса Таврического в Карантинной бухте	
Букатов А.А., Бондарев И.П., Дюженко Т.В.	282
Natural processes and changes in the waters of Tauric Chersonese port in Quarantine Bay	
Bukatov A.A., Bondarev I.P., Dyuzhenko T.V.	286
Методические рекомендации по организации малобюджетной высокоширотной подводно-археологической экспедиции	
Бардашов М.Н.	290
New Methods in Underwater Archaeological Site Documentation in Croatia	

Surić R.	293
Подводные исследования объектов культурного наследия с использованием маломерных судов	
Хохлов С.А., Ткаченко Ю.Г., Садеков Р.Н., Бардашов М.Н.	295
Exploration of underwater cultural heritage objects using small sailing vessels	
Khokhlov S.A., Tkachenko Y.G., Sadekov R.N., Bardashov M.N.....	299
Роль и значение сенотов в культуре майя	
Борисова Г.А.	303
The role and significance of the cenotes in Maya culture	
Borisova G.	305
Археолого-геофизические исследования побережья Керченского пролива	
Пушкарев П.Ю., Поротов А.В., Бурнина Т.А.	307
Archaeological and geophysical studies of the coast of the Kerch Strait	
Pushkarev P., Porotov A., Burnina T.	311
Methods of underwater archaeological work	
Carrillo M., Zuccolotto V.	315

Том II (IV) / Volume II (IV)

СОДЕРЖАНИЕ / CONTENTS

ПРОГРАММА КОНФЕРЕНЦИИ / CONFERENCE PROGRAMME

ТЕЗИСЫ / ABSTRACTS

МОРСКАЯ ГЕОЛОГИЯ И ГЕОФИЗИКА / MARINE GEOLOGY AND GEOPHYSICS

Геодинамические и неотектонические процессы в Ладожском и Онежском озерах по данным сейсмоакустических исследований

Рыбалко А.Е., Токарев М.Ю., Субетто Д.А., Алешин М.И., Беляев П.Ю., Гайнанов В.Г., Токарев А.М., Балакин И.С. 32

Geodynamic and neotectonic processes in the Ladoga and Onega lakes by seismoacoustic profiling data

Rybalko A.E., Tokarev M.Yu., Subetto D.A., Aleshin M.I., Belyaev P.Yu., Gaynanov V.G., Tokarev A.M., Balakin I.S. 37

Гидратоносность и тектоника средней котловины озера Байкал

Хлыстов О.М. 41

Gas hydrate bearing capacity and tectonics of Central Baikal

Khlystov O.M. 43

Новая гидратоносная структура и другие открытия на Байкале: пятилетние итоги проекта Class@Baikal

Ахманов Г.Г. и участники проекта Class@Baikal.....45

The newly discovered "MSU" gas-hydrate bearing seep and other findings: five years of the Class@Baikal project

Akhmanov G.G. and Class@Baikal Team 51

Геоакустические и геохимические признаки газонасыщенности и гидратоносности донных отложений континентального склона северо-востока Черного моря

Круглякова Р.П., Шевцова Н.Т., Тереножкин А.М. 56

Geoacoustic and geochemical signs of gas saturation and hydrate content of bottom sediments of the continental slope of the north-east of the Black Sea

Kruglyakova R., Shevtsova N., Terenoshkin A. 61

Условия стабильности склоновых отложений в районе развития Красноярского оползня озера Байкал Кудаев А.А., Хлыстов О.М., Ахманов Г.Г.	66
Slope stability conditions in area of the Krasnoyarskiy landslide in Lake Baikal Kudaev A., Khlystov O., Akhmanov G.	68
Типы, активность и закономерности распространения покмарок в арктических морях Миронюк С.Г., Росляков А.Г.	70
Mediterranean sea level and bathymetry of the deep basin during the Salt Giant deposition: inference from the seismic- and litho-facies Gorini C., Rubino J.L., Montadert L., Suc J.P., Haq B.U., Poort J.	77
Результаты изучения развития побережья Керченского пролива по материалам геолого-геофизических исследований Поротов А.В., Коротаев В.Н., Мысливец В.И.	80
The results of the study of the development of the coasts of the Kerch Strait on materials of geological and geophysical studies Porotov A.V., Korotaev V.N., Myslivets V.I.	85
Нефтегазоматеринские отложения озера Байкал на основе данных анализа углеводородных газов и органического вещества донных осадков Видищева О.Н., Кислицына Е.В., Ахманов Г.Г., Хлыстов О.М.	89
Oil and gas source rocks of Lake Baikal based on geochemical studies of hydrocarbon gases and organic matter in bottom sediments Vidischeva O.N., Kislitsyna E.V., Akhmanov G.G., Khlystov O.M.	91
Новые данные о четвертичных отложениях Онежского озера по результатам работ 2016-2018 гг. Рыбалко А.Е., Токарев М.Ю., Субетто Д.А., Кузнецов В.Ю., Савельева Л.А., Корост Д.В., Локтев А.С., Страховенко В.Д., Беляев П.Ю., Костромина Н.А., Кискина А.Р.	93
New data on the Quaternary sediments of Lake Onega as a result of the work of 2016-2018 Rybalko A., Tokarev M., Subetto D., Kuznetsov V., Savel'eva L., Korost D., Belyaev P., Loktev A., Kostromina N., Kiskina A., Strahovenko V.	98
Реликтовые плугмарки на дне Балтийского моря (морфологические особенности и история формирования) Дорохов Д.В., Дорохова Е.В., Ткачева Е.С.	102
Relict ploughmarks on the Baltic Sea bottom – morphology and history of formation Dorokhov D.V., Dorokhova E.V., Tkacheva E.S.	106
Четвертичные контуристы Северной Атлантики: идентификация, формирование, климатическая цикличность Сивков В.В., Баширова Л.Д., Дорохова Е.В., Кулешова Л.А., Пономаренко Е.П., Капустина М.В., Новичкова Е.А.	110
Quaternary contourites of the North Atlantic: identification, formation, climatic cyclicity	

Sivkov V., Bashirova L., Dorokhova E., Kuleshova L., Ponomarenko E., Kapustina M., Novichkova E.	113
Сравнительный анализ газонасыщенности осадков структур "Новосибирск", "Санкт-Петербург" и "МГУ", приуроченных к крупному разлому на дне центральной котловины Байкала	
Кислицина Е.В., Видищева О.Н., Ахманов Г.Г., Хлыстов О.М.	115
Comparison of gas saturation of bottom deposits from the "Novosibirsk", "St. Petersburg" and "MSU" structures located along the fault in the central basin of Lake Baikal	
Kislitsyna E., Vidischeva O., Akhmanov G., Khlystov O.	118
Флюидогенные формы рельефа как индикаторы нефтегазоносности недр шельфа	
Миронюк С.Г., Иванова А.А., Хлебникова О.А.	120
Landforms generated under fluid influence (fluidogenic) as an indicator of shelf interior oil-and-gas content	
Mironyuk S.G., Ivanova A.A., Khlebnikova O.A.	126
Пятилетний опыт геолого-геофизических исследований глубоководной осадочной системы Хурай (оз. Байкал)	
Соловьева М.А., Ахманов Г.Г., Хлыстов О.М., Почевалова А.В., Василевская Я.А.	132
Five years of geological-geophysical studies of the Khuray deep-water depositional system (Lake Baikal)	
Solovyeva M., Akhmanov G., Khlystov O., Pochevalova A., Vasilevskaya Y.	136
Некоторые особенности волнового поля, связанные с вертикальной миграцией флюидов в плиоцен-четвертичных отложениях северо-восточной части Присахалинского шельфа по данным 3Д СВР	
Иванова А.А., Миронюк С.Г., Трифонов А.Н., Хлебникова О.А.	140
Some features of 3D HR seismic data associated with the vertical migration of fluids in the Pliocene – Quaternary sediments of the northeastern part of Sakhalin shelf	
Ivanova A., Mironyuk S., Trifonov A., Khlebnikova O.	145
Результаты геолого-геофизических исследований полигона Еловский (озеро Байкал)	
Буланова И.А., Соловьева М.А., Ахманов Г.Г., Хлыстов О.М., Старовойтов А.В.	150
Results of geological and geophysical studies of the ElovskY (Lake Baikal)	
Bulanova I.A., Solovyeva M.A., Akhmanov G.G., Khlystov O.M., Starovoytov A.V.	153
Механизм формирования карбонатов с экстремально тяжелыми значениями $\delta^{13}\text{C}$ (грязевой вулкан Кедр, озеро Байкал)	
Крылов А.А., Хачикубо А., Минами Х., Хлыстов О.М.	155
Glacial landforms buried on the mid-Norwegian continental shelf and their implications for Fennoscandian Ice Sheet dynamics through the entire Quaternary	
Montelli A., Dowdeswell J.A., Ottesen D., Johansen S.E.	161
Новые данные по строению четвертичного покрова залива Петра Великого (по материалам сейсмоакустического профилирования 2018 года)	

Рыбалко А.Е., Щербаков В.А., Токарев М.Ю., Маев П.А., Сличенков В.Н., Алексеев А.Ю., Беляев П.Ю.....	170
New data on the structure of the Quaternary cover of Peter the Great Bay (based on materials of seismoacoustic profiling in 2018)	
Rybalko A.E., Shcherbakov V.A., Tokarev M.Yu., Maev P.A., Slichenkov V.N., Alekseev A.Y., Belyaev P.Y.....	173
Палеомагнетизм и магнетизм донных осадков Аральского моря	
Борисов А.С., Нургалиев Д.К., Нуриева Е.М., Ясонов П.Г.....	176
Paleomagnetism and magnetism of the bottom sediments of the Aral Sea	
Borisov A.S., Nurgaliev D.K., Nurieva E.M., Yasonov P.G.	180
Морфология полуострова Турий как индикатор береговых процессов в голоцене	
Яковлева А.П., Репкина Т.Ю.....	183
The morphology of the Turiy peninsula as an indicator of coastal processes in the Holocene	
Yakovleva A.P., Repkina T.Y.	188
Плюмиты внутреннего шельфа моря Амундсена, залив Пайн-Айленд	
Афанасьева В.К., Хилленбранд К.-Д., Кун Г., Клаггес Й., Лейченков Г.Л.	193
Thermal, sedimentary and structural features at the ocean-continent transitions of the Algerian Basin, Western Mediterranean: first results of the WestMedFlux-2 cruise	
Poort J., Lucazeau F., Bellucci M., Gorini C., Dal Cin M., Rabineau M., Cattaneo A., Akhmanov G., Isaev V., Rolandone F., Leroux E., Gisbert G., Do Couto D., Pellen R., Tadeo J., Vidishcheva O., Llamasa O., Bouchet O., Si Bachir R., Boukhlof W., Kislytsyna E.	199
Новые данные о строении четвертичных отложений Ладожского и Онежского озера	
Беляев П.Ю., Рыбалко А.Е.....	201
New data about quaternary deposit of Ladoga and Onega Lake	
Belyaev P., Rybalko A.	205
Турбидиты глубоководной осадочной системы Хурай	
Егошина Е.Д., Ахманов Г.Г., Хлыстов О.М.....	208
Turbidites of the Khuray deep-water depositional system	
Egoshina E.D., Akhmanov G.G., Khlistov O.M.	209
Физико-химические условия глубоководных отложений озера Байкал (на примере структур грязевой вулкан Большой, МГУ, Горевой утёс и др.)	
Сорокоумова Я.В., Казак Е.С., Ахманов Г.Г., Хлыстов О.М.	210
Lake Baikal deep-water sediments physical and chemical environments (examples from the Bolshoi mud volcano, the MSU seep, the Gorevoi Utes area and other structures)	
Sorokoumova Y.V., Kazak E.S., Akhmanov G.G., Khlystov O.M.	212
Влияние субаквальной фокусированной флюидоразгрузки на геолого-геохимические характеристики донных отложений: на примере сипа мыса Горевой Утёс (озеро Байкал)	
Деленгов М.Т., Фадеева Н.П., Ахманов Г.Г., Хлыстов О.М.	214

An influence of subaqueous fluid seeping on the geological and geochemical characteristics of bottom sediments: an example from Cape Gorevoi Utes (Lake Baikal)	
Delengov M.T., Fadeeva N.P., Akhmanov G.G., Khlystov O.M.....	217
Характеристика органического вещества и газов донных осадков Онежского озера	
Видищева О.Н., Кислицына Е.В., Рыбалко А.Е., Полудеткина Е.Н.....	220
Characteristics of organic matter and gases from bottom sediments of Lake Onega	
Vidischeva O.N., Kislitsyna E.V., Rybalko A.E., Poludetkina E.N.....	222
Субаквальные грязевые вулканы Большой и Санкт-Петербург (озеро Байкал): состав грязевулканических отложений	
Кудаева А.А., Косоруков В.Л., Хлыстов О.М., Ахманов Г.Г.....	224
Subaqueous mud volcanoes Bolshoy and Saint Petersburg (Lake Baikal): composition of mud volcanic deposits	
Kudaeva A., Kosorukov V., Khlystov O., Akhmanov G.	226
Инженерно-геологические и морфологические особенности эрозионных врезов мангышлакского возраста шельфа Северного Каспия	
Глазырина Е.Е.	228
Geotechnical and morphological features of erosion incisions of the Mangyshlak age of the North Caspian shelf	
Glazyrina E.	231
Геохимическая характеристика газовых сипов моря Лаптевых	
Видищева О.Н., Кислицына Е.В., Росляков А.Г., Полудеткина Е.Н.....	234
Geochemical assesment of gas seeps of the Laptev Sea	
Vidischeva O., Kislitsyna E., Roslyakov A., Poludetkina E.	237
Новые данные о тектоническом строении района конуса выноса Хурай (озеро Байкал)	
Василевская Я.А., Соловьева М.А., Ахманов Г.Г., Хлыстов О.М.....	239
New data on tectonics of the area of the Khuray Deep-water fan (Lake Baikal)	
Vasilevskaya Y.A., Solovyeva M.A., Akhmanov G.G., Khlystov O.M.	243
Обзор геологических опасностей юго-западной части Карского моря по данным высокоразрешающей сейсморазведки	
Дамянович Д.И., Росляков А.Г., Токарев М.Ю., Иванова А.А.	246
Overview of the geological hazards at the southwestern part of the Kara Sea according to high-resolution seismic data	
Damyanovich D.I., Roslyakov A.G., Tokarev M.J., Ivanova A.A.....	250
Сейсмостратиграфический анализ данных высокоразрешающей и сверхвысокоразрешающей сейсморазведки на акватории Карского моря	
Замотина З.С., Иванова А.А.	254
Seismic sequence analysis of HRS and VHRS data in the Kara sea	
Zamotina Z.S., Ivanova A.A.....	258

Оценка частотно-зависимого затухания сейсмических волн с использованием различных спектрально-временных преобразований	
Яковенко А.Д., Пирогова А.С., Галаев В.Е., Токарев М.Ю.	261
Результаты практики по морской сейсмоакустике на Белом море (2018 год)	
Шилова М.А., Куликова Д.С., Щуплов П.А., Буланова И.А., Воробьева М.А.	265
Results of seismic study in White Sea field camp (2018)	
Shilova M., Kulikova D., Shchuplov P., Bulanov I., Vorobeva M.	269
Первичная обработка трехмерных морских сейсмических данных, полученных в рамках учебной Беломорской геолого-геофизической практики 2018 года	
Миринец А.К., Сучкова А.В., Хачатрян А.М., Иванова В.В.	273
Preliminary processing of 3D seismic data acquired during the White Sea geophysical field camp 2018	
Mirinets A., Suchkova A. Khachatryan A., Ivanova V.	277
Интерпретация данных гидролокации бокового обзора, батиметрии и данных пробоотбора в районе заповедника Большой Утриш	
Куликова Д.С., Галаев В.Е., Росляков А.Г., Козловский В.В., Федорович В.С., Папунов В.Г.	281
Методика поиска техногенных объектов на морском дне	
Галаев В.Е., Ремизова Д.М., Тяпкина А.И., Шабалин Н.В.	285
Предварительные результаты испытаний аппаратно-программного комплекса для сейсмоакустических изысканий на акватории моря Лаптевых	
Григорьев К.А., Марятов А.К., Озеров И.С., Алешин М.И., Токарев М.Ю., Росляков А.Г.	290
Preliminary results of seismic acquisition system tests in the Laptev sea	
Grigoriev K.A., Maryatov A.K., Ozerov I.S., Aleshin M.I., Tokarev M.Y., Roslyakov A.G.	292
Комплексирование данных сейсморазведки и электроразведки на акватории Онежского озера	
Тимофеева М.В., Алешин М.И., Токарев М.Ю., Бобачев А.А., Тригубович Г.М., Половков В.В.	294
Joint analysis of seismic and EM data for near-surface studies in water areas	
Timofeeva M.V., Aleshin M.I., Tokarev M.J., Bobachev A.A., Trigubovich G.M., Polovkov V.V.	297
Методики переобработки данных глубинной сейсморазведки МОГТ для решения задач малоглубинных инженерных изысканий	
Соколова Е.О., Понимаскин А.И., Хилько А.В.	299
Результаты сейсмоакустических изысканий в заливе Петра Великого	
Белов М.В., Маев П.А., Рыбалко А.Е., Щербаков В.А., Токарев М.Ю.	303
Preliminary results of seismic survives in the Peter the Great Bay	
Belov M.V., Maev P.A., Ribalko A.E., Sherbakov V.A., Tokarev M.Yu.	305

Том III (IV) / Volume III (IV)

СОДЕРЖАНИЕ / CONTENTS

ПРОГРАММА КОНФЕРЕНЦИИ / CONFERENCE PROGRAMME

ТЕЗИСЫ / ABSTRACTS

ОКЕАНОЛОГИЯ / OCEANOLOGY

Низкочастотное сейсмоакустическое влияние тайфунов на Дальневосточный регион России Гусев Е.С., Долгих Г.И., Чупин В.А.	35
Low-frequency seismoacoustic effect of typhoons on the Far Eastern region of Russia Gusev E.S., Dolgikh G.I., Chupin V.A.	38
Возможности детектирования внутренних волн со спутниковых изображений цвета моря Липинская Н.А., Салюк П.А.	41
Possibilities of detecting internal waves from satellite images of ocean color Lipinskaia N.A., Salyuk P.A.	46
Закономерности многолетних изменений океанологических условий в дальневосточных морях России и их отклики в рыбных сообществах Хен Г.В., Басюк Е.О., Сорокин Ю.Д.	51
The patterns of interannual variability in oceanologic conditions in the Far East seas and the response in fish communities Khen G.V., Basiuk E.O., Sorokin J.D.	55
Некоторые результаты анализа спутниковых данных оптического диапазона о состоянии ледяного покрова для навигационного обеспечения пролива Дмитрия Лаптева Лукин С.А.	58
Some results of the satellite data analysis in the optical diapason about the state of ice cover for navigation of Dmitry Laptev Strait Lukin S.A.	61
Исследования поля скорости гидрофизических процессов методом PIV Полетаева М.А, Стецюк И.В.	64
Investigation of the velocity field of hydrophysical processes by PIV method Poletaeva M., Stetsuok I.	68
Долгопериодные изменения термохалинных характеристик Балтийского моря	

Демидов А.Н., Колтовская Е.В., Куликов М.Е.	72
Изменения экстремальных климатических явлений восточной части Черного моря Серых И.В., Костяной А.Г.	75
Changes in extreme climatic events in the eastern part of the Black Sea Serykh I.V., Kostianoy A.G.	79
Распределение растворенного метана в прибрежных водах северо-восточной части Черного моря Ижицкая Е.С.	83
Distribution of dissolved methane in the coastal waters of the northeastern part of the Black Sea Izhitskaya E.	85
Воспроизведение циркуляции Северной Атлантики в различные фазы Атлантической мультideкадной осцилляции Дианский Н.А., Багатинский В.А.	87
Simulations of the North Atlantic circulation in different phases of the Atlantic multidecadal oscillation Diansky N., Bagatinsky V.	91
Меридиональный перенос водных масс на разрезе ~ 26° с.ш. в Атлантике по данным прямых измерений и океанических реанализов Демидов А.Н., Крашенинникова С.Б., Иванов А.А.	95
The meridional transfer of water masses in the section is ~ 26° N in the Atlantic according to direct measurements and oceanic reanalyses Demidov A.N., Krasheninnikova S.B., Ivanov A.A.	98
Изменения поверхностной температуры и скорости течений в Северной Атлантике при смещениях «северной стены» Гольфстрима Крашенинникова С.Б., Шокурова И.Г.	100
Changes in the surface temperature and speed of currents in the North Atlantic with the Gulf Stream "northern wall" shifts Krasheninnikova S.B., Shokurova I.G.	105
Океанографические работы в период 63-й сезонной РАЭ Кашин С.В., Молчанов М.С., Чистяков И.А.	109
Oceanography operations carried out during the expedition 63 rd RAE Kashin S.V., Molchanov M.S., Chistiakov I.A.	113
Структура вод моря Содружества Федотова А.А., Демидов А.Н.	117
Thermohaline structure of the Cooperation Sea Fedotova A.A., Demidov A.N.	121
Долговременные глобальные тренды атмосферного давления на уровне моря по данным ре-анализа NCEP и результатам расчета климатических моделей проекта CMIP5 Башарин Д.В., Крашенинникова С.Б.	122

Long-term global trends of sea level pressure based on the NCEP reanalysis and the results of the CMIP5 model simulations Basharin D.V., Krasheninnikova S.B.	127
О вихревом характере течений, возникающих при погружении с поверхности моря конечного объема воды с отрицательной плавучестью Волкова А.А., Гриценко В.А.	132
On the vortex nature of the flows arising from the immersion of a finite volume of water with negative buoyancy from the sea surface Volkova A.A., Gritsenko V.A.	135
Численное моделирование высокоэнергетических придонных взвесенесущих течений штормовой природы Килесо А.В., Гриценко В.А.	138
Numerical modeling of high-energy near-bottom density currents of storm nature Kileso A.V., Gritsenko V.A.	141
Исследование изменчивости кислорода и фосфатов в восточной части финского залива по натурным данным в летний период Кирилова А.А., Терентьева К.С., Подрезова Н.А., Шевчук О.И.	144
The research of oxygen and phosphate content variability in the eastern part of gulf of finland on the basis of field data during summer period Kirilova A.A., Terent'eva K.S., Podrezova N.A., Shevchuk O.I.	148
О совершенствовании подхода к методическим расчётам литодинамических параметров Кузнецова М.Н., Плинк Н.Л.	151
About improving of the approach to methodological calculations of lithodynamic parameters Kuznetsova M.N., Plink N.L.	155
Моделирование распространения волнения на акватории порта Мартын И.А.	159
Modeling of waves propagation the waters port Martyn I.A.	163
Течения в прибрежной зоне Балтийского моря в районе Самбийского полуострова Павлова А.В., Зуев О.А., Гуменюк Т.С., Демидов А.Н.	167
Особенности ледовых условий у западного побережья острова Котельный по спутниковым данным Сычёв В.И., Ананьева А.А.	171
Sea ice conditions off the West coast of the Kotelny island on the base of satellite data Sychev V.I., Ananeva A.A.	176
Особенности водообмена в Горле Белого моря Терентьева К.С., Подрезова Н.А.	180
Features of water exchange in the Gorlo of the White Sea Terent'eva K.S., Podrezova N.A.	184

Разработка метода оперативного прогноза непериодических колебаний уровня моря у мыса Каменный (Обская губа Карского моря)	
Яговкина Е.А., Хаймина О.В., Кубышкин Н.В., Гудосников Ю.П.	188
Development of an operational forecasting method of non-periodic sea level fluctuations at Cape Kamenny (Ob Bay of the Kara Sea)	
Yagovkina E.A., Khaymina O.V. Kubyshkin N.V, Gudoshnikov Yu.P.	194
Ледовые условия в Антарктике летом 2015-2017 гг. по спутниковым и визуальным данным	
Сычев В.И., Татаренко Ю.А.	199
Ice conditions in the Antarctic summer 2015-2017, according to satellite and visual data	
Sychev V.I., Tatarenko Yu.A.	204
Гидрохимические условия в юго-восточной части Балтийского моря	
Чечуева Н.С., Гордей А.С., Артамонова К.В., Демидов А.Н.	208
Hydrochemical conditions in South-East Baltic Sea	
Chechueva N.S., Gordey A.S., Artamonova K.V., Demidov A.N.	212
Термохалинная структура вод российского сектора юго-восточной части Балтийского моря в июле-августе 2018 год	
Федотова А.А., Дудков И.Ю., Ткаченко С.Н., Рыков Н.А., Демидов А.Н.	215
Thermohaline structure of the South-Eastern Baltic Sea in the summer 2018	
Fedotova A.A., Dudkov I.U., Tkachenko S.N., Rykov N.A., Demidov A.N.	219
Расчет течений и распространения загрязнения в районе полуострова Крым	
Дианский Н.А., Фомин В.В., Коршенко Е.А., Панасенкова И.И.	221
Simulations of currents and pollution transport in the coastal waters of the Crimea Peninsula	
Diansky N.A., Fomin V.V., Korshenko E.A., Panasenкова I.I.	224
Роль речного стока в асидификации вод Карского моря	
Полухин А.А., Пронина Ю.О.	227
The role of river runoff in the acidification of the Kara Sea waters	
Polukhin A.A., Pronina Y.O.	230
Условия плавания судов ГЭСЛО (из дневников участников) и современные изменения ледовой обстановки в навигационный период в море Лаптевых по спутниковым данным	
Сычев В.И.	233
Conditions of voyage GESLO (from the diaries of participants) and modern changes of ice conditions during the navigation period in the Laptev sea on the base of satellite data	
Sychev V.I.	238

МОРСКАЯ БИОЛОГИЯ / MARINE BIOLOGY

Пространственная гетерогенность питания массовых рыб побережья Кандалакшского залива Белого моря	
Бахвалова А.Е., Иванова Т.С., Иванов М.В., Демчук А.С., Лайус Д.Л.	243
Spatial heterogeneity of feeding of common fish species in the coastal area of the Kandalaksha Bay of the White Sea	

Bakhvalova A.E., Ivanova T.S., Ivanov M.V., Demchuk A.S., Lajus D.L.....	246
Особенности питания трехиглой колюшки (<i>Gasterosteus aculeatus</i> L.) в течение нерестового периода в Кандалакшском заливе Белого моря	
Демчук А.С., Иванов М.В., Иванова Т.С., Полякова, Н.В., Лайус Д.Л.	249
Feeding patterns of threespine stickleback, <i>Gasterosteus aculeatus</i> (Linnaeus, 1758) on the spawning grounds of the Kandalaksha Bay, White Sea	
Demchuk A.S., Ivanov M.V., Ivanova T.S., Polyakova N.V., Lajus D.L.	253
Ихтиопланктон Черного моря у Крымского полуострова в летний и осенний сезоны 2016 - 2017 гг.	
Климова Т.Н., Вдодович И.В., Подрезова П.С.	257
Ichthyoplankton of the Black sea off the Crimean peninsula in summer and autumn seasons 2016-2017	
Klimova T.N., Vdodovich I.V., Podrezova P.S.	260
Беломорская сельдь – краевая группировка тихоокеанской сельди, адаптировавшаяся к специфическим условиям Белого моря	
Семенова А.В., Строганов А.Н., Чжэн Инин.....	263
The White Sea herring is a regional group of Pacific herring adapted to the specific conditions of the White Sea	
Semenova A.V., Stroganov A.N., Chzen Inin.....	265
О механизмах формообразования у высокочисленных морских рыб бореально-арктического комплекса в условиях изменений климатического режима	
<u>Строганов А.Н.</u> , Семенова А.В.	267
On the mechanisms of formation in high-abundant marine fish boreal arctic complex in a changing climate	
Stroganov A.N., Semenova A.V.	270
Строение аппарата глоточных челюстей рубиново-пепельной рыбы-попугая (<i>Scarus rubroviolaceus</i>)	
Махотин В.В., Громова Е.С.....	273
The structure of the pharyngeal jaw apparatus of ember parrotfish (<i>Scarus rubroviolaceus</i>)	
Makhotin V.V., Gromova E.S.	277
Сезонная динамика первичной продукции пикофитопланктона в Кандалакшском заливе Белого моря	
Белевич Т.А., Ильяш Л.В.....	281
The seasonal dynamic of picophytoplankton primary production in the Kandalaksha Bay, the White Sea	
Belevich T., Ilyash L.	285
Многолетняя динамика структуры поселения <i>Arctica islandica</i> (Linnaeus, 1767) в Белом море: эффекты стабильности	
Герасимова А.В., Григорьева А.С., Филиппова Н.А., Максимович Н.В.	289

Long-term dynamics of bed structure of <i>Arctica islandica</i> (Linnaeus, 1767) in the White Sea: the effects of stability	
Gerasimova A.V., Grigorieva A.S., Filippova N.A., Maximovich N.V.	293
Основные тенденции смены доминирующего вида в ихтиопланктоне открытой части Балтийского моря по многолетним наблюдениям	
Карасева Е.М.	294
The main trends of the dominant species replacement in ichthyoplankton assemblage of the Baltic Sea	
Karaseva E.M.	298
Современное состояние макробентоса в районе нефтегазовых месторождений Печорского моря	
Максимович Н.В. ¹ , Филиппова Н.А. ¹ , Кийко О.А. ² , Лисицына К.Н. ¹ , Никишина Д.В. ¹ , Шунатова Н.Н., Демчук А.С., Герасимова А.В.	302
The current state of macrobenthos in the area of oil and gas fields in the Pechora Sea	
Maximovich N.V., Filippova N.A., Kiyko O.A., Lisitsyna K.N., Nikishina D.V., Shunatova N.N., Demchuk A.S., Gerasimova A.V.	307
Экоклин как инструмент исследования ранних экологических изменений в Экосистеме	
Гудимов А.В., Свити́на В.С.	308
Ecocline as a tool for the study of early environmental changes in ecosystem	
Gudimov A.V., Svitina V.S.	312
Многолетний мониторинг физиологического состояния бычков и моллюска дидакна как индикаторов здоровья экосистемы Северного Каспия	
Галактионова М.Л., Гераскин П.П., Металлов Г.Ф.	314
Long-term monitoring of physiological status of gobies and Didacna mollusk as indicators of the ecosystem health in the North Caspian	
Galaktionova M.L., Geraskin P.P., Metallov G.F.	318
Изменение количественных характеристик бентоса Вислинского залива (Балтийское море) в период 1960 -2012 гг. и их связь с биотурбацией донных осадков	
Ежова Е.Е., Кочешкова О.В., Чечко В.А.	319
Changes of the benthos quantitative characteristics in the Vistula Lagoon (Baltic Sea), 1960-2012 and their relation to the bioturbation of bottom sediments	
Ezhova E., Kocheshkova O., Chechko V.	324
Бактериопланктон шельфовых морей Восточной Арктики	
Беззубова Е.М., Романова Н.Д.	329
Bacterioplankton of East Arctic shelf seas	
Bezzubova E.M., Romanova N.D.	334
Современное состояние пояса ильной мидии на северо-восточном побережье Черного моря	
Колючкина Г.А., Семин В.Л., Симакова У.В., Тимофеев В.А., Любимов И.В., Басин А.Б.	338
The current state of the belt of mussels on the northeast coast of the Black Sea	
Kolyuchkina G.A., Syomin V.L., Simakova U.V., Timofeev V.A., Lyubimov I.V., Basin A.B.	343

Изменчивость соотношений между длиной и массой отолигов и тела у клюворылой <i>Antimora rostrata</i> и мелкочешуйной <i>A. microlepis</i> антимор (Moridae, Gadiformes)	
Коростелев Н.Б., Лазарева Н.И., Ведищева Е.В., Орлов А.М.	348
Variability of relationships between length and weight of otoliths and body in blue hake <i>Antimora rostrata</i> and Pacific flatnose <i>A. microlepis</i> (Moridae, Gadiformes)	
Korostelev N.B., Lazareva N.I., Vedishcheva E.V., Orlov A.M.	353
Методические аспекты концентрирования биомассы, экстракции и количественного определения фотосинтетических пигментов и ионов из микроводорослей меромиктических озёр окрестностей ББС	
Александрова Е.А., Капацинская А.А., Кладова А.А., Малюкова А.М., Прохоров А.А., Савина Ю.А., Тюрина Т.М., Чергинцев Д.А., Шушкевич Ю.И., Быкова Е.А., Лабунская Е.А., Воронов Д.А., Краснова Е.Д.	357
Methodical aspects of biomass concentration, extraction and quantitative determination of photosynthetic pigments and ions in microalgae of meromictic lakes in the vicinity of WSBS	
Alexandrova E.A., Kapatsinskaya A.A., Kladova A.A., Malyukova A.M., Prokhorov A.A., Savina Y.A., Tyurina T.M., Chergintsev D.A., Shushkevich Y.I., Bykova E.A., Labunskaya E.A., Voronov D.A., Krasnova E.D.	362
Морфологическая изменчивость русского подкаменщика <i>Cottus koshewnikowi</i> из островного и континентальных местообитаний в бассейне Балтийского моря	
Жидков З.В.	366
Morphological variability of <i>Cottus koshewnikowi</i> from the island and continental habitats in the Baltic Sea basin	
Zhidkov Z.V.	369
Паразитофауна рыб прибрежной зоны Крымского п-ва	
Иванова А.В., Чепикова С.С.	372
Parasitic fauna of fish in the coastal zone of the Crimean peninsula	
Ivanova A.V., Chepikova S.S.	376
Экспериментальные исследования реакции доминирующих видов макрозообентоса Белого и Чёрного морей на гипоксию водной среды (ББС МГУ, Геленджик, Севастополь)	
Гулин М.Б., Иванова Е.А.	377
Experimental studies on reaction of macrozoobenthos dominant species from the White and Black seas to water hypoxia (WSBS MSU, Gelendzhik, Sevastopol)	
Gulin M., Ivanova E.	381
Методы онлайн биосенсорного мониторинга и оперативной биоиндикации: реакции на токсиканты по поведению и кардиоактивности мидий	
Гудимов А.В.	385
Methods of online biosensor monitoring and online bioindication: responses to toxicants on mussel behavior and cardiac activity	
Gudimov A.V.	391
Тяжелые металлы в донных отложениях Кандалакшского залива в районе п.Приморский	
Скавинская Н.Ю., Станис Е.В.	393

Heavy metals in the bottom sediments of the Kandalaksha Gulf in the area of Primorsky town Skavinskaya N.Yu., Stanis E.V.	398
Динамика численности и естественная смертность беломорской трехиглой колюшки <i>Gasterosteus aculeatus</i> L. во время нерестового периода Смирнова К.А., Головин П.В., Иванов М.В., Иванова Т.С., Лайус Д.Л.	403
Population dynamics and natural mortality of threespine stickleback <i>Gasterosteus aculeatus</i> L. in the White Sea during the spawning period Smirnova K.A., Golovin P.V., Ivanov M.V., Ivanova T.S., Lajus D.L.	409
Линейный рост и морфометрия <i>Macoma calcaria</i> (Gmelin, 1791) (Bivalvia: Tellinidae) в Белом море Назарова С.А., Генельт-Яновский Е.А., Бондарева О.В.	414
Linear growth and shell morphometry of <i>Macoma calcaria</i> (Gmelin, 1791) (Bivalvia: Tellinidae) in the White Sea Nazarova S.A., Genelt-Yanovskiy E.A., Bondareva O.V.	416
Рост и распределение <i>Macoma calcaria</i> (Gmelin) в Карском море Лисицына К.Н., Герасимова А.В.	418
Growth and distribution of bivalve molluscs <i>Macoma calcaria</i> (Gmelin) in the Kara Sea Lisitsyna K.N., Alexandra V.G.	422
Мониторинг морского мусора в прибрежной зоне восточной части Финского залива Балтийского моря Ершова А.А., Еремина Т.Р., Макеева И.Н.	425
Marine litter monitoring in the coastal zone of the eastern part of the Gulf of Finland, Baltic Sea Ershova A.A., Eremina T.R., Makeeva I.N.	427
Беломорские карлики: два или три? Максимова О.В., Симакова У.В.	429
The White Sea dwarfs: two or three? Maximova O.V., Simakova U.V.	434
Результаты наблюдений морского фитопланктона морей Южного океана летом 2017 -2018 годов Калинина О.Ю., Сапожников Ф.В., Снигирёва А.А.	439
The study of the marine phytoplankton from the South Ocean in summer 2017-2018 Kalinina O.Yu., Sapozhnikov F.V., Snigirova A.A.	443
Динамика мангровой растительности дельты Меконга (Вьетнам) по данным спутниковой съемки Тон Шон, Добрынин Д.В., Мокиевский В.О.	447
Evaluation of the dynamics of mangroves in Mekong Delta (Vietnam) using remote sensing data Ton Son, Dobrynin D.V., Mokievsky V.O.	449
Питание личинок <i>Chironomus balatonicus</i> Déai et al. и <i>Chironomus plumosus</i> (L.) (Diptera: Chironomidae) в лагунах юго-восточной Балтики Маркиянова М.Ф., Ланге Е.К.	451

Diet of larvae of <i>Chironomus balatonicus</i> Dévalet al. and <i>Chironomus plumosus</i> (L.) (Diptera: Chironomidae) in the Lagoons of southeastern Baltic Markiyanova M.F., Lange E.K.....	456

Том IV (IV) / Volume IV (IV)

СОДЕРЖАНИЕ / CONTENTS

ПРОГРАММА КОНФЕРЕНЦИИ / CONFERENCE PROGRAMME

ТЕЗИСЫ / ABSTRACTS

Биология морских животных / Biology of marine animals

Изменчивость течений синоптического масштаба и миграционное поведение белухи (*Delphinapterus leucas*) в южной части моря Лаптевых.

Александрова А.Г., И.А. Шилов, Д.М. Глазов 33

Synoptic scale volatility of flow in reference to *Delphinapterus leucas* occurrence and distribution behaviour in the Southern Laptev Sea.

Alexandrova A., I. Shilov, D. Glazov 38

Наблюдения белух (*Delphinapterus leucus*) в Кандалакшском заливе.

Андреанов В.В., А.А. Лебедев., Т.Ю. Лисицына. 43

Личинки морского паука *Nymphon brevirostre* Hodge, 1863: образ жизни и поведение.

Богомолова Е.В. 44

Различные пути формирования гидрантов у текатных и атекатных гидроидных полипов.

Большаков Ф.В., И.А. Косевич 45

Тайны беломорских ракообразных.

Колбасов Г.А., А.С. Петрунина, А.А. Прудковский. 47

История изучения, современный статус и практическое значение Siboglinidae как возможных индикаторов подводных месторождений углеводородов.

Малахов В.В., М.М. Ганцевич, Н.П. Карасева, Н.Н. Римская-Корсакова 48

History of study, current status and practical significance of Siboglinidae as possible indicators of underwater hydrocarbon deposits.

Malakhov V.V., M.M. Gantsevich, N.P. Karaseva, N.N. Rimskaya-Korsakova 52

Гидроидные «автоматы» – пример самоорганизации модульного организма.

Марфенин Н.Н. 55

Развитие мускулатуры и вооружения буккального комплекса органов голожаберного моллюска *Eubbranchus rupium* (Møller, 1842).

Михлина А.Л., И.А. Екимова, А.Б. Цетлин, Е.В. Ворцenneва 60

Визуализация локомоции седиментарных беспозвоночных Кандалакшского залива Белого моря.

Надуваева Е.В., Е.В. Ворцenneва. 61

Спикульный аппарат Onchidoridae (Mollusca, Nudibranchia, Doridacea).

Никитенко Е.Д., Е.В. Ворцenneва 62

Кинетида *Ministeria virens* и ее значение для реконструкции предка Metazoa.

Поздняков И.Р. 63

Роль ракообразных рода *Daphnia* в сообществах зоопланктона на скальных ванн островов Керетского архипелага Белого моря.

Полякова Н.В., А.И. Старков, И.А. Стогов 64

Новые данные о строении беломорской форониды *Phoronis ovalis*.

Темерева Е.Н. 67

Локализация гомологов белка p48 из морулярных клеток крови <i>Styela rustica</i> (сем. Styelidae) в тканях асцидий Белого и Японского морей. Тылец М.И., М.А. Даугавет, Т.Г. Шапошникова	68
Трубки морских червей (Annelida). Цетлин А.Б., Т.Д. Щербакова	72

Биология развития / Developmental biology and regeneration

Wnt сигнальный каскад в эволюции пространственной организации колоний текатных гидроидов. Багаева Т.С., Д.М. Кунаева, И.А. Косевич, Ю.А. Краус, С.В. Кремнёв.	73
Репертуар лигандов сигнального пути TGF-beta у губки <i>Halisarca dujardini</i> . Борисенко И.Е., В.В. Козин, Е.А. Филиппова, Д.Ю. Крупенко	74
Регуляция становления орально-аборальной оси в ходе развития <i>Dynamena pumila</i> (L., 1758). Ветрова А.А., Т.С. Багаева, Ю.А. Краус, С.В. Кремнёв	78
Развитие <i>Testudinalia tesulata</i> (Mollusca, Gastropoda) в Белом море. Ворцenneва Е.В.	79
Сравнительное исследование регенерации у губок (Porifera). Ересковский А.В., И.Е. Борисенко, Ф.В. Большаков, А.И. Лавров, Д.Б. Токина	80
Как строится тело личинки полихет? История ларвального развития и метаморфоза <i>Alitta virens</i> (Annelida: Nereididae). Козин В.В., А.Ю. Шалаева, Н.А. Филиппова, Р.П. Костюченко	81
Регенерация беломорской губки <i>Halichondria sitiens</i> . Койнова А.С., А.Э. Вишняков, А.В. Ересковский	86
Регенерация известковых губок (Calcarea, Porifera) Белого моря. Лавров А.И., Ф.В. Большаков, Д.Б. Токина, А.В. Ересковский.	87
Новые данные о формировании, росте и сегментации регенерационной почки нереидных полихет (Annelida: Errantia). Мелентий А.Г., А.Ю. Шалаева, Е.Л. Новикова, М.А. Кулакова, Р.П. Костюченко, В.В. Козин	88
Плацентарное вынашивание у циклостомных мшанок. Неклюдова У.А., Д. Грубер, Н. Циран, А.Н. Островский.	89
Функциональная активность серотонинергической системы в раннем эмбриональном развитии беспозвоночных животных. Никишин Д.А.	90
Личиночное развитие <i>Ophelia limacina</i> (Sedentaria; Annelida). Римская-Корсакова Н., Ю. Храмова, В. Емельяненко, А. Прудковский	91
Нейрогенез динофиллид от первых нейронов до дефинитивной нервной системы. Фофанова Е.Г., Т.Д. Майорова, Е.Е. Воронежская	92
Кинетика клеточных популяций при регенерации и в ходе ларвального развития у беломорской полихеты <i>Alitta virens</i> : методические аспекты и первые результаты. Шалаева А.Ю., И.Е. Борисенко, Р.П. Костюченко, В.В. Козин	93

Способность известковых губок (Calcarea, Porifera) к развитию из диссоциированных клеток. <i>Фролова В.С., А.И. Лавров</i>	98

Исследования биоты и экосистем реликтовых прибрежных озёр / Studies of biota and ecosystems of relict coastal lakes

Исследования мелкомасштабного распределения микроорганизмов в хемоклине прибрежных стратифицированных водоемов, отделяющихся от Белого моря. <i>Воронов Д.А., Е.Д. Краснова</i>	103
Бактериохлорофиллы, бактерии и инфузории в небольших озерах, отделяющихся от Белого моря. <i>Горбунов М.Ю., М.В. Уманская, С.В. Быкова</i>	108
Bacteriochlorophylls, bacteria and ciliates in small lakes separating from the White Sea. <i>Gorbunov M.Yu., M.V. Umanskaya, S.V. Bykova</i>	112
Особенности вертикальной стратификации и распределения РОВ в оз. Большие Хрусломены (Белое море, о. Олений, губа Ковда). <i>Горшкова О.М., Д.А. Воронов, А.А. Жильцова, Е. Д. Краснова, С.В. Пацаева, И.А. Чернова</i>	118
Некоторые особенности прибрежных озёр Белого моря в их вертикальной стратификации летом 2017 г. <i>Горшкова О.М., Д.А. Воронов, А.А. Жильцова, Е.Д. Краснова, И.А. Чернова, С.В. Пацаева</i>	120
Экспериментальные исследования реакции доминирующих видов макрозообентоса Белого и Чёрного морей на гипоксию водной среды (ББС МГУ, Геленджик, Севастополь). <i>Гулин М.Б., Е.А. Иванова</i>	125
Распределение бактериохлорофилла зелёных серных бактерий по глубине в озёрах Трёхцветном, Большие Хрусломены, лагуне на Зеленом мысе в сентябре 2018 года. <i>Емельянец П.С., А.А. Жильцова, Д.А. Харитонов, М.П. Фрейдкин, Е.Д. Краснова, Д.А. Воронов, С.В. Пацаева</i>	129
Сезонные изменения спектральных и физико-химических характеристик воды меромиктических озёр Кандалакшского залива Белого моря. <i>Жильцова А.А., П.С. Емельянец, Е.Д. Краснова, Д.А. Воронов, А.В. Харчева, С.В. Пацаева</i> ...	135
Метагеномный анализ эукариотической микробиоты меромиктических водоёмов побережья Кандалакшского залива Белого моря. <i>Исаев С.В., Д.А. Воронов, Т.В. Неретина, М.Д. Логачева, Е.Д. Краснова</i>	139
Новые данные об озере Могильном (о. Кильдин, Баренцево море): результаты экспедиций 2018 года. <i>Краснова Е.Д., А.Н. Василенко, Д.А. Воронов, В.А. Ефимов, Н.М. Кокрятская, А.В. Косенков, С.В. Пацаева, М.Л. Федюк, Н.Л. Фролова, П.П. Стрелков</i>	144
Феномен питания ветвистоусых рачков <i>Bosmina longirostris</i> аноксигенными фототрофными бактериями из хемоклина в меромиктическом озере Трёхцветном (Ругозерская губа, Кандалакшский залив, Белое море). <i>Краснова Е.Д., А.А. Жильцова, С.В. Пацаева</i>	150

Коричнево-окрашенные зеленые серные бактерии меромиктического озера Трехцветное (Кандалакшский залив Белого моря).	
Лунина О.Н., А.С. Саввичев, Е.Д. Краснова, Н.М. Кокрятская, Д.А. Воронов, М.А. Летарова, В.М. Горленко.	154
Наблюдения за популяцией уховника обыкновенного (<i>Ophioglossum vulgatum</i> L.) вокруг оз. Кисло-Сладкого (окрестности ББС МГУ, 2014-2018 гг.).	
Мардашова М.В., А.В. Косенков, В. Локтева, Д. Афентьева, И. Агафонов, Д. Смоленцева, А. Иванова, Г.А. Проэнса, Е. Яковлева, А. Килина, А. Азаров, Ю. Куценко, М. Анисимов, Д. Равинский, Л. Спирихина, А. Смирнов, Л.Л. Меньшенина, Д.А. Воронов, Е.Д. Краснова	159
Донная фауна сублиторали кута Кислой губы (Белое море, Кандалакшский залив).	
Мардашова М.В., В. Локтева, Д. Афентьева, И. Агафонов, Д. Смоленцева, А. Иванова, Г.А. Проэнса, Е. Яковлева, А. Килина, А. Азаров, Ю. Куценко, М. Анисимов, Д. Равинский, Л. Спирихина, А. Смирнов, Л.Л. Меньшенина, Д.А. Воронов, Е.Д. Краснова	163
Комплексные исследования водных объектов побережья Белого моря в период летних практик и зимних экспедиций НСО.	
Фролова Н.Л., Е.Д. Краснова, Л.Е. Ефимова.	168
Диатомовые водоросли в поверхностных осадках озера Трехцветного.	
Шилова О.С.	173

Междисциплинарные исследования / Interdisciplinary research

ГИС «Геология и геоморфология островов Белого моря».	
Косевич Н.И., А.Р. Аляутдинов, М.А. Новикова.	176
GIS "White Sea islands: Geology and Geomorphology".	
Kosevich N.I., A.R. Alyautdinov, M.A. Novikova.	179
Эволюция рельефа фиардово-шхерных побережий по данным крупномасштабного геоморфологического картографирования дна и берегов в окрестностях ББС имени Н.А. Перцова (Кандалакшский залив Белого моря).	
Репкина Т.Ю., А.Р. Аляутдинов, Д.В. Корзинин, Н.Н. Луговой, Ф.А. Романенко, А.Л. Энтин.	181
Evolution of the fiard-skerries shores in the vicinity of the Nikolai Pertsov White Sea Biological Station (Kandalaksha Bay of the White Sea) according to large-scale geomorphological mapping.	
Repkina T.Yu., A.R. Alyautdinov, D.V. Korzinin, N.N. Lugovoy, F.A. Romanenko, A.L. Entin.	185

Морская микология, альгология и микробиология / Marine mycology, microbiology and algology

Светящиеся бактерии Белого моря.	
Алескерова Л.Э., К.А. Аленина, Е.Н. Ефременко, А.Д. Исмаилов.	187
Luminous bacteria from the White Sea.	
Aleskerova L., K. Alenina, E. Efremenko, A. Ismailov.	190
Сезонная динамика первичной продукции пикофитопланктона в Кандалакшском заливе Белого моря.	
Белевич Т.А., Л.В. Ильаш.	193

The seasonal dynamic of picophytoplankton primary production in the Kandalaksha Bay, the White Sea.	
<i>Belevich T.A., L.V. Ilyash</i>	197
Оценка биологической безопасности штаммов бактерий – потенциальных пробиотиков дальневосточного трепанга <i>Apostichopus japonicus</i> .	
<i>Богатыренко Е.А., А.В. Ким, Т.И. Дункай, И.О. Юнусова, Л.С. Бузолева</i>	200
Что мы знаем о грибах арктических морей.	
<i>Бубнова Е.Н., О.А. Грум-Гржимайло</i>	203
Грибы литоральных грунтов острова Шокальского в Карском море.	
<i>Бубнова Е.Н., О.А. Грум-Гржимайло, И.А. Максимова, Д.А. Никитин</i>	203
Биотехнологический потенциал штамма <i>Thiocapsa roseopersicina</i> BBS.	
<i>Гавирова Л.А., А.И. Шестаков</i>	204
Новые данные о динофитовых водорослях моря Лаптевых.	
<i>Георгиев А.А., М.Л. Георгиева</i>	205
Щелочеустойчивые мицелиальные грибы побережья Шпицбергена.	
<i>Георгиева М.Л., С.А. Бондаренко, Е.Н. Бубнова, Е.Н. Биланенко</i>	209
Грибы водоёмов разного возраста в окрестностях ББС.	
<i>Грум-Гржимайло О.А., А.А. Грум-Гржимайло, А. Дебетс, Е.Н. Биланенко</i>	213
Разработка методики долговременного содержания губок <i>Halisarca dujardini</i> в контролируемых микробных условиях.	
<i>Козлова С.Ю., А.И. Лавров, Л.А. Гавирова, А.И. Шестаков</i>	214
Анализ цианобактериального компонента альго-бактериальных сообществ супралиторальных ванн Канда拉克шского залива Белого моря с помощью метагеномных методов и методов микроскопии.	
<i>Кублановская А.А., К.А. Чеканов, Е.С. Лобакова</i>	218
Трофические связи между бактериями, гетеротрофными простейшими и бактериофагами в эпипелагиале Японского моря.	
<i>Пономарева А.Л., М.С. Бакунина, А.И. Еськова, А.В. Ким, Р.Б. Шакиров, А.И. Обжиров</i>	222
Изучение способности микроорганизмов к росту и утилизации углеводов в морских условиях при отрицательных температурах.	
<i>Русанова М.И., Л.А. Гавирова, А.И. Шестаков</i>	226
Изучение функционального состояния фотосинтетического аппарата фитопланктона в отделяющихся водоемах на Беломорском побережье с помощью флуоресцентных методов.	
<i>Тодоренко Д.А., Е.Д. Краснова, Д.Н. Маторин</i>	227
Разнообразие симбиотических люминисцентных бактерий Белого моря.	
<i>Чеканов К.А., А.А. Кублановская, А.Д. Исмаилов, Е.С. Лобакова</i>	230
Элементный состав лишайников в окрестностях ББС имени Н.А. Перцова МГУ (северо-западное побережье Канда拉克шского залива Белого моря).	
<i>Шевченко В.П., Д.П. Стародымова, О.В. Максимова, Н.В. Кучерук</i>	234

Пленарное заседание/ Plenary session

Итоги 60-летнего изучения планктонных экосистем Белого моря на Беломорской биологической станции МГУ и направления будущих исследований.

Кособокова К.Н. 235

Таксономия и филогения/ Taxonomy and Phylogeny

Изменчивость участка баркодингового локуса цитохромоксидазы I у каляноидных копепод северных морей.

Джелали П.А., А.В. Гагарина, М.А. Сказина, Н.В. Полякова, П.П. Стрелков. 241

Щетинки беломорских полихет семейства Nephtyidae (Annelida: Polychaeta).

Днестровская Н.Ю. 243

Криптическое разнообразие рода *Leucosolenia* (Porifera: Calcarea) в Белом и Баренцевом морях.

Екимова И.А., Азеведо Ф., А. Лавров, А. Койнова, А. Ересковский 247

Изучение генетической структуры атлантических и тихоокеанских популяций некоторых видов голожаберных моллюсков (Gastropoda: Nudibranchia).

Екимова И.А., Чичвархин А.Ю., А.Л. Михлина, Т.И. Антохина, Д.М. Щепетов 247

Криптические виды *Scoloplos gr.armiger* (Orbiniidae, Annelida) в Белом море.

Жадан А.Э., Т.В. Неретина 248

Особенности популяционной структуры некоторых видов беспозвоночных Белого моря.

Неретина Т.В., Г.Д. Колбасова, А.Б. Цетлин 249

Меропланктон белого моря: использование молекулярно-генетических методов для видовой идентификации.

Прудковский А.А., Т.В. Неретина 252

Уточнение систематического положения морского окуня рода *Sebastes* Белого моря молекулярно-генетическими методами.

Рольский А.Ю., В.С. Артамонова, А.А. Махров. 253

Немертины Белого моря.

Чернева И.А., И.А. Екимова, Д.М. Щепетов, Т.В. Неретина, В.В. Малахов 258

Изучение строения генитальных структур каляноидных копепод.

Юрикова Д.А. 259

Физиология морских животных / Physiology of marine animals

Сравнительный анализ двигательной иннервации осевой мускулатуры позвоночных.

Балезина О.П. 263

Последовательность деполяризации и реполяризации миокарда желудочка атлантической трески (*Gadus morhua*).

Вайкинорайте М.А., В.А. Витязев, Я.Э. Азаров 263

Роль типов онтогенеза, становления эндотермии и акустической стимуляции в развитии слуха и поведения у птиц.

Голубева Т.Б., Е.В. Корнеева 267

Фармакологическая чувствительность трансмембранных потенциалов клеток спонтанно сокращающегося сердца асцидии <i>Styela rustica</i> .	
Гонотков М.А., И.А. Косевич, В.А. Головкин	272
Согласие физиологического и «митохондриального» пола мидий <i>Mytilus edulis</i> и <i>M. trossulus</i> в условиях интрогрессии и гибридизации (северная Европа).	
Сказина М.А., А.В. Гагарина, П.П. Стрелков	273
Адаптации эктотермных животных высоких широт.	
Филатова Т.С., Д.В. Абрамочкин	277

Экология/ Ecology

Распределение и структура популяции двух симпатрических видов <i>Pseudocalanus</i> в Белом море.	
Воробьева О.В., Д.А. Юрикова, Е.А. Ершова	281
Влияние факторов среды на рост и функционирование распределительной системы гидроида <i>Dynatema pumila</i> (Linnaeus, 1758).	
Дементьев В.С., Н.Н. Марфенин	282
Влияние некоторых факторов морской среды на формирование поликультуральных биопленок сапротрофными бактериями и <i>Listeria monocytogenes</i> .	
Еськова А.И., Л.С. Бузалева, А.Л. Пономарева	285
Люцифераза полихеты <i>Odontosyllis undecimdentata</i> .	
Котлобай А., Д. Шульц, Е. Шахова, И. Ямпольский, Ю. Оба	286
Состояние популяции <i>Zostera marina</i> L. в районе Рыгозерской губы Белого моря.	
Любезнова Н.В.	290
Первая регистрация цветения <i>Thalassiosira angulata</i> (Bacillariophyceae) в Белом море.	
Радченко И.Г., В.П. Шевченко, М.Д. Кравчишина, А.Л. Чульцова, Л.В. Ильин	294
Эпибиоз красных водорослей <i>Phycodrys rubens</i> и его связь с размером растений в проливе Великая Салма (Кандалакшский залив, Белое море).	
Чава А.И., А.В. Артемьева, Е.Л. Яковис	297

Функциональная структура ареалов морских организмов и биотопическая основа сообществ / Functional structure of marine species distribution ranges, and bitopes of marine communities

Роль географических и экологических факторов в формировании региональных фаун микро- и мейобентоса Мирового Океана.	
Азовский А.И., Ю.А. Мазей, Д.В. Тихоненков, Л.А. Гарлицкая, Е.С. Чертопруд	302
Распределение двустворчатых моллюсков Баренцева моря при различных условиях окружающей среды.	
Блинова Д.Ю., И.Е. Манушин	306
Вертикальная зональность донной фауны в сибирской Арктике.	
Веденин А.А., С.В. Галкин, А.Н. Миронов, А.В. Гебрук	310

Исследование трофической структуры донного сообщества литорали губы Кислой с помощью анализа стабильных изотопов азота и углерода. <i>Залота А.К., В.А. Спиридонов, В.О. Мокиевский, Ф.В. Сапожников, А.Б. Цетлин</i>	314
Некоторые аспекты влияния донных тралений на бентосные сообщества (на примере мегабентоса Баренцева моря). <i>Захаров Д.В., Н.А. Стрелкова, И.Е. Манушин, Т.Б. Носова</i>	318
Видовой состав и количественное распределение донных ракообразных надотряда <i>Pegacarida</i> в северной части Баренцева моря. <i>Зими́на О.Л.</i>	323
Пространственная структура макрозообентоса северо-восточного побережья Черного моря: функциональный анализ. <i>Колючкина Г.А., В.Н. Кокарев, В.Л. Семин, И.В. Любимов, А.Б. Басин</i>	328
Сезонная динамика полового созревания и размножения двух каланоидных копепод <i>Calanus finmarchicus</i> и <i>C. glacialis</i> в высокоарктическом фьорде. <i>Кособокова К.Н., М. Daase, J. Søreide</i>	334
Динамика биотопов. Причины и методологические следствия. <i>Переладов М.В.</i>	336
Вертикальное распределение макробентоса в толще грунта на шельфе моря Лаптевых. <i>Сёмин В.Л., О.Л. Зими́на, D. Piepenburg, K. Von Juterzenka.</i>	337
Популяции, сообщества и биоты в изменяющейся морской среде: динамика концепций К.В. Беклемишева и Н.М. Ворониной. <i>Спиридонов В.А.</i>	343
Морские биотопы и потенциальные биологические ресурсы Арктики. <i>Спиридонов В.А., А.К. Залота</i>	347

